

Capítulo 8

EFECTOS DE LOS TANINOS SOBRE LA DIGESTIÓN, EL METABOLISMO Y LA PRODUCCIÓN EN RUMIANTES

Sandra L. Posada¹, Zoot, Esp¹; Giovanni Montoya, Zoot; Esp²; Alejandro Ceballos, MVZ, MSc³.

Resumen

La inclusión de taninos en la alimentación de los rumiantes ha sido altamente contradictoria. Hay reportes de efectos negativos sobre la palatabilidad y la digestibilidad, pero también se han encontrado efectos benéficos sobre el balance del nitrógeno y la producción. Las respuestas obtenidas dependen en gran medida de la concentración y naturaleza de los mismos en el alimento. Debido a la propiedad que tienen estos compuestos de formar complejos con las proteínas a un pH de 5.5-7.2 éstos se hacen con el subsecuente indigestibles por la población ruminal, lo que confiere un carácter sobrepasante incremento de la disponibilidad y de aminoácidos esenciales a nivel intestinal. También hay indicaciones del enlace de los taninos con los carbohidratos, particularmente con la celulosa, la hemicelulosa, el almidón y la pectina, por lo que un alto consumo de ellos disminuye la producción de energía para los microrganismos a partir de los carbohidratos de la dieta. Debido a la habilidad de los taninos para precipitar proteínas salivales y para adherirse a las membranas mucosas de la boca, éstas sustancias tienen un sabor astringente que

Departamento de Producción Agropecuaria, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia, AA 1226, Medellín, Colombia, slposada@epm.net.co

² Schering Plough, Nutricionista Línea Veterinaria, giova1973@hotmail.com, Medellín, Colombia

Universidad de Caldas, Facultad de Ciencias Agropecuarias ceballos alejandro@hotmail.com, Manizales, Colombia

resulta poco palatable para el animal. Ellos generan señales de distensión al reducir la digestión de la materia orgánica en el rumen y al reaccionar con la membrana celular del intestino disminuyendo su permeabilidad. La ocurrencia de los efectos tóxicos sistémicos de los taninos implica una absorción de estas sustancias o de sus productos de degradación, lo cual genera lesiones degenerativas y necróticas en distintos órganos, pudiendo ocasionar incluso la muerte de los animales. Los efectos negativos de los taninos pueden ser sustancialmente reducidos por la capacidad fisiológica que tienen los animales para contrarrestarlos o por la adición de productos químicos a la dieta. El siguiente trabajo pretende realizar una revisión de los efectos positivos y negativos de los taninos sobre la digestión, el metabolismo y la producción en rumiantes, señalando sus implicaciones toxicológicas y los mecanismos que el animal desarrolla para lograr una adaptación a los mismos.

Palabras clave: balance de nitrógeno, proteína de paso, astringencia

Effects of tannins on digestion, metabolism and production in ruminants

Summary

The inclusion of tannins in ruminant diets has been highly controversial. There are reports of negative effects regarding its palatability and digestibility; but, also beneficial effects on nitrogen balance and production have been found. The responses obtained were related to the type of tannin and its concentration in the diet. The ability of tannins to form complexes with protein at ruminal pHs (5.5 to 7.2) increase the amount of bypass protein, thus improving the availability of essential aminoacids. There is also evidence that tannins bind carbohydrates, particularly, cellulose, hemicellulose, starch and pectin, decreasing energy production from these compounds by ruminal microorganims. Tannins precipitate salivary proteins and adhere to the mucosal membranes in the mouth resulting in astringency and consequently affecting palatability and acceptance of the feed. Tannins generate signals of physical distension by reducing the ruminal digestibility of organic matter and reacting with the intestinal cell membrane, decreasing its permeability.

Toxicity of tannins has systemic been reported indicating that they or their degradation products are absorbed. Degenerative and necrotic lesions in different organ produced by tannins have been documented

and may even produce the death of animals. The negative effects of tannins can be reduced by physiological capacity of the animal to counteract their effects or by the addition of chemical products to the diet. This paper is a review of the positive and negative effects of tannins on digestion, metabolism and production in ruminants. indicating their toxicological implications and the mechanisms developed by ruminants to adapt to them.

Key words: nitrogen balance, by-pass, astringency.

Introducción

ioaenesis

La fuente básica de la alimentación de los rumiantes son las pasturas, las cuales son permanentemente fertilizadas con nitrógeno en las explotaciones dedicadas a la lechería especializada con el fin de aumentar la producción de biomasa por unidad de tiempo y la capacidad de carga. La fertilización nitrogenada, a su vez, trae como consecuencia aumento de la proteína bruta del forraje y de su fracción soluble (8). Cuando las condiciones de equilibrio dietético se alteran, como en el caso del exceso de proteína degradable en el rumen con un nivel insuficiente de energía, el amoniaco procedente de la degradación puede alcanzar concentraciones superiores a aquellas que las bacterias están en capacidad de incorporar a la proteína bacterial y su exceso es absorbido a través de las paredes ruminales, con las respectivas consecuencias negativas para el animal (11, 13, 44, 47). Los rumiantes tienen dos vías para detoxificar el amoniaco: la ureagénesis y la síntesis de glutamina. La conversión del amoniaco a urea tiene un costo para el animal de aproximadamente 12 Kcal/g de nitrógeno (3, 18).

Si el metabolismo de la proteína en el animal se encuentra perturbado, ya sea por la alta ingestión de este nutriente, por su significativa degradabilidad y solubilidad, por una deficiencia de energía en la dieta o por la incapacidad del hígado para detoxificar, resulta de interés buscar estrategias alimentarias que propendan por reducir la cantidad de amoniaco generado en el rumen. Si bien las consecuencias de los taninos en la alimentación animal no son totalmente claras, se les atribuye efectos benéficos por su propensión a formar complejos químicos con las proteínas, protegiéndolas de la degradabilidad ruminal y mejorando la eficiencia de su utilización en el tracto digestivo posterior, con lo que el animal tendría mayor disponibilidad de aminoácidos como producto del sobrepaso generado (Preston y Leng 1989, citados por Galindo, et al. 1989; Barry y Duncan 1984, citados por Rosales (1996) (15, 43). La siguiente revisión pretende realizar una descripción sobre los efectos que los taninos causan sobre la digestión, el metabolismo y la producción en animales rumiantes, dando especogenesis

cial énfasis al efecto sobre la utilización del nitrógeno en términos de su protección a la degradación ruminal, su digestibilidad, su retención orgánica y la forma en que estos aspectos pueden afectar el desempeño productivo del animal.

Efectos sobre el metabolismo ruminal e intestinal

En el rumiante una gran proporción de la proteína dietaria es degradada hasta amonio, con el cual los microorganismos ruminales sintetizan su proteína. Esta utilización de la proteína es benéfica cuando ella es de baja calidad; sin embargo, cuando la misma es de elevado valor nutricional debe ser más eficientemente utilizada, por lo que el sobrepaso se convierte en una interesante alternativa. Varios experimentos, citados por Rodríguez, et al. (1975), mostraron que la administración de proteína pasante de buena calidad ha incrementado la retención de nitrógeno, la ganancia de peso, la producción de leche y el contenido de proteína de ésta. Después de la incubación de material conteniendo ácido tánico, una reducción en el contenido de amonio fue observado por Rodríguez, et al. (1975), lo cual fue indicativo de la inhibición de la degradación de la proteína. Los autores también evaluaron el comportamiento de la solubilidad de este nutriente en dos pH diferentes (6.8 y 2.5), para simular las condiciones ruminales y abomasales, y empleando formaldehído y calor. En términos generales, la solubilidad de la proteína fue mayor a pH 2.5 que a pH 6.8, e igualmente mayor con la adición de ácido tánico que con la aplicación de calor y formaldehído, los cuales respectivamente ocuparon el segundo y el tercer lugar (42). La menor protección de la proteína de la degradación ruminal, por efecto del ácido tánico, puede explicarse por la hidrólisis que a este nivel experimentan los taninos hidrolizables y que ha sido reportada por varios autores (22, 24, 38).

