

Metabolismo ruminal dos glicídeos¹

Introdução

Nos ruminantes os alimentos consumidos são fermentados no rúmen antes da digestão gástrica e intestinal e a eficiência desta fermentação está atrelada ao aproveitamento dos ingredientes da dieta pelo animal. A qualidade e quantidade dos produtos da fermentação são dependentes do tipo e atividade dos microrganismos do rúmen, esse fato revela a importância da microbiota ruminal e o entendimento deste ecossistema tão diverso (RUSSELL *et al.*, 1992).

A microbiota ruminal tem sido alvo de inúmeros estudos ao longo das ultimas décadas, esses estudos tem descrito sistematicamente e caracterizado principalmente as espécies de bactérias, protozoários e fungos. Os microrganismos do rúmen são predominantemente anaeróbicos estritos. Existem algumas espécies de anaeróbicos facultativos menos importantes no funcionamento normal do rúmen, mas podem se tornar relevantes quando ocorre uma disfunção ruminal (VAN SOEST, 1994).

A microbiota ruminal é composta por distintos grupos especializados na hidrólise de polissacarídeos e fermentação de açúcares, por isso, populações de microrganismos entre animais com similares alimentos e dietas também podem ser similares (VAN SOEST, 1994).

A fermentação ruminal das hexoses resulta na produção dos ácidos graxos voláteis, nomeados de acetato, propionato e butirato e a liberação de gases como dióxido de carbono (CO₂) e metano (CH₄). O estudo de formação dos ácidos graxos voláteis teve grande evolução com o desenvolvimento da técnica de cromatografia para a separação dos ácidos (VAN SOEST, 1994).

Este trabalho tem como objetivo fazer uma revisão da bibliografia do metabolismo ruminal dos glicídeos para o melhor entendimento da relação dos microrganismos com o alimento dos ruminantes.

¹ Esnaola, G. S. Seminário apresentado na disciplina Bioquímica do Tecido Animal, Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2014. 14 p.

Microbiologia do rúmen

Histórico

Os trabalhos de Gibbons et al., (1957) são exemplos da utilização de ruminantes para o entendimento do rúmen. Os carboidratos e outros materiais foram introduzidos no rúmen e os produtos dessa quebra foram destinados para análises do líquido ruminal (HOWARD, 1958). Reichl e Baldwin (1975) apresentaram um modelo de programa linear avaliando a função ruminal utilizando oito grupos de microrganismos do rúmen.

As bactérias do rúmen são normalmente classificadas e agrupadas com seu grupo funcional de acordo com a morfologia e motilidade, fatores necessários para o crescimento, substratos degradados e produtos formados em culturas puras (FIRKINS & YU, 2008). Até recentemente a identificação bacteriana era um exercício trabalhoso de cultivar, classificar e enumerar, mas recentemente como avanço da biologia molecular esse processo tem se simplificado com a utilização desta técnica (KRAUSE & RUSSELL, 1996). Atualmente mais de 3000 de sequências genéticas bacterianas identificadas no rúmen foram publicadas (FIRKINS& YU, 2008).

Bactérias

Em geral os microrganismos realizam primeiramente a digestão de carboidratos (celulose, hemicelulose, pectina, amido e açúcares) para posteriormente utilizar dextrose, pentoses, glicoses, lactatos, fumaratos ou hidrogênio com fonte de energia (VAN SOEST, 1994).

O Sistema CNCPS (Sistema de Carboidratos e Proteínas Líquidas de Cornell) divide o ecossistema dos microrganismos ruminais em dois grupos: microrganismos que fermentam carboidratos não estruturais (CNE) e aqueles que fermentam carboidratos estruturais (CE). Esta separação reflete a diferença na utilização de N e eficiência no crescimento, assim como uma separação na utilização da fonte de energia. As bactérias fermentadoras dos CE: *Ruminococcus albus*, *Ruminococcus flavefaciens*, *Fibrobacter succinogenes* fermentam apenas carboidratos da parede celular, utilizam apenas amônia como fonte de N e não fermentam peptídeos ou aminoácidos. As bactérias fermentadoras dos CNE: *Streptococcus bovis*, *Ruminobacter amylophilus*, *Lactobacillus sp* fermentam carboidratos não estruturais (amido, pectina, açúcares), utilizam tanto amônia como peptídeos e aminoácidos como fonte de N e podem produzir amônia. Algumas bactérias do gênero *Butyrivibrio fibrisolvens* podem fermentar amido e celulose e produzir amônia, mas degradam celulose em uma taxa muito lenta em relação às outras bactérias celulolíticas. No sistema CNCPS, *B. fibrisolvens* pode ser classificada como fermentadora de CNE (RUSSELL et al., 1992).

Interação entre os micro-organismos

As associações entre os microrganismos do rúmen podem ser de mutualismo, quando ambos se beneficiam; de comensalismo, quando um se beneficia, mas não há efeitos negativos nem positivos sobre o outro; ou de parasitismo, quando um se beneficia em detrimento do outro (DEHORITY, 1998).

As células vegetais mais velhas são recobertas por lignina, cutina, taninos e sílica, o que dificulta a adesão e consequente ação dos microrganismos ruminais a parede celular. Por isso, a degradação dessas células é feita preferencialmente de dentro para fora. Os fungos são os únicos microrganismos capazes dessa ação, permitindo que outros microrganismos possam continuar a digestão das proteínas e carboidratos vegetais. Os zoósporos dos fungos se aderem à partícula vegetal e um rizóide simples atravessa a parede celular por lesões em sua superfície ou pelos estômatos. Depois disso, o rizóide se expande, formando vários e longos “braços”, que, por ação de enzimas e por forças mecânicas, quebram a parede celular vegetal, expondo os açúcares solúveis do interior da célula, possibilitando que outros microrganismos do rúmen possam se nutrir e finalizar a digestão das fibras (CERDÀ, 2003).

As evidências da predação de fungos por protozoários foi comprovada por fotomicrografia eletrônica de varredura, que mostraram protozoários ingerindo rizóides e esporângios de fungos e pela redução do *turnover* de proteínas dos fungos em fermentações *in vitro* de fluido ruminal de ovinos defaunados (DEHORITY, 1998). Alguns fungos estão envolvidos na nutrição cruzada com as bactérias, disponibilizando açúcares como resultado de seu metabolismo. Por outro lado, os fungos necessitam das bactérias para suprir as suas necessidades de vitaminas do complexo B, aminoácidos e outros substratos (WILLIAMS, 1994).

A digestibilidade da celulose aumenta consideravelmente na associação de culturas de fungos e bactérias metanogênicas (DEHORITY & TIRABASSO, 2000). Efeitos similares foram observados na utilização de hemicelulose nos cultivos mistos desses dois grupos de microrganismos. Essa melhor digestibilidade foi atribuída à remoção de metabólitos que inibiriam o crescimento do fungo. Apesar desses resultados, a degradação *in vivo* desses polissacarídeos no tecido vegetal intacto foi consideravelmente menor. Isso poderia ser justificado pelo acesso restrito desses microrganismos ao substrato (WILLIAMS, 1994). Para Dehority (1998), a extensão do incremento na digestibilidade da parede celular entre culturas está intimamente relacionada ao tipo de cepas dos fungos e as espécies das bactérias metanogênicas cultivadas. As bactérias podem atuar sinergicamente com fungos, melhorando a degradação da parede celular vegetal lignificada. Desse modo, além da ação de suas enzimas celulolíticas, os fungos podem romper mecanicamente, por força de seus rizóides, as estruturas

rígidas da parede celular, expondo polissacarídeos estruturais para que as bactérias possam digeri-los. Somente os fungos tem essa capacidade, por isso são essenciais na digestão de alimentos com elevados teores de lignina e celulose. Algumas bactérias também podem atuar na degradação de tecidos vegetais íntegros, entretanto as suas células devem apresentar paredes celulares menos lignificadas (DEHORITY, 1998).

Carboidratos não estruturais na alimentação de ruminantes

Os carboidratos não estruturais dos alimentos para ruminantes são compostos por moléculas de monossacarídeos (cinco carbonos: ribose, arabinose, xilose e pectina e seis carbonos: glicose, galactose e frutose) (CAÑIZARES *et al.*, 2009). Os carboidratos constituem de 50 a 80% da matéria seca dos volumosos e grãos. Seu valor nutritivo depende de sua composição em açúcares e de suas ligações com compostos fenólicos. A disponibilidade nutricional dos carboidratos depende da capacidade dos animais em quebrar as ligações glicosídicas nos diferentes carboidratos e outras substâncias (VAN SOEST, 1994).

Ruminococcus flavefaciens, *R. albus* e *F. succinogenes* são predominantemente bactérias celulolíticas no ecossistema ruminal e são extremamente eficientes na quebra da celulose. *Butyrivibrio fibrisolvens* também produz a celulase, mas isto é provavelmente é mais importante na hidrólise da hemicelulose (MACKIE & WHLTE, 1989).

Amido

O amido é o maior componente fornecedor de energia e representa 60 a 80% dos grãos de cereais, os quais são importantes componentes das dietas utilizadas para as produções intensivas de leite e carne (CAÑIZARES *et al.*, 2009).

O mecanismo de hidrólise do amido pelas bactérias inicia-se com a adesão destas ao grânulo, e este processo começa com uma interação iônica hidrofóbica envolvendo forças de Van der Waals com a superfície do substrato, envolvendo a anulação das cargas tanto da membrana celular da bactéria quanto do substrato, principalmente Ca e Mg, pois ambas tem carga negativa no exterior (VAN SOEST, 1994).

Em geral, o aumento na quantidade de amido fermentável proveniente de grãos na dieta é associado com aumento na produção de ácidos orgânicos, aumento na produção de proteína microbiana, diminuição na digestão da fibra, diminuição nas concentrações de amônia e diminuição na relação entre o acetato e o propionato (OBA & ALLEN, 2003).

A digestão ruminal do amido produz ácidos graxos voláteis para absorção e energia para a síntese microbiana. Diversas são as espécies de bactérias ruminais que apresentam a habilidade para digerir o amido. Organismos amilolíticos são encontrados em grandes porcentagens da população microbiana total quando dietas com alto amido são fornecidas. Espécies importantes vêm sido enumeradas em bovinos alimentados com dietas de alto grão, como *Bacteroides amylophilus*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Bacteroides ruminicola*, *Selenomona lactylitica*, *Streptococcus bovis*, *Prevotella ruminicola*, *Eubacterium ruminantium*, *Ruminobacter amylophilus*, *Ruminococcus bromii* e *Lactobacillus* sp (CHURCH, 1979).