Nishimuta, et al. (1973), contrariamente a Rodríguez, et al. (1975), encontraron que la protección de la harina de soya rociada con formaldehído fue ligeramente menor con respecto a la tratada con ácido tánico, detectando sin embargo, que el nivel de amonio ruminal derivado de la proteolisis no presentó diferencias estadísticamente significativas entre ambos tratamientos (10.13 y 9.74 mg/100 ml) (30). Tripathy (1978) después de cuatro horas de incubar 500 mg de torta de cacahuete en 20 ml de líquido ruminal proveniente de cabras, detectó un incremento promedio en el contenido de amonio de 24.2 mg N/100 ml, valor que fue superior a 9.1 y 3.8 mg N/100 ml, los cuales fueron obtenidos en la presencia de 50 y 100 mg de ácido tánico, respectivamente (46).

Los taninos condensados ligan las proteínas de la planta reduciendo su solubilidad y degradación por parte de los microorganismos ruminales. Ellos mejoran el

flujo de proteínas al intestino e incrementan la disponibilidad y absorción de aminoácidos esenciales (26, 35, 49). Sustentando esta afirmación, Barry y McNabb (1999) observaron que el incremento en la concentración de taninos condensados de Lotus corniculatus y de Lotus pedunculatus redujo la rata de degradación y solubilización de la fracción 1 de la proteína en el rumen e incrementó el flujo de nitrógeno no amoniacal hacia el duodeno (6).

Mc Nabb, et al. (1993), citado por Carulla (1994), observaron que las ovejas alimentadas con Trifolium spp. (5.5% taninos condensados) incrementaron la absorción aparente de metionina (23%) y de cisteina (4%) desde el intestino delgado, comparadas con aquellas que se alimentaron con la misma leguminosa pero que recibieron infusión de PEG que liga los taninos inhibiendo su efecto (7).

Sin embargo, Silanikove, et al. (2001) indican que si una cantidad significativa de taninos alcanza el duodeno, la absorción de aminoácidos desde éste puede disminuir (45). Al respecto, McSweeney, et al. (2001) afirman que un inconveniente de los complejos que los taninos forman con las proteínas dietarias, es la reducción en la disponibilidad de nitrógeno que potencialmente tendría el animal (25).

Pedraza, et al. (1999) evaluaron el efecto de la adición de taninos de castaño (Castanea spp.) a un suplemento de torta de soya, consumido por ovinos, sobre la degradabilidad ruminal de las proteínas y los niveles plasmáticos de aminoácidos. Los tratamientos consistieron de torta de soya tratada con taninos de castaño a un nivel de 0, 2, 4 y 6% y garantizada a razón de 10 g por Kg^{0.75}. Después de un mes de estar garantizando los diferentes tratamientos, el amonio ruminal disminuyó de 253.3 mg/dl sin taninos a 206.5 mg/dl con 6% de taninos (p<0.05). La concentración de aminoácidos plasmáticos disminuyó con la adición de los polifenoles, especialmente el aminoácido lisina que sin incluir taninos tuvo un valor de 15.3 umoles/100 ml y con 6% de taninos de 1.8 umoles/100 ml. Se concluyó que los taninos de castaño disminuyen la degradación de la proteína en el rumen y limitan la absorción de la lisina. (34).

Las implicaciones de la concentración y el tipo de taninos sobre la digestión de la proteína fueron también demostrados en un trabajo realizado por Waghorn y Shelton (1992), en el que Lotus spp. fue empleado. En este trabajo, los taninos condensados de dicha especie redujeron la degradación de la proteína y aumentaron su flujo al intestino, pero el incremento en la absorción de aminoácidos solo ocurrió con los taninos condensados de Lotus corniculatus (2.2% TC en la MS) y no con los de Lotus pedunculatus, (5.5% TC en la MS), indicando que estos últimos evitaron la hidrólisis enzimática de la proteína protegida. Los autores concluyeron que diferencias en los taninos condensados de diversas especies forrajeras deben ser estudiadas antes de emprender un programa de selección de plantas a utilizar en la alimentación animal (50).

Carulla (1994) realizó un trabajo con *D. ovalifolium* (4.1% de taninos condensados) empleando una dieta control y dos con diferentes nivel de PEG (3.5 y 7% de MS). Las concentraciones medias de amonio a nivel ruminal fueron 5.2, 12.2 y 12.7 mg/dL respectivamente (7).

Efectos sobre la gustosidad

La astringencia se define como la capacidad de los taninos condensados extractables para unirse a la proteína mediante enlaces de hidrógeno e interacciones hidrofóbicas principalmente (5, 21). Debido a la habilidad de los taninos para precipitar proteínas salivales y para adherir a las membranas mucosas de la boca, un sabor astringente resulta del consumo de alimentos conteniendo los mismos, lo cual puede perjudicar la gustosidad y por ende la aceptación de la ración (22).

Adicionalmente Mitjavila, et al. (1977), citado por Aregheore (1999), señalan otra razón para explicar porque los altos niveles de taninos pueden deprimir el consumo de alimento. Ellos indican que los taninos generan señales de distensión física al reducir la digestión de la materia orgánica en el rumen y al reaccionar con la membrana celular del intestino disminuyendo su permeabilidad (2).

Waterman, et al. (1980) indicaron que en vista de la relación existente entre la digestibilidad del forraje, el tiempo de retención en el rumen y la rata de consumo, la digestibilidad es probablemente un importante parámetro en la selección de alimento por los animales. Igualmente señalaron que la rata de digestión ruminal depende de la relación entre la concentración de nutrientes, necesarios para el crecimiento y la síntesis de enzimas microbianas, y la presencia de sustancias químicas que antagonizan con el crecimiento bacterial o con dichas enzimas. Por tal razón concluyeron que el papel de los metabolitos secundarios, incluidos los taninos, sobre la selectividad y el consumo de forrajes es grande (51).

Leinmüller, et al. (1991) cita dos trabajos en los que la adición de PEG neutralizó los efectos negativos de los taninos sobre el consumo de alimento. En el primero de ellos, éste fue incrementado desde 905 hasta 1371 g/día en ovejas recibiendo una ración de Acacia aneura, lo cual se logró por la adición de 6 g de PEG/día (Eady et al., 1988). En el segundo, la aspersión de Lotus pedunculatus con PEG

resultó en un incremento del consumo de alimento por parte de las ovejas desde 53.5 hasta 67.7 g/Kg^{0.75} (Barry y Duncan, 1984) (22).

Diferencias en el peso molecular de los taninos condensados extractables (TCE) dentro y entre especies leguminosas tropicales han sido asociadas con el nivel de astringencia que produce el consumo de dichas plantas. Barahona, et al. (1996), por ejemplo, encontraron una menor astringencia con los TCE de Flemingia macrophylla que con los de Desmodium ovalifolium (5).

Silanikove, et al. (2001) destacan que los efectos negativos de los taninos sobre el consumo pueden ocurrir a corto (20-60 minutos) y a largo plazo (días o semanas). La astringencia y las influencias adversas sobre el epitelio de la cavidad oral y el tracto digestivo anterior son los efectos determinantes a corto plazo; mientras que, a largo plazo, los efectos pueden estar relacionados con la reducción en la concentración de amonio y ácidos grasos volátiles en el fluido ruminal, lo que origina señales metabólicas que indican deficiencias de nitrógeno y/o de energía (45).