Açúcares

Nos ruminantes, os carboidratos provenientes da dieta são fermentados em ácidos graxos de cadeia curta no rúmen e menos de 10% das exigências corporais de glicose são provenientes da digestão no trato gastrointestinal. Assim, a principal fonte de glicose para os ruminantes é a gliconeogênese, sendo o propionato o principal substrato (YOUNG *et al.*, 1989).

A quantidade de propionato absorvida do rúmen em animais bem alimentados é frequentemente suficiente para atender as exigências para a síntese de glicose. As exigências aumentam levemente na prenhez, mas não há evidências de maior redirecionamento do metabolismo de propionato na direção da síntese de glicose quando o suprimento dos precursores de glicose é limitado (YOUNG *et al.*, 1989).

Carboidratos estruturais na alimentação de ruminantes

Celulose

A celulose é o polissacarídeo mais abundante da natureza e principal constituinte da maioria das paredes celulares, exceto de algumas sementes, seu teor varia de 20 a 40% na MS de plantas superiores (VAN SOEST, 1994).

A celulose é formada por resíduos de D-glicopiranosos unidos por ligações beta-1,4 que formam longas cadeias lineares com alto grau de polimerização e elevado peso molecular (WALDRON *et al.*, 1996). Estas cadeias podem se unir através de pontes de hidrogênio formando as microfibrilas de celulose (30 a 100 cadeias de diâmetro), sendo que o grau de cristalinidade destas fibrilas ou a presença de outros polímeros associados à matriz celulósica são de especial importância na avaliação de forragens, pois esta interação pode influenciar a suscetibilidade da molécula de celulose à hidrólise enzimática microbiana (VAN SOEST, 1994).

Hemicelulose

A hemicelulose é uma mistura homogênea de polissacarídeos amorfos com grau de polimerização muito inferior ao da celulose (VAN SOEST, 1994). Em células maduras, a hemicelulose se encontra em maior proporção associada à lignina por ligações covalentes do que a outros polissacarídeos, tornando-se indisponíveis à solubilização. As espécies vegetais apresentam grandes variações de hemicelulose (10 a 25% da MS) em forragens, farelos, polpas e menores valores em grãos de cereais (2 a 12%) (GIGER-REVERDIN, 1995).

Pectina

A pectina é uma substância amorfa parcialmente solúvel em água e é completamente solúvel em detergente neutro. Portanto não é recuperada na fibra em detergente neutro (FDN). Está localizada na lamela média da parede celular vegetal e funciona como substância de adesão entre as células, sendo, em parte, responsável pela rigidez dos tecidos vegetais (VAN SOEST, 1994).

Os principais componentes das pectinas são o ácido galacturônico e ramnogalacturonanas. Contudo, a constituição em açúcares das moléculas de pectina contém pequena quantidade de glicose, xilose e arabinose. As moléculas de pectina estão ligadas covalentemente com a celulose e a hemicelulose. Embora a taxa e a extensão da degradação da pectina seja similar aos carboidratos não estruturais, a fermentação da pectina aumenta a produção de acetato e geralmente não determina a produção de ácido láctico durante a fermentação (HATFIELD & WEIMER, 1995).

Fibra

O papel da fibra na manutenção das condições ótimas do rúmen é aceito pela maioria dos cientistas e nutricionistas. A fibra da dieta afeta profundamente as proporções dos ácidos graxos voláteis (AGV) no rúmen e estimula a mastigação (WELCH & SMITH, 1970; SUDWEEKS *et al.*, 1981; BEAUCHEMIN, 1989).

A fibra é fonte de carboidratos usados como fonte de energia pelos microrganismos do rúmen e tem sido usada para caracterizar alimentos e para estabelecer limites máximos de ingredientes nas rações (VAN SOEST, 1994). No entanto, os nutricionistas não chegaram a um consenso sobre uma definição uniforme de fibra, bem como sobre a concentração de fibra ideal para a otimização do consumo de energia por bovinos (MERTENS *et al.*, 1994), pois a fibra é

essencial, já que os ácidos graxos voláteis produzidos pela fibra durante a fermentação ruminal são as principais fontes de energia para o animal (MERTENS, 2001).

Weiss (1994) define a fibra como sendo o componente estrutural das plantas, que é a parede celular, e a fração menos digerível do alimento, ou seja, aquela que não é digerida por enzimas de mamíferos, além de ser componente essencial para estimular a mastigação e ruminação.

A fibra não é uma substância química específica, constitui uma denominação geral aplicada a diversos materiais compostos de H e C, especialmente a celulose, a hemicelulose e a lignina, organizadas para formar as paredes celulares dos vegetais. A definição de fibra está vinculada ao método analítico empregado em sua determinação, sendo assim, é considerado um termo meramente nutricional (MERTENS, 2001).

Fibra Bruta (FB)

É isolada por ácidos e bases fortes. A extração ácida remove amidos, açúcares e parte da pectina e da hemicelulose dos alimentos. A extração básica retira proteínas, pectinas e hemicelulose remanescentes e parte da lignina (MERTENS, 2001). A FB consiste principalmente de celulose adicionada de pequenas quantidades de lignina e hemicelulose. Este método tem como limitação, ou falha, a solubilização de lignina de forma imprecisa (variável) (VAN SOEST & WINE, 1968). Atualmente quase inexistem novos trabalhos de pesquisa utilizando a FB, pois os métodos FDA e FDN passaram a ter maior precisão para serem utilizados em pesquisa na nutrição de ruminantes.