Efectos sobre la digestibilidad

Silanikove, et al. (2001) y Pérez-Maldonado et al. (1995) afirman que la digestibilidad de la materia orgánica, la proteína, la materia seca y la pared celular está inversamente relacionada con las concentraciones de taninos en la dieta (35, 45).

La diversidad de efectos que los taninos tienen sobre la digestión es debida, por un lado, a las diferencias en la capacidad fisiológica de los animales para contrarrestarlos y, por el otro, a las diferencias en la reactividad química de los taninos. Con respecto al último punto, Hagerman, et al. (1992) encontraron que la adición de taninos condensados comerciales (quebracho) a una dieta libre de ellos redujo la digestibilidad de la proteína en ciervos y ovejas, en tanto que, la adición de taninos hidrolizables comerciales (ácido tánico) no provocó dicho efecto. Sin embargo, al garantizar a los animales plantas que tuvieron buena cantidad de galotaninos (27 mg/g) -un tipo de tanino hidrolizable- y apenas pequeñas trazas de proantocianidinas (taninos condensados) (0.9 mg/g), la digestibilidad de la proteína fue reducida en un 6.34% y el 27% del ácido gálico ingerido fue recuperado en la excreción fecal. Todo lo anterior permitió concluir que: (1) El ácido tánico comercial no tiene los mismos efectos sobre los herbívoros que los galotaninos presentes en los forrajes naturales y que, el peso molecular de los galotaninos de diversas fuentes aparentemente determina su destino metabólico. Al respecto, se determinó que el ácido tánico fue de bajo peso molecular y que por lo tanto interactuó débilmente con la proteína dietaria haciéndola muy susceptible al desdoblamiento enzimático intestinal, mientras que, los galotaninos presentes en las fuentes naturales fueron de alto peso molecular y tuvieron mayor capacidad de protección de las proteínas a este nivel (2).

Las generalizaciones sobre los efectos y la función de los taninos no deben ser basadas en estudios que utilizan una fuente particular de los mismos, ya que el destino metabólico de cada uno varía. Lo anterior se desprende de las observaciones diferenciales detectadas entre el ácido tánico y taninos del quebracho. El ácido tánico no fue excretado en las heces de ciervos y ovejas, determinando que el mismo fue rápidamente hidrolizado después de su ingestión y que el ácido gálico liberado de su hidrólisis fue absorbido y excretado en la orina. El destino metabólico de los taninos del quebracho, por su parte, fue diferente y varío entre especies animales, ya que los ciervos eliminaron en las heces la totalidad consumida del mismo, mientras que las ovejas solo excretaron el 60%, sugiriendo que el 40% restante fue absorbido (16).

Investigaciones de Van Hoven (1984), citado por Leinmüller, et al. (1991), indicaron que la digestibilidad in vitro de la materia orgánica (DIVMO) disminuye menos en presencia de taninos hidrolizables que de taninos condensados (22). Relacionado con este concepto, McSweney, et al. (1988), realizaron un estudio en ovejas, en el que observaron que los taninos hidrolizables de Terminalia oblongata fueron incapaces de afectar la digestibilidad del nitrógeno —la materia orgánica y la fibra— de una ración de Stylosanthes hamata. Los autores señalaron que los taninos hidrolizables no establecen enlaces rígidos con las proteínas en el rango de pH del rumen, como si sucede con los taninos condensados (24).

Chaves (1994) realizó un estudio con especies forrajeras, tanto arbóreas como herbáceas, evaluando la relación entre su concentración de taninos, el método analítico utilizado para estimarlos y la digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS) de las mismas. Se pudo notar que *Flemingia macrophylla*, *Calliandra calothyrsus*, *Inga sp.*, *Desmodium ovalifolium*, *Codariocalix gyroides y Acacia angusstissima* fueron las especies de mayor contenido de taninos y las de menor DIVMS, demostrando así el efecto negativo de los mismos. Por el contrario, las especies que tuvieron mayor DIVMS, a saber, *Erithryna poeppigiana*, *Difiza sp.*, *Erithryna fusca y Gliricidia sepium*, presentaron el menor contenido de taninos (tabla 1 y 2). En todos los casos se lograron correlaciones negativas, altamente significativas, entre los métodos empleados para el análisis de taninos y la DIVMS, siendo las más altas para el método Folin Denis (r=-0.82), segui-

Tabla 1. Clasificación de las especies arbóreas con base en el contenido de taninos y los resultados de digestibilidad in vitro de la materia seca (DIVMS)

Especie	% de taninos como ácido tánico ^a	% DIVMS ^b	
Diphiza sp.	2.7 e	59.27 a	
Gliricidia sepium	2.7 e	57.83 a	
Erythrina poeppigiana	2.2 e	51.78 b	
E. fusca	2.4 e	49.52 b	
Guazuma ulmifolia	2.1 e	44.77 c	
Albizia falcataria	5.1 d	42.35 d	
Inga sp.	9.5 b	23.23 d	
Acacia angusstissima	6.4 c	23.18 d	
Albizia sp.	10.5 ab	22.97 d	
Calliandra calothyrsus	11.1 a	20.68 d	

Obtenidos por el método Folin-denis, según la prueba de Duncan. Letras diferentes en las columnas implican diferencia significativa (p<0.05)

Fuente: Chaves, 1994 (9)

Tabla 2. Clasificación de las especies herbáceas con base en el contenido de taninos y los resultados de digestibilidad in vitro de la materia seca (DIVMS)

Especie	% de taninos como ácido tánico ^a	% DIVMS ^b	
Flemingia	6.5 a	19.63 g	
macrophyla	6.4 ab	31.30 e	
Desmodium	5.9 b	28.45 f	
ovalifolium	3.4 c	57.07 b	
Codariocalix gyroides	3.0 c	60.70 a	
Stylosanthes	2.4 d	62.03 a	
guianensis	2.3 de	54.00 c	
S. capitata	1.9 ef	51.53 с	
Arachis pintoi	1.7 ef	52.55 c	
Centrosema	1.6 f	45.33 d	
macrocarpum			
C. brasilianum			
C. pubescens			
_			

Cratylia floribunda Obtenidos por el método Folin-denis, según la prueba de Duncan. Letras diferentes en las columnas implican diferencia significativa (p<0.05)

Fuente: Chaves, 1994 (9)

Promedio de seis (6) observaciones, según la prueba de Duncan. Letras diferentes en las columnas implican diferencia significativa (p<0.05)

Promedio de seis (6) observaciones, según la prueba de Duncan. Letras diferentes en las columnas implican

do por el método de Iterbio (r=-0.77). Cuando se consideró el hábito de crecimiento de las especies evaluadas, la mejor correlación entre la DIVMS y los taninos se obtuvo con los métodos de Folin-Denis, Iterbio y Butanol para las herbáceas, mientras que para las forrajeras, la mejor correlación se encontró con Folin-Denis (9).

Con respecto al efecto de los taninos condensados sobre la digestibilidad de la materia seca, Robbins, et al. (1987) y Lascano y Carulla (1992), citados por Carulla (1994), han sugerido que los métodos in vitro no son apropiados cuando se emplean forrajes con alto contenido de taninos. Al respecto, Ramírez y Posso (1984), citados por el mismo autor, reportan mayor digestibilidad de estos forrajes cuando se evalúan in vivo. Una posible explicación de lo anterior es que los microorganismos bajo condiciones in vitro son más afectados por los taninos condensados, mientras que, en los sistemas in vivo dichos efectos negativos pueden ser substancialmente reducidos por la presencia de proteínas salivares y por el reciclaje de amonio a través de la saliva (7).

Para evaluar el efecto supresivo de los taninos sobre la degradación del follaje, bolsas de dacrón que contenían muestras de árboles forestales del Mediterráneo (Colicotome villosa, Ceratonia siliqua, Quercus calliprinos y pistacia palaestina) fueron incubadas en el rumen de cabras, con y sin la inclusión de PEG. Se concluyó que la adición de dicho polímero anuló el efecto supresivo de los taninos sobre la degradación de los componentes de las plantas (materia seca, FDN y proteína bruta) (1).

Nishimuta, et al. (1973) y Hill, et al. (1987) coinciden en observar que después del suministro de una ración con taninos, el incremento en la excreción de nitrógeno vía fecal se produce, cursando con la correspondiente disminución en la digestibilidad de la proteína al compararla con el tratamiento control (tabla 3 y 4). Fue demostrado que el nitrógeno de las heces que se encontraba enlazado a los taninos no provenía exclusivamente de la proteína alimentaria no degradada, sino también de la proteína de origen endógeno (de enzimas y de la mucosa) (17, 30).

Tabla 3. Digestibilidad aparente y balance de nitrógeno en el metabolismo de bueyes alimentados con dietas conteniendo urea y cascarilla de cacahuete

	Grupo de tratamiento				
Punto	1a	2	3	4	SE
	0.7	0.3	0.7	1.1 (alto)	
	$(control)^b 0^c$	(bajo) 15	(moderado) 15	15	
Digestibilidad aparente	Ţ	167 st 45	2 aly 1 -	* 1 11112	15 100
(%)	72.2 d	58.0 e	60.6 e	60.2 e	1.09
Materia seca	72.7 d	58.4 e	61.1 e	60.7 e	1.09
Materia orgánica	67.9 d	42.4 f	47.1 e	50.6 e	1.48
Proteína cruda			4.5		
Balance de nitrógeno					
(g/d)	83.3 f	85.5 f	93.2 e	99.8 d	1.18
Nitrógeno	26.7 e	49.2 d	50.3 d	49.4 d	1.83
consumido	31.8 d	18.0 e	27.0 d	27.1 d	2.08
Nitrógeno fecal	24.8 d	18.3 ef	15.8 f	23.3 de	2.03
Nitrógeno urinario					
Nitrógeno retenido	Fi -				
% del nitrógeno					
consumido	29.9 d	21.4 ef	16.9 f	23.2 e	2.09
Nitrógeno retenido	32.1 f	57.6 d	54.3 de	49.4 e	1.80
Nitrógeno fecal					

^a Tratamiento

Fuente: Hill, et al., 1987 (17)

^b Urea dietaria (%)

^c Cascarilla de cacahuete (20.1% de taninos en base seca)

d-f Medias de una misma línea sin superíndice común difieren significativamente (p<0.05)

Tabla 4. Digestibilidad y balance de nitrógeno de corderos alimentados con harina de soya tratada y sin tratar con ácido tánico

Dieta	Harina de soya	Harina de soya + Acido tánico
Digestibilidad ¹		
Materia seca	70.90 +/- 0.93 a	69.06 +/-0.74 a
Celulosa	73.55 +/- 1.13 a	75.94 +/-0.93 a
Proteína cruda	75.44 +/- 0.90 a	67.55 +/-1.27 b
Balance de nitrógeno ¹		
N consumido, g/d	13.84	13.47
N fecal, g/d	3.40 +/-0.12	4.37 +/-0.17
N urinario, g/d	7.57 +/-0.45	5.93 +/-0.25
N retenido, g/d	2.87 +/-0.40 ab	3.17 +/-0.20 ab
% de N retenido del		
consumido	20.8 +/- 2.9 ab	23.5 +/-1.5 ab
% de N retenido del		
digerido	27.6 +/-3.8	34.8 +/-2.3

Valores de la media con el error estándar

Fuente: Nishimuta, et al., 1973 (30)

Efectos tóxicos

Toxicidad para los microorganismos ruminales. Scalbert (1991), citado por Reed (1995), identifica tres mecanismos de toxicidad de los taninos en los microorganismos: Inhibición enzimática y formación de complejos con el sustrato, acción sobre membranas, y ligación de iones metálicos. A su vez, el mismo autor indica la presencia de posibles mecanismos de defensa microbial ante estos metabolitos secundarios, que consisten en la secreción de los polímeros que los enlazan, la biodegradación de los mismos y la síntesis de enzimas tanino resistentes (38).

Se ha reportado en la literatura que los taninos inducen cambios en la morfología de muchas especies bacterianas ruminales y un crecimiento y división celular anormal (38).

Chiquette, et al. (1988) observaron cambios en la producción de glucocalix por parte de las bacterias ruminales en respuesta a los taninos condensados de Lotus

a, b Medias sobre la misma línea llevando diferente superíndice son significativamente diferentes (p<0.05)

corniculatus. Esos cambios, en concepto de los autores, indicaron que las bacterias produjeron glicoproteínas análogas a las de la saliva de animales alimentados con dietas altas en taninos. Se argumentó que la tendencia de los microorganismos a formar glucocalix, como mecanismo de defensa, podría generar una reducción de su actividad digestiva, ya que la secreción de exoenzimas y la penetración en los tejidos de las plantas estaría limitada (10)

ioaenesis

Toxicidad para los rumiantes. La ocurrencia de los efectos tóxicos de los taninos implica una absorción de estas sustancias o de sus productos de degradación. A causa de su gran tamaño molecular, la absorción de taninos condensados en el tracto digestivo es improbable, sin embargo, los taninos hidrolizables pueden ser degradados a fenoles y azúcar y entonces pueden ser absorbidos parcialmente (22, 38). Reed (1995) indica que los taninos hidrolizables son potencialmente tóxicos para los rumiantes, ya que su degradación por parte de los microorganismos ruminales produce pirogalol y otros fenoles de bajo peso molecular que son absorbidos en el rumen. El pirogalol es un producto tóxico para el hígado y los riñones, de hecho, las mayores lesiones asociadas al envenenamiento con taninos hidrolizables son necrosis del hígado y del riñon (38).

Los fenoles absorbidos desde el rumen, y derivados de la degradación de los taninos hidrolizables a este nivel, son detoxificados por conjugación hepática con ácido glucurónico o aniones sulfato y posteriormente eliminados por vía urinaria (24, 38).

Intoxicaciones agudas en el ganado bovino y ovino han sido asociadas con el consumo de especies de alto contenido de taninos hidrolizables, tales como roble (Quercus spp.), Terminalia oblongata y Clidemia hirta (38). Por ejemplo, McIntosh (134), citado por McSweeney, et al. (1988), observó envenenamiento por el consumo de Terminalia oblongata, el cual además de provocar daño hepático y renal, también produjo ictericia, fotosensibilización, dolor abdominal y deshidratación (24)

Adicionalmente, se sabe que un alto contenido de taninos hidrolizables y condensados en la dieta puede causar gastroenteritis hemorrágica y cambios en las membranas mucosas del intestino, lo que permite que ambas clases de polifenoles puedan ser absorbidas (22, 38). Lohan, et al. (1983), citado por Leinmüller, et al. (1991), después de alimentar rumiantes con una ración de hojas de roble (Quercus spp.), encontró que el 64% de los taninos condensados ingeridos fueron detectados en las heces, por lo que concluyó que el resto fue absorbido (22).

En vista de que los taninos afectan la membrana mucosa del tracto digestivo, se ha indicado que podrían disminuir la absorción de nutrientes, entre ellos los aminoácidos, de los cuales la metionina y la lisina serían los más sensibles (38).

Tripathi, et al. (1984), citada por Aregheore (1999), al trabajar con cabras encontraron que altas dosis de taninos condensados provocaron necrosis de la piel y del páncreas (2). El consumo exclusivo de frutas de *Acacia albida* causó alta pérdida de peso en cabras y ovejas y una hiperplasia nodular de los vellos ruminales (Ilca, et al, 1985 y 1986, citados por Leinmüller, et al, 1991) (22).