Fibra insolúvel em detergente ácido (FDA)

Como meio de quantificar os componentes isolados da fibra, Van Soest (1994) adicionalmente, criou a fibra insolúvel em detergente ácido, a qual é composta de celulose, lignina, sílica e proteína insolúvel em detergente ácido. Desta forma, a hemicelulose pode ser estimada através da diferença entre fibra detergente neutra (FDN) e a fibra detergente ácida (FDA), e a lignina e a celulose podem ser quantificadas, sequencialmente, a partir da oxidação da FDA em solução de permanganato de potássio, e através da queima deste resíduo em mufla, respectivamente.

O método FDA foi desenvolvido como um passo preparatório para determinação de lignina e celulose, mas nunca foi considerado para ser medida da fibra nos alimentos (VAN SOEST & WINE, 1968).

Fibra insolúvel em detergente neutro (FDN)

A FDN recupera celulose, hemicelulose e lignina, com alguma contaminação por proteína, pectina, minerais e amido (WEISS, 1994). A contaminação com minerais pode variar de 0 a 4% na composição da FDN (WEISS, 1994). Também tem sido recomendado que a FDN seja determinada em base livre de cinzas (VAN SOEST *et al.*, 1991).

O procedimento original foi desenvolvido no início da década de 1960, com a clássica referência publicada por Goering e Van Soest (1970). Desde então, várias modificações ao longo do tempo foram realizadas (VAN SOEST *et al.*, 1991). Os diferentes procedimentos de determinação resultaram em valores diferentes de FDN, os quais dependem da metodologia empregada e do alimento analisado, são eles: o método original de Van Soest e Wine (1967) que emprega decalina (como anti espumante, mas remove a lignina), éter monoetil etileno glicol (teratogênico) e sulfito para remover a contaminação por proteína; o método de Robertson e Van Soest (1981) que não usa sulfito, mas amilase para remover o amido; o método de Van Soest *et al.* (1991) que não usaram decalina, trocaram o mono etileno glicol pelo tri etileno glicol, usaram amilase e ureia oito molar para remover o amido e o sulfito é opcional; o método que usa sulfito e amilase recomendado por Mertens (1997); o método o qual a amostra é incubada por 16 horas a 90°C com redução na concentração de detergente neutro (25%), mais sulfito e amilase utilizado por Chai e Udén (1998).

Lignina

A lignina constitui um polímero fenólico que se associa aos carboidratos estruturais, celulose e hemicelulose, durante o processo de formação da parede celular, alterando significativamente a digestibilidade destes carboidratos das forragens (VAN SOEST & WINE, 1968).

O procedimento para determinação de lignina em detergente ácido (LDA) inclui ambos os métodos hidrolítico (ácido sulfúrico) e oxidativo (permanganato de potássio); a variante ácida sulfúrica de LDA é o mais popular. A lignina de Klason é o resíduo remanescente depois de uma hidrólise por ácido sulfúrico em duas fases, que é comumente usada para determinar os componentes de açúcar neutro dos polissacarídeos da parede celular. A lignina de Klason é um melhor marcador para a digestibilidade que a lignina de permanganato (JUNG *et al.*, 1997).

A correlação entre a digestibilidade de forragem e concentrações de lignina em detergente ácido e lignina de Klason foram estudadas por Jung *et al.* (1997). Neste trabalho, trinta e seis forragens, incluindo C3, leguminosas e gramíneas C3 e C4, foram analisadas para lignina de detergente ácido, lignina de Klason, e digestibilidade *in vitro* da MS e FDN. Vinte destas forragens também eram usadas em um experimento com cordeiros, com ingestão restrita para

medir a digestibilidade da MS e da FDN. Digestibilidade *in vivo* e *in vitro* da MS e FDN das forragens foram negativamente correlacionadas com as medidas de lignina.

Outros componentes

Outros componentes como a sílica, as cutinas e os taninos estão presentes na parede celular, associados ou não a polissacarídeos estruturais. Mesmo presentes em pequenas quantidades, estes compostos possuem importantes características físico-químicas que influenciam nos processos de digestão e absorção dos componentes da parede celular e do conteúdo celular (VAN SOEST, 1994). Também existem proteínas que são encontradas na fibra dos alimentos. Estas se dividem em três grandes grupos: as extensinas (função estrutural), as ricas em glicinas (associadas à lignificação) e ainda, as proteínas ricas em prolina (atuantes na formação dos nódulos radiculares das leguminosas). Partes dessas proteínas são solubilizadas na determinação da fibra, outra permanece como constituinte da mesma (VALADARES *et al.*, 1999).

Fibra efetiva

A fibra efetiva tem sido definida como a capacidade da fonte de fibra da dieta em estimular a mastigação, a capacidade em manter normal a percentagem de gordura e a produção de leite, ou ambos. Por isso, geralmente, a fibra efetiva se refere à capacidade da dieta em manter a saúde geral do rúmen e do animal (MERTENS, 1997).

Segundo Mertens (2001), com o advento de programas de formulação de ração de mínimo custo, estimulou-se o interesse no desenvolvimento de um método quantitativo para assegurar que um mínimo no requerimento de forragens seja estabelecido. Foi observado que, quando os concentrados eram fontes de menor custo relativo de nutrientes que forragens, estes programas formulariam rações para vacas leiteiras que contivessem níveis pequenos ou praticamente nenhuma forragem, o que seria fatal a saúde e a produtividade de vacas leiteiras em longo prazo, não havendo suficiente estímulo para o funcionamento normal do rúmen e manutenção da porcentagem de gordura do leite.

Segundo Mertens (2001), a efetividade da fibra na manutenção da percentagem de gordura no leite é diferente da efetividade da fibra em estimular a atividade de mastigação. Dos métodos de determinação de fibra, a FDN é a melhor medida de conteúdo de fibra total de um alimento, servindo como base para determinar a fibra efetiva. Mertens (1997) usou a atividade mastigatória para desenvolver os fatores de efetividade física que são necessários para calcular FDN fisicamente efetiva (FDN_{fe}) do FDN, compilando os dados de atividade mastigatória de 45 experimentos publicados.

Mertens *et al.* (1994) concluíram que duas variáveis, ingestão de FDN e forma física eram as características dos alimentos que mais afetaram a atividade mastigatória. A FDN efetiva (FDNe) está relacionada com a habilidade total de um alimento em substituir a forragem de forma que a percentagem de gordura no leite seja mantida. Quando os animais são alimentados com carboidratos estruturais, a FDN pode ser caracterizada como fisicamente efetiva, a qual estimula a mastigação e auxilia no tamponamento do rúmen, ou FDN prontamente degradável por microorganismos do rúmen, que leva a produção de ácidos resultantes de fermentação ruminal.

FDN fisicamente efetiva

A FDN fisicamente efetiva está relacionada com as propriedades físicas da fibra (principalmente o tamanho da partícula) que estimula a atividade de mastigação e estabelece uma estratificação bifásica dos conteúdos ruminais (uma camada flutuante de grandes partículas em uma piscina líquida com pequenas partículas). A FDN fisicamente efetiva sempre será menor do que a FDN, no entanto a FDN efetiva pode ser menor ou maior que a concentração de FDN em um alimento (MERTENS, 1997).

A FDN fisicamente efetiva fornece uma medida mais consistente da fibra efetiva que a atividade mastigatória, porque está baseado em duas propriedades fundamentais dos alimentos: fibra e tamanho de partícula, e independência de fatores animais (MERTENS, 2001).

Consumo de matéria seca

O NRC (2001) prediz o consumo de matéria seca a partir da concentração de energia líquida de manutenção da ração, enquanto (MERTENS, 1997) considerou as exigências energéticas dos animais e a capacidade de enchimento ruminal ao apresentar equações para estimar o consumo.

O aumento do mérito genético das vacas leiteiras nas últimas décadas tem levado a utilização de dietas ricas em amido para compensar o déficit de consumo energético para atender os requerimentos para a produção de leite (NRC, 2001). Os alimentos dessas dietas, em particular durante o a fase inicial da lactação, frequentemente ocorrem às custas de baixas proporções de FDNfe na dieta, o que leva problemas na saúde e função ruminal.

Ácidos graxos voláteis (AGV)

A absorção ruminal dos ácidos graxos voláteis (AGV) é quantitativamente a mais importante rota de nutrientes nos bovinos (STORM *et al.*, 2012).

A conversão de piruvato para propionato consome elétrons, por consequência é reduzida a oferta de hidrogênio; e a formação de acetato e butirato libera hidrogênio. Os padrões da fermentação ruminal são determinantes para a metanogênese (GHIMIRE *et al.*, 2014).

A termodinâmica pode ser aplicada para examinar a porção da energia produzida pela fermentação microbiana na formação de ATP e calor. Por meio das rotas de fosforilação na produção de acetato e butirato geram 4 e 2 mol de ATP por mol de glicose fermentado, respectivamente. A formação do propionato pela rota do succinato está associada à produção do ATP pelo transporte de elétron na fosforilação de redução do fumarato para succinato (ELLIS *et al.*, 2008).

A formação dos principais AGV determina a produção de CO₂ e CH₄ e estão associados com a formação do acetato, propionato e butirato. A formação do acetato libera 2 mol de CO₂ e 4 mol de H₂ por mol de glicose fermentado. Sendo que quatro mols de H₂ são utilizados pela metanogênese para reduzir um mol de CO₂ para CH₄. Por isso, a formação do acetato resulta na produção de um mol de CO₂ e um mol de CH₄ por mol de glicose fermentado. Similarmente, a produção de butirato resulta na produção de 1,5 mol de CO₂ e 0,5 mol de CH₄ por mol de glicose fermentado. Por outro lado, a formação do propionato não resulta na produção de CO₂ e requer um consumo da forma reduzida, resultando na diminuição da produção de CH₄. A formação do propionato conserva mais energia na fermentação da glicose e que será utilizada pelo animal (ELLIS *et al.*, 2008) (Figura 1).

Absorção ruminal dos AGV

Historicamente os modelos de absorção dos AGV foram delineados através das variáveis ruminal tal como composição das substâncias do líquido, volume e pH. Recentemente, foi incorporado ao modelo o controle da absorção dos AGV pelo epitélio do retículo e do rúmen (STORM *et al.*, 2012).