Efectos sobre el balance de nitrógeno

La utilización de la proteína alimentaria (balance de N) puede ser mejorada cuando los taninos establecen enlaces reversibles con ella, lo cual permite, por un lado, su protección de la degradación ruminal pero, por el otro, su hidrólisis en el intestino delgado (22, 26, 51).

Experimentos que han obtenido buenos resultados son citados por Leinmüller, et al. (1991) y descritos a continuación. El primero, realizado hacia 1966 por Zelter y Leroy, indicó que los taninos hidrolizables de la madera del castaño protegieron a las proteínas alimentarias de la degradación ruminal, siendo dicha protección reversible en el intestino delgado, con lo que las proteínas de las plantas fueron liberadas en el duodeno. Uno posterior, realizado por Barry, et al. (1986) y trabajando con Lotus pedunculatus, permitió obtener efectos positivos sobre el balance de nitrógeno. En este trabajo, el incremento en el contenido de taninos en la ración de las ovejas provocó un aumento en la concentración de la hormona del crecimiento (GH) (22).

Driedger y Hatfield (1972) al alimentar corderos con harina de soya tratada y sin tratar (control) con 10% de taninos (*Caesalpina spinosa*), reportaron que la retención de nitrógeno fue significativamente incrementada de 7.6 g/día (en el control) a 8.7 g/día (12).

Flores, et al. (1999) utilizaron un nivel creciente de reemplazo de Gliricidia sepium (1.8 g taninos/Kg MS) por Calliandra calothyrsus (18.5 g taninos/Kg MS), como suplemento a una dieta básica de Pennisetum purpureum x P.typhoides ofrecida a toretes, para simular una concentración creciente de taninos. Ellos encontraron que a medida que se incrementó el nivel de Calliandra calothyrsus en la dieta, se redujó el nitrógeno ingerido, el N absorbido, el N urinario y el N retenido, aumentando el fecal y la eficiencia de utilización del absorbido. Se concluyó que la

cogenesis presencia de taninos en la dieta modifica las rutas de excreción del nitrógeno y que la utilización de este último puede ser más eficiente si el nivel de ingestión de taninos es adecuado (tabla 5) (14).

Tabla 5. Balance de nitrógeno (g 100 Kg PV-1 día-1) en toretes estabulados consumiendo Pennisetum purpureum x P. typhoides y diferentes niveles de Calliandra calothyrsus y Gliricidia sepium

	Calliandra	Desv.			
	0	33	67	100	- in the test to
N	48.01 a ²	48.04 a	44.59 a	39.03 b	4.25
consumido	13.96 с	16.86 b	18.14 a	16.15 b	2.55
N en heces	11.01 a	9.37 a	6.13 b	5.42 b	2.65
N urinario	34.05 a	31.51 a	26.45 b	22.88 b	5.01
N absorbido	23.04 a	22.14 a	20.32 a	17.45 b	2.47
N retenido					

El follaje de leguminosa constituyó el 25-30% de las dietas

Fuente: Flores, et al., 1999 (14)

En contraste, reducciones en la utilización del nitrógeno, con respecto al tratamiento control, fueron reseñadas por Hill, et al. (1987) y McBrayer, et al. (1983) cuando garantizaron 15 y 20% de cascarilla de cacahuete en la ración (20% de taninos en base seca). Los últimos autores reportaron una retención diaria de nitrógeno 60 y 50% menor en el tratamiento con 20% de cascarilla, en comparación con el control y el que tuvó 10% de este ingrediente respectivamente (17, 23).

Carulla (1994) condujo un experimento en ovejas para determinar el efecto de los taninos condensados de Desmodium ovalifolium Wallick ex Gagnep cv CIAT 350 sobre el consumo y el balance de nitrógeno. Para tal efecto evaluó cuatro tratamientos, dos de ellos utilizando la anterior especie (4.6% taninos condensados) y los dos restantes con Centrosema macrocarpum (0.17% taninos condensados). Adicionalmente incorporó PEG en uno de los tratamientos de C. macrocarpum y en uno de los correspondientes a D. ovaliolium. Cuando esta última especie se suministró sin PEG, se obtuvo menor consumo de materia seca, nitrógeno retenido y eficiencia del nitrógeno (g N retenido/g N consumido), pero mayor excreción de nitrógeno fecal. La excreción de nitrógeno urinario como proporción del nitrógeno consumido no presentó diferencia entre el control y la dieta con PEG. Se llegó a la conclusión de que los taninos condensados reducen el consumo de materia seca y de nitrógeno (7).

² Medias con igual letra en la misma línea no presentan diferencias significativas (p<0.05)

El mismo autor condujo un experimento con ovejas fistuladas a nivel de rumen, duodeno e ileon, en el cual administró *D. Ovalifolium* (4.6% taninos condensados) (control) y *D. Ovalifolium* más PEG. La adición de PEG en un 5% de la materia seca redujo el contenido de taninos condensados solubles y su reactividad. Las ovejas alimentadas con la dieta control, con respecto a las del tratamiento con PEG, tuvieron más alto flujo de nitrógeno al duodeno y mayor absorción del mismo, aunque presentaron menor eficiencia en su absorción (g N absorbido/g N en duodeno). El flujo de nitrógeno al ileon fue también fue más alto en el control que en el tratamiento con PEG. Se concluyó que los taninos condensados solubles reducen la degradación de la proteína e incrementan la absorción de nitrógeno en el intestino delgado (tabla 6) (7).

Tabla 6. Efecto de la adición de PEG a *Desmodium ovalifolium* sobre la digestibilidad, la absorción aparente del nitrógeno y la digestibilidad de la materia orgánica por ovejas

Punto	Control	5% PEG	SE
Nitrógeno			Cima Late Late Commission
Consumido, g/d	7.9	7.6	0.49
Flujo duodenal, g/d	8.3	5.9	0.30
Microbial	3.6	3.4	0.31
NAMNMic-N1, g/d	4.6	2.5	0.14
Ileal, g/d	4.5	3.0	0.22
Ileal, % del consumido	59.0	41.4	4.04
Absorbido, g/d	3.8	3.0	0.18
Absorbido, % del consumido	49.0	39.0	2.76
Absorbido, % del N duodenal	46.4	49.4	1.67
MicEFF (g PC/100 g dig MO) ²	12.8	12.9	0.67
Materia orgánica			
Consumida, g/d	370	362	7.52
Duodenal, g/d	267	223	3.02
Digerida, % de la consumida	28	38	2.2
Ileal, g/d	194	197	14.6
Digerida, % de la consumida	47.5	45.5	1.91

^{&#}x27;NAMNMic-N = Nitrógeno no amonia, no microbial

Fuente: Carulla, 1994 (7)

²MicEFF = Eficiencia microbial

ogenesis Efectos sobre la producción

Waghorn, et al. (1990) indican que la producción de leche, carne y lana puede ser incrementada si los pastos ofrecidos al animal contienen un nivel moderado de taninos condensados (49). Precisamente, de un trabajo realizado por Barry y McNabb (1999) utilizando ovejas en pastoreo, se concluyó que las respuestas en producción debidas al consumo de taninos dependen de la concentración de los mismos en el material alimenticio. Ellos encontraron que con Lotus corniculatus de concentración media de taninos (30-40 g/Kg MS), se incrementó el crecimiento de la lana y la secreción de leche sin afectar el consumo voluntario de alimento, lo que permitió obtener mejoras en la conversión alimenticia; sin embargo, respuestas negativas en el consumo y la producción fueron halladas con Lotus pedunculatus de alta concentración de taninos condensados (75-100 g/Kg MS) (6)

Otros trabajos de investigación reseñados por Leinmüller, et al. (1991) describen la misma situación. Por ejemplo, mientras un 30% de harina de Shorea robusta en raciones para vacas paridas no fue suficiente para afectar la ganancia de peso, al compararla con la ración control, una participación del 45% si la redujó en un 28% (Singh y Arora 1980). También Ehoche, et al. (1983), citados por los mismos autores, alimentando corderos con semilla de algodón tratada con 5 y 10% de taninos de Acacia nilotica, encontraron un aumento en la ganancia de peso de 51.6 a 70.3 g/día en el primer caso, pero con 10% de taninos, una disminución de la misma hasta 42.2 g/día fue detectada (22).