O mecanismo de absorção dos AGV ainda não está totalmente elucidado e diversas teorias existem. A difusão passiva dos AGV não ionizados através do epitélio ruminal é a teoria mais comum, mas a absorção mediada por proteína dos AGV ionizado foi identificada como sendo uma possível alternativa para a difusão passiva (MORVAY *et al.*, 2011).

O butirato é extensamente metabolizado a beta-hidroxibutirato (BHBA) e acetoacetato. O propionato é um AGV de grande importância metabolizado pelos órgãos, especialmente pelo fígado, ainda assim aproximadamente 13% do propionato absorvido pelo rúmen é metabolizado no epitélio ruminal. O principal produto do metabolismo do propionato no epitélio é o lactato (STORM *et al.*, 2012).

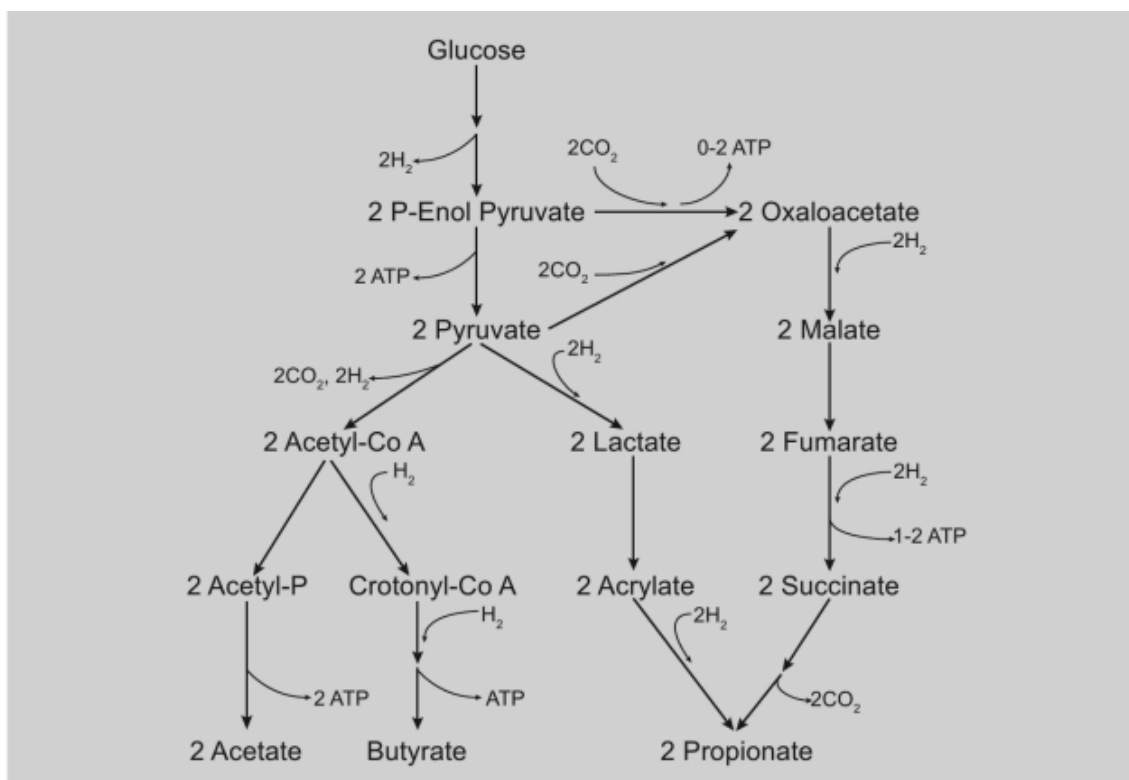


Figura 1. Rota estequiométrica da produção de AGV no rúmen (Ungerfeld e Kohn, 2008).

A concentração de AGV ionizados depende do pH, conforme foi descrito pela equação de Henderson-Hasselbalch. A difusão iônica através da membrana pode ser facilitada pelos transportadores de AGV ainda que a concentração de AGV esteja em equilíbrio entre os meios (STORM *et al.*, 2012).

O conteúdo dos microrganismos na fermentação ruminal na dieta afeta o requerimento de fibra das vacas de leite. A fibra fisicamente efetiva é a fração do alimento que estimula a mastigação. A mastigação do alimento regurgitado estimula a secreção de saliva. A saliva contém bicarbonato e fosfatos que neutralizam os ácidos produzidos pela fermentação dos microrganismos no rúmen. O balanço entre a produção de ácidos na fermentação e a secreção de tamponantes pela saliva é determinante para a manutenção do pH ruminal. O pH baixo causa redução da ingestão de matéria seca, digestibilidade da fibra, multiplicação microbiana, queda na produção de leite e aumento nos custos da alimentação. Somado a isso, a concentração de AGV está relacionada negativamente com o pH ruminal (ALLEN & MICHAEL, 1997).

A absorção de AGV remove cerca de 53% do total dos íons de hidrogênio do rúmen em condições normais. Mais 28% está incorporado em H₂O na forma dissociada do ácido carbônico

e por volta de 9% está dissolvido no rúmen em fosfato de hidrogênio. Uma menor fração (<7%) está associada com AGV, amônia e outras substâncias (ALLEN & MICHAEL, 1997).