Ramos, et al. (1999) evaluaron el efecto de la inclusión de torta de soya tratada con taninos de castaño (Castanea spp.) al 6% sobre la producción y la calidad de la leche de vacas Holstein que pastorearon Ryegrass (Lolium spp.) y Kikuyo (Pennisetum clandestinum). La torta tratada se empleó como ingrediente en la fabricación de un suplemento alimenticio a razón del 10% y su inclusión benefició la producción de leche y la composición de la misma con respecto al tratamiento testigo (suplemento sin soya tratada). Los taninos elevaron el porcentaje de lactosa y de sólidos no grasos de la leche, de igual forma que la producción de proteína láctea. Los autores sugieren que hay un mayor aprovechamiento de la proteína dietaria cuando se adicionan taninos en el alimento (tabla 7) (37)

Waghorn, et al. (1998) verificaron que algunos taninos condensados de forrajes leguminosos mejoraron el desempeño productivo de los animales, como fue en el caso de ovejas alimentadas con Hedysarum coronarium, las cuales exhibieron mayor ganancia de peso porque los taninos tuvieron acción antihelmíntica (48).

Tabla 7. Efecto de la adición de taninos a un suplemento comercial para vacas en la producción y calidad de la leche

Item	Trata	miento
	Control	Con taninos
Producción de leche (kg) ¹	27.7 a	29.16 b
Composición		
Proteína (%)	2.84 a	2.79 a
Lactosa (%)	4.7 a	4.9 b
Sólidos no grasos (%)	8.1 a	8.3 b
Producción de proteína (g)	760 a	820 b
N ureico en leche (mg/dL)	23.2 a	22.4 a

Diferentes letras denotan diferencias significativas entre columnas (p<0.05)

Fuente: Ramos, et al., 1999 (37)

En correspondencia con la anterior afirmación, Barry y McNabb (1999) también notaron que las ovejas que pastorearon forrajes conteniendo taninos condensados, con respecto a las que no lo hicieron, mostraron una mayor tolerancia a las infecciones parasitarias internas, lo que permitió concluir que ellos permiten desarrollar sistemas más ecológicamente sostenibles (6).

De otra parte, efectos negativos de los taninos sobre la producción fueron obtenidos por McBrayer, et al. (1983), quienes garantizando 0, 10 y 20% de cascarilla de cacahuete (19.6 +/- 1.18% de taninos en base seca) en la ración de novillas en ceba, observaron menor ganancia diaria de peso y disminución en la eficiencia de la conversión alimenticia (23).

Los efectos negativos y positivos de los polifenoles sobre el valor nutricional y el desempeño animal, dependiendo de los niveles y tipo de taninos, apunta a la importancia de establecer un valor óptimo en la inclusión de los mismos en la ración de los rumiantes. Igualmente, las respuestas contradictorias en este sentido con la inclusión de diferentes fuentes alimentarias caracterizadas con un contenido similar de taninos, posiblemente puedan ser explicadas por las diferencias estructurales en ellos (22).

Efectos sobre la salud

A nivel ruminal las proteínas solubles de las plantas fomentan la producción de una espuma estable que captura las burbujas de gas resultantes de la fermentación (10), lo que genera un cuadro de timpanismo. Un efecto positivo de los taninos en este sentido, es que ellos previenen la formación de la espuma por su propiedad de precipitar proteínas de la hoja (2, 6, 22, 49).

Chiquette, et al. (1988) encontraron una mayor tasa de desaparición de la materia seca en aquellas especies leguminosas causantes de timpanismo (Medicago sativa, Trifolium pratense y Trifolium repens), con respecto a las consideradas poco promotoras del trastorno (Lotus corniculatus y Onobrychis viciifolia). Fay, et al. (1981), citados por los mismos autores, apoyan estas observaciones al reportar que los forrajes causantes de timpanismo son los de más rápida colonización por microorganismos, lo que a su vez se relaciona con su menor contenido de taninos condensados (10).

Relacionado con el concepto anterior, Cope y Burns (1971), citados también por Chiquette, et al. (1988), evaluaron dos variedades de Lespedeza cuneata de diferente contenido de taninos, pero de similar concentración de fibra y lignina. Encontraron que la digestibilidad de la fibra en la variedad baja en taninos fue 25% mayor con respecto a la variedad con un mayor contenido de estos compuestos (10)

Barry y Manley (1986), reseñados por Aregheore (1999), afirman que la concentración de taninos condensados recomendada para prevenir el timpanismo espumoso y la degradación de la proteína a nivel ruminal debe estar entre 30 y 40 g Kg⁻¹ de materia seca (2).

Adaptación a los taninos

De acuerdo a la teoría de coevolución, los herbívoros desarrollan mecanismos para inactivar aquellas sustancias que las plantas producen para defenderse contra la devoración animal. El ejemplo de adaptación de los insectos a los taninos, por desarrollo de sustancias surfactantes e incremento del pH a nivel intestinal, es citado a menudo (16, 22, 40).

Landau, et al. (2000) trabajando con novillas Holstein sometidas a un experimento en el que el quebracho fue empleado como fuente de taninos, observaron que las novillas se adaptaron a su consumo por incremento en el número de períodos de alimentación (20). Otro estudio desarrollado por Soller y Reed (1985) y reseñado por Leinmüller, et al. (1991) también sugirió la existencia de procesos de adaptación, ya que alimentos que contenian taninos no fueron aceptados por corderos hasta después de una fase de acondicionamiento (22).

La adaptación a alimentos ricos en taninos puede ser en parte explicada por el incremento en la secreción de proteínas salivales y de la mucosa, lo cual provoca que los polifenoles sean enlazados por éstas, previniendo entonces que reaccionen con las enzimas o las proteínas alimentarias (22). Robbins, et al. (1987) conduciendo estudios con venados, ovejas y ganado, demostraron que el venado produce saliva de más alta propiedad de enlazar taninos que la producida por las ovejas y los bovinos, siendo ésta posiblemente la razón por la cual los efectos más severos de los taninos se presentan en el ganado bovino y el ovino, al compararlos con los observados en rumiantes salvajes (41). Austin, et al. (1989) indicó que la proteína de la saliva que enlaza los taninos es caracterizada como una glicoproteína de bajo peso molecular conteniendo grandes cantidades de prolina, glicina y glutamato/glutamina (4). Robbins, et al. (1991), reseñados por Hagerman, et al. (1992), sustentan que la producción de proteínas salivales que enlazan los taninos está correlacionada con el hábito de alimentación. Así, los ciervos son animales que se alimentan de árboles y a menudo ingieren taninos, por lo que se han visto obligados a desarrollar mecanismos fisiológicos de defensa, mientras que, las ovejas y los bovinos se alimentan de pastos, por lo que solo ocasionalmente consumen los mismos (16). Las características propias de la saliva del venado con respecto a la de ovejas y bovinos pueden ser observadas en la tabla 8 (41)

Tabla 8. Características de la saliva del ciervo, la oveja doméstica y el ganado vacuno.

Animal	Nitrógeno (mg/100 mL)	рН	Prolina	Sólidos no hidroli- zables (mg/mL) (%)	Contenido de N de los sólidos no hidrolizables	Prueba de competitividad de enlace ¹	Calidad de la saliva como agente que enlaza taninos (por mL) ⁴
Ciervo	42.0	7.9	0.09	2.7	7.06	64	0.042
Oveja	$(4.5)^2$ 18.1	(0.5) 8.5	(0.05) 0.05	(0.7) 1.2	3.96	(25) 71	0.017
C 1	(2.5)	(0.2)	(0.01) 0.04^3	(0.1) 1.1	2.68	(35) 500	0.002
Ganado vacuno	12.8 (2.1)	8.4 (0.2)	0.04		2.08	110 m	0.002

Cantidad (uL) de una solución de sólidos no hidrolizables (20 mg/mL) requeridos par inhibir en un 50% la precipitación de la albúmina del suero bovino

Fuente: Robbins, et al., 1987 (41)

Los valores en paréntesis corresponden a +/- 1 desviación estándar

Las muestras del ganado vacuno fueron mezcladas para este análisis y los resultados que aparecen en las columnas a la derecha

⁴ Sólidos no hidrolizables (mg/mL de saliva) divididos por su competitividad de enlace

Hoffman (1973), citado por Reed (1995), encontró que bovinos del Este de Africa alimentados con árboles madereros de alto contenidos de taninos tenían glándulas salivales tres veces más grandes, con respecto al peso vivo, que aquellos manejados en pastoreo (38). Aparte del incremento en la producción de saliva, una adaptación dada por cambios en la población ruminal también es posible (38). Leinmüller, et al. (1991) indican que la degradación de los polifenoles se ha dado por la acción de Saccharomyces rouxii, Aspergillus carbonium y A. níger, que son bacterias que degradan la madera (22).

La capacidad del fluido ruminal proveniente de rumiantes salvajes africanos, tales como gacelas, cabras e impalas, para fermentar alimentos de elevado contenido de taninos (Acacia angustissima y Calliandra calothyrsus) fue evaluada in vitro por Odenyo, et al. (1995). Los resultados mostraron que los taninos y los monómeros fenólicos experimentaron hidrólisis, concluyendo que estos animales pueden albergar microorganismos que toleran y degradan dichos compuestos (32).

Tres cepas de bacterias tanino-tolerantes (EAT2, ES3 y EG19), caracterizadas como Selenomonas, gram negativas y anaeróbicas, fueron aisladas de cultivos ruminales de ovejas, cabras y antílopes. Todas ellas fueron capaces de crecer en un medio que contenía una alta concentración de taninos y ácido tánico, 50 g/l y 50-70 g/l respectivamente, aunque dicho crecimiento fue más lento cuando no se realizó adición de carbohidratos solubles al medio (33).

Nelson, et al. (1998) caracterizaron filogenéticamente seis bacterias que toleraban niveles altos de taninos hidrolizables y condensados. Las bacterias fueron aisladas de contenidos ruminales de diferentes animales, tales como ovejas (Ovis aries), cabras (Capra hircus), venados (Odoncoileus virginianus) y alces (Cervus elaphus nelsoni), provenientes de diversas localidades (Honduras, Colombia, New York y Oregon). Después de comparar el RNA de los seis aislados, se observó que cuatro de ellas eran miembros de los géneros Streptococcus, más estrechamente relacionados con cepas de S. bovis y S. Gallolyticus. Otra de los aislados fue un gram positivo y se asoció con Clostridia, en tanto que el último correspondió a un gram negativo, de la familia Enterobacteriaceae y de la clase Proteobacteria. Los autores concluyeron que la presencia de bacterias taninotolerantes no está restringida por el clima, la geografía, el animal hospedero o el tipo de bacteria (gram+ vs. gram-)(29).

La presencia de tanasas en el rumen de cabras igualmente ha sido señalada. De hecho, Begovit, et al (1978), citados por Leinmüller, et al. (1991), probaron que la actividad de las mismas se incrementaba con el aumento del contenido de taninos en la ración (22). Esta podría ser la explicación de la mayor tolerancia de las cabras a las plantas que contienen taninos, en comparación con el ganado ovino y bovino. Sin embargo, es concebible que microorganismos productores de tanasas colonicen también las ovejas y el ganado bovino, siempre y cuando el alimento contenga taninos (22, 26).

Todos estos argumentos de adaptación de los animales a dietas que contienen taninos han sido contravertidos por resultados in vitro obtenidos por Nastis y Malechek (1988). Ellos discuten en contra de una adaptación a los taninos y sostienen que el fluido ruminal de un animal que ha recibido los mismos es afectado y contiene pocos microorganismos. Los autores encontraron que la digestibilidad in vitro de la alfalfa (Medicago sativa) y de las hojas de roble (Quercus spp.) disminuyó con el incremento en el contenido de hojas de roble en la ración del animal donante del fluido ruminal (28).

Técnicas para modificar el efecto deletéreo de los taninos

La metionina, como compuesto donante de grupos metilo, es reconocida por su capacidad detoxificante de los productos resultantes del desdoblamiento de los taninos. Sin embargo, Myer, et al. (1986) evaluaron la efectividad de su suplementación en dietas para cerdos que contenían sorgo de elevado nivel de taninos y encontraron que la adición del aminoácido no mejoró la ganancia de peso ni la conversión alimenticia en comparación con el grupo control, cuya dieta se elaboró con sorgo de baja concentración en taninos (27). En contraste, Reyes, et al. (2000) al trabajar con pollos de engorde, encontraron que la inclusión de DL-metionina en dietas de elevado contenido de taninos mejoró los parámetros productivos, igualando a las dietas de baja concentración de taninos (39).

Con respecto a la adición de urea, en experimentos realizados por Hill, et al. (1987) ésta no canceló los efectos negativos en el ganado de una ración conteniendo cascarilla de cacahuete (20.1% de taninos en base seca) (17). Sin embargo, resultados contrarios in vitro fueron obtenidos por Kumar y Singh (1984), quienes en la presencia de urea lograron reducir la inhibición causada por el ácido tánico e incrementaron la hidrólisis de la proteína. Algunos argumentos sustentando la efectividad que la urea tiene sobre la degradación de las proteínas fueron indicados por varios autores referenciados por Kumar y Singh (1984). Por ejemplo, Goldstein y Swain (1965) señalaron que la urea logra reversar la inhibición que los taninos causan sobre las enzimas. Whitney and Tanford (1962) y White, et al. (1973), afirmaron que este compuesto puede desnaturalizar

las proteínas y por lo tanto facilitar la acción endopeptidasas bacterianas, generándo una mayor y más rápida hidrólisis. Por último, Nozaki y Tanford (1963) reseñaron que dicho compuesto desestabiliza los puentes de hidrógeno y las interacciones hidrofóbicas, lo cual conduce al rompimiento de los complejos tanino-proteínas y deja a las mismas libres para la acción microbial (19).

A nivel de granja, el secado de las hojas de alta concentración de taninos puede modificar los efectos antinutricionales de éstos (2). Igualmente la detanificación de las plantas puede lograrse a través de la adición de químicos como el PEG. La razón es que los taninos prefieren ligarse con el PEG y no con las proteínas dietarias. Las proteínas endógenas y las enzimas son también positivamente afectadas con esta práctica. Sin embargo un inconveniente de la adición de este compuesto en los sistemas de alimentación es que no resulta económicamente viable (2).