Considerações finais

A digestão fermentativa anterior à ação gástrica confere uma condição especial dos ruminantes em relação aos demais mamíferos. A ação dos microrganismos no rúmen torna possível transformar substâncias não digestíveis em produtos que serão utilizados na absorção de nutrientes pelos animais. Outro fato relevante é que o rúmen é uma câmara com processos fermentativos e que geram ínfimos produtos. Neste trabalho foram citados os mais importantes para o metabolismo animal, no entanto, é de suma importância que seja destacado a contribuição dos ruminantes tanto pela produção de calor nos processos fermentativos, quanto na produção de metano, que causa impacto negativo na camada de ozônio. É importante o entendimento das rotas metabólicas que ocorrem no rúmen para elaboração de sistemas eficientes de produção e reduzir os impactos negativos ao meio ambiente.

O que se percebe em ruminantes, principalmente em vacas leiteiras, é que dietas que buscam o menor custo (ricas em grãos) prejudicam a função ruminal. Por outro lado, as forragens são importantes fontes de nutrientes na nutrição de ruminantes, além da proteína e energia, elas fornecem a fibra necessária para promover a mastigação, ruminação e saúde do rúmen. Na formulação de dietas para bovinos, a qualidade e a quantidade de forragens deve ser o primeiro fator a ser analisado para suprir as exigências nutricionais e de fibra. Os componentes concentrados devem ser utilizados para complementar as contribuições nutricionais das forragens.

Referências

- ALLEN, MICHAEL S. Relationship between fermentation, acid production in the rumen and the requirement for physically effective fiber. *Journal of Dairy Science*, v. 80, n. 7, p. 1447-1462, 1997.
- BEAUCHEMIN, K. A. Effects of dietary neutral detergent fiber concentration and supplementary long hay on chewing activities and milk production of dairy cows. *Journal of Dairy Science*, v. 72, n. 9, p. 2288-2300, 1989.
- CAÑIZARES, G. I.; RODRIGUES, L.; CAÑIZARES, M. C. Metabolism of non-structural carbohydrates in ruminants. *Metabolism Clinical and Experimental*, p. 63-73, 2009.
- CERDÀ, A. R. Ruminal fermentation: degradation in calves in intensive bait: University Autònoma de Barcelona, 2003.
- CHAI, W.; UDÉN, P. An alternative oven method combined with different detergent strengths in the analysis of neutral detergent fiber. *Anim. Feed Sci. Technol.*, v.74, p.281-288, 1998.

- CHURCH, D. C. 1979. Digestive physiology and nutrition of ruminants. Digestive Physiology. 2nd ed., Corvallis, OR. 1979.
- DEHORITY, B. A. Generation times of *Epidinium caudatum* and *Entodinium caudatum*, determined in vitro by transferring at various time intervals. Cultures, p. 1189-1196, 1998.
- DEHORITY, B. A. Rumen microbiology. Nottingham: Nottingham University Press, 2nd ed. 2004. 372 p.
- DEHORITY, B. A.; TIRABASSO, P. A. Antibiosis between Ruminant Bacteria and Ruminant Fungi. American Society for Microbiology. v. 66, n. 7, p. 2921-2927, 2000.
- ELLIS, J. L.; DIJKSTRA, J.; KEBREAB, E. Aspects of rumen microbiology central to mechanistic modeling of methane production in cattle. Journal of Agricultural Science, v. 4, n. 2008, p. 213-233, 2008.
- FIRKINS, J. L.; YU, Z. Characterisation and quantification of the microbial populations of the rumen. Ruminant physiology. [S.l.]: Wageningen Academic, 2008. p. 19-46.
- GHIMIRE, S.; GREGORINI, P.; HANIGAN, M. D. Evaluation of predictions of volatile fatty acid production rates by the Molly cow model. Journal of Dairy Science, v. 97, n. 1, p. 354-362, 2014.
- GIBBONS, R. J. Comparison of in vivo and in vitro techniques in ruminology studies. Maryland Agricultural Experiment Station, n. 2824, 1957.
- GIGER-REVERDIN, S. Review of the main methods of cell wall estimation: interest and limits for ruminants. Animal Feed Science and Technology, v. 8401, n. 95, 1995.
- GOERING, H.K.; VAN SOEST, P.J. Forage Fiber Analyses (Apparatus, reagents, procedures, and some applications). USDA - ARS Agric. Handbook n° 379. US Govt. Printing Office, Washington, DC., 1970. 20p.
- HATFIELD, R. D.; WEIMER, P. J. Degradation Characteristics of Isolated and In Situ Cell Wall Lucerne Pectic Polysaccharides by Mixed Ruminant Microbes. J Sci Food Agric, p. 185-196, 1995.
- HOWARD, B. H. Metabolism of carbohydrates by rumen bacteria. Nutrition Research, v. I, n. 1957, 1958.
- JUNG, H. G.; MERTENS, D R; PAYNE, A. J. Correlation of Acid Detergent Lignin and Klason Lignin with Digestibility of Forage Dry Matter and Neutral Detergent Fiber. Journal of Dairy Science, v. 80, n. 8, p. 1622-1628, 1997.
- KRAUSE, D.; RUSSELL, J. B. How Many Ruminant Bacteria Are There ? In: SYMPOSIUM RUMINAL MICROBIOLOGY. Journal of Dairy Science, v. 79, n. 8, p. 1467-1475, 1996.
- MACKIE, R. I.; WHYTE, B. A. Recent Advances in Rumen Microbial Ecology. Journal of Dairy Science, p. 2971-2995, 1989.
- MERTENS, D R. Creating a System for Meeting the Fiber Requirements of Dairy Cows. Journal of Dairy Science, p. 1463-1481, 1997.
- MERTENS, D.R. Physical effective NDF and its use in formulating dairy rations. In: SYMPOSIUM INTERNATIONAL IN DAIRY MILK, 2, 2001, Lavras: UFLA-FAEPE, p.25-36, 2001.
- MERTENS, D.R.; BRODERICK, G.A.; SIMONS, R. Efficacy of carbohydrate sources for improving utilization of N in alfalfa silage. J. Dairy Sci., v.77, p.240, 1994.
- MORVAY, Y.; BANNINK, A.; FRANCE, J.; KEBREAB, E.; DIJKSTRA, J. Evaluation of models to predict the stoichiometry of volatile fatty acid profiles in rumen fluid of lactating Holstein cows. Journal of Dairy Science, v. 94, n. 6, p. 3063-3080, 2011.
- NRC. NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Nutrient requirements of dairy cattle. Seven ed. 2001. p. 356.
- OBA, M.; ALLEN, M S. Effects of Corn Grain Conservation Method on Ruminant Digestion Kinetics for Lactating Dairy Cows at Two Dietary Starch Concentrations. Journal of Dairy Science, v. 86, n. 1, p. 184-194, 2003.

- ORSSKOV, E.R. (1995). Utilization of short-chain fatty acids in ruminants. In: J.H. Cummings, J.L. Rombeau & T. Sakata (eds) *Physiological and Clinical Aspects of Short-Chain Fatty Acids*. University Press, Cambridge, 243pp.
- REICHL, J. R.; BALDWIN, R. L. A Rumen Linear Programming Model for Evaluation of Concepts of Rumen Microbial Function1. *Journal of Dairy Science*, v. 59, n. 3, p. 439-454, 1975.
- ROBERTSON, J.B.; VAN SOEST, P.J. 1981. The detergent system analysis and its application to human foods. In: *THE ANALYSIS OF DIETARY FIBER IN FOOD* (JAMES, W.P.T.; THEANDER, O. ed.). Marcel Dekke Inc. New York, p.123, 1981.
- RUSSELL, J. B.; O'CONNOR, J. D.; FOX, D. G.; SOEST, P. J. V.; SNIFFEN, C. J. A Net Carbohydrate and Protein System for Evaluating Cattle Diets : I. Ruminal Fermentation. *Journal of Animal Science*, p. 3551-3561, 1992.
- STORM, A. C.; KRISTENSEN, N. B.; HANIGAN, M. D. A model of ruminal volatile fatty acid absorption kinetics and rumen epithelial blood flow in lactating Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, v. 95, n. 6, p. 2919-2934, 2012.
- SUDWEEKS, E. M. ; ELY, L. O.; MERTENS, D. R.; SISK, L. R. Assessing Minimum Amounts and Form of Roughages in Ruminant Diets : Roughage Value Index System. *J. Anim. Sci.*, p. 1406-1411, 1981.
- VALADARES, R. F. D.; BRODERICK, G. A.; FILHO, S. C. V.; CLAYTON, M. K. Effect of Replacing Alfalfa Silage with High Moisture Corn on Ruminal Protein Synthesis Estimated from Excretion of Total Purine Derivatives. *Journal of Dairy Science*, v. 82, n. 12, p. 2686-2696, 1999.
- VAN SOEST, P.J. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY, p. 476, 1994.
- VAN SOEST, P.J.; ROBERTSON, J.B.; LEWIS, B.A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and non-starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J. Dairy Sci.*, v.74, p.3583, 1991.
- VAN SOEST, P.J.; WINE, R.H. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds: IV. Determination of plant cell-wall constituents. *J. A.O.A.C.*, v.50, p.50, 1967.
- VAN SOEST, P.J.; WINE, R.H. 1968. Determination of lignin and cellulose in acid-detergent fiber with permanganate. *J. A.O.A.C.*, v.51, p.780, 1968.
- WALDRON, K. W.; PARR, A. J.; ANNIE, N.; RALPH, J. Cell Wall Esterified Phenolic Dimers: Identification and Quantification by Reverse Phase High Performance Liquid Chromatography and Diode Array Detection. v. 7, p. 305-312, 1996.
- WEISS, W. P. Estimation of digestibility of forages by laboratory methods. In: GEORGE C. FAHEY, J.; COLLINS, M.; MERTENS, DAVID R.; MOSER, L. E. (Eds.). *Forage Quality, Evaluation, and Utilization*. Wisconsin, 1994, p. 644.
- WELCH, J. G.; SMITH, A. M. Forage Quality and Rumination Time in Cattle. *Science*, v. 6, n. 53, p. 797-800, 1970.
- WILLIAMS, A. G.; JOBLIN, K. N.; FONTY, G. Interactions between the rumen chytrid fungi and other microorganisms. In: MOUNTFORT, D. O., ORPIN, C. G. (Eds.) *Anaerobic fungi: biology, ecology and function*. New York: Marcel Dekker, 1994. Cap. 7, p. 191-228.
- YOUNG, J. W.; AMARAL, D. M.; VEENHUIZEN, J. J. Exogenous Glucose in Dairy Cows at Energy Equilibrium 1. *Journal of Dairy Science*, v. 73, n. 5, p. 1244-1254, 1989.