Provenza, et al. (2000) desarrollaron un trabajo de investigación para demostrar que los animales pueden aprender a regular el consumo de alimentos y de soluciones que atenúan los efectos deletéreos de los compuestos secundarios presentes en su dieta. Para tal efecto utilizaron ovejas que consumieron raciones diferenciadas por su contenido de taninos (0, 5, 10, 15 y 20% de quebracho) y garantizaron PEG a voluntad. Más adelante y con el fin de observar el comportamiento que seguía el consumo de PEG después de retirar el tanino de la dieta, los animales solo recibieron 30% de cebada y 70% de alfalfa. Se encontró que las ovejas con 20% de tanino en la dieta consumieron más PEG, mientras que las del tratamiento control consumieron la menor cantidad. Inmediatamente después que el tanino fue retirado de la ración una parte de las ovejas siguió consumiendo PEG, especialmente las que anteriormente habían sido alimentadas con 20% de tanino, pero cuando ellas fueron evaluadas seis semanas después se encontró que el consumo del químico había decrecido. Los autores consideran posible la formulación de bloques que permitan a los herbívoros regular su propio consumo de PEG, de acuerdo con el contenido de taninos de la dieta (36).

El uso de álcalis es muy efectivo Para remover los taninos. Un gran número de ellos son usados actualmente, aunque el hidróxido de sodio es poco costoso, fácilmente disponible y parece ser el mejor, ya que reduce aproximadamente el 90% de estos compuestos en hojas que los tienen en elevada concentración (2).

El tratamiento con amonio también ha sido reportado (17). Norton (1999) menciona otras técnicas para disminuir el efecto de los taninos, entre ellas el calor, el remojo en agua o en ácido y la aplicación de soluciones de formaldehído (31).

Consideraciones finales

- El metabolismo de la proteína en los rumiantes ubicados en trópico alto se encuentra perturbado debido a la elevada ingestión de este nutriente y a su significativa degradabilidad. En tales condiciones podría aprovecharse la propiedad que tienen los taninos condensados de formar complejos estables con la proteína al valor de pH ruminal, buscando el sobrepaso de este nutriente y una mayor presencia de aminoácidos esenciales a nivel intestinal.
- En vista de que las respuestas en producción animal debidas al consumo de taninos dependen de la concentración y el tipo de los mismos en el material alimenticio, es importante establecer un valor óptimo de participación de los mismos en la ración; de lo contrario se evita la hidrólisis enzimática de la proteína protegida y la retención de nitrógeno.
- · Si en la ración de los rumiantes se incluyen alimentos que contengan taninos, debe realizarse un período de acostumbramiento con el fin de activar la capacidad fisiológica que tienen los animales para contrarrestarlos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la biblioteca del Centro de Investigación de Agricultura Tropical (CIAT) por su colaboración en la búsqueda de información y a los profesores Hernando Marín Montoya y Angel M. Giraldo Mejía, por su asistencia durante la ejecución y evaluación del trabajo.

Referencias

- Aharoni, Y; Gilboa, N. and Silanikove, N. 1998. Models of suppressive effect of tannins. Analysis of the suppressive effect of tannins on ruminal degradation by comportmental models. Animal Feed Science and Technology, 71: 251-267
- (2) Aregheore, E.M. 1999. Nutritive and anti-nutritive value of some tree legumes used in ruminant livestock nutrition in Pacific Island countries. Journal of South Pacific Agriculture, 6: 50-61
- (3) Arias, J. y Nesti de Alonso, A. 1999. Importancia de los niveles de nitrógeno ureico en leche y sangre en el ganado lechero. Revista Facultad de Agronomía. 16: 553- 561
- (4) Austin, P.J.; Suchar, L.A.; Robbins, C.T. and Hagerman, A.E. 1989. Tannin binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. Journal of Chemical Ecology, 15: 1335-1347
- (5) Barahona, R.; Lascano, C.E.; Cochran, R. y Morrill, J. 1996. Efecto de manejo poscosecha del forraje y la adición de polietilen glicol en la concentración y la astringencia de taninos condensados en leguminosas tropicales. Pasturas Tropicales, 18: 41-45
- (6) Barry, T.N. and McNabb, W.C. 1999. The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. British Journal of Nutrition, 81: 263-272
- (7) Carulla F, J. 1994. Forage intake and N utilization by sheep as affected by condensed tannins. Ph.D. Dissertation. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, USA
- (8) Carulla, F., J. Efectos de la fertilización nitrogenada sobre la proteína del forraje. En: II Seminario Internacional de Calidad de la Leche. Medellín: Colanta. Memorias, 1999, pp. 57-63
- (9) Chaves, S.V. 1994. Contenido de taninos y digestibilidad in vitro de algunos forrajes tropicales. Agroforestería en las Américas, 1: 10-13

- (10) Chiquette, J.; Cheng, K.J.; Costertong, J.W. and Milligan, L.P. 1988. Effect of tannins on the digestibility of two isosynthetic strains of birdsfoot trefoil (Lotus corniculatus L) using in vitro and in sacco techniques. Cannadian Journal of Animal Science, 68: 751-760.
- (11) Devlin, T.M. Bioquímica. Libro de texto con aplicaciones clínicas. Tomo 1. Colombia: Reverté Colombiana, SA., 1993, 705 p.
- (12) Driedger, A. and Hatfield, E.E. 1972. Influence of tannins on the nutritive value of soybean meal for ruminants. Journal of Animal Science, 34:465-468
- (13) Ferguson, J.D., Sniffen, C.J. et al. 1993. Dietary protein degradability effects on plasma and milk urea nitrogen and milk nonprotein nitrogen in Holstein cows. Journal of Dairy Science: 76: 525-534
- (14) Flores, O.; Ibrahim, M.; Kass, D. y Andrade, H. 1999. El efecto de los taninos de especies leñosas forrajeras sobre la utilización de nitrógeno por bovinos. Agroforestería en las Américas, 6: 42-44
- (15) Galindo, W.F., Rosales, M., Murgueitio, E. y Larrahonda, J.E. Sustancias antinutricionales en las hojas de Guamo, Nacedero y Matarratón. Livestock Research for Rural Development. Vol.1, No.1 (1989). http://www.cipav.org.co/Irrd/Irrd1/1/mauricio.htm
- (16) Hagerman, A.E.; Robbins, C.T.; Weerasuriya, Y.; Wilson, T.C. and McArthur, C. 1992. Tannin chemistry in relation to digestion. Journal of Range Management, 45: 57-62
- (17) Hill, G.M.; Utley, P.R. and Newton, G.L. 1987. Dietary urea influences on digestibility and utilization of diets containing peanut skins by steers. Journal of Animal Science, 64: 1-7
- (18) Hutjens, M.F. and J.A. Barmore. 1995. Milk urea test gives us another tool. Hoard's Dairyman. May 25: 401
- (19) Kumar, R. and Singh, M. 1984. Recovery from tannic-acid-inhibited proteolysis in the tumen by urea. Indian Journal of Animal Sciences, 54: 438-445
- (20) Landau, S.; Silanikove, N.; Nitsan, Z. et al. 2000. Short-time changes in eating patterns explain the effects of condensed tannins on feed intake in heifers. Applied Animal Behaviour Science, 69: 199-213
- (21) Lascano, C.E. y Barahona, R. 1997. Análisis de calidad en genotipos de Desmodium ovalifolium. Memorias del primer taller de trabajo del proyecto "La interacción genotipo con el medio ambiente en una colección seleccionada de la leguminosa forrajera tropical Desmodium ovalifolium". CIAT, Cali, Colombia, p. 53-55
- (22) Leinmüller, E., Steingass, H. and Menke, K.H. 1991. Tannins in Ruminant Feedstuffs. Animal Research and Development, 33: 9-62.
- (23) McBrayer, A.C.; Utley, P.R.; Lowrey, R.S. and McCormick, W.C. 1983. Evaluation of peanut skins (testa) as a feed ingredient for growing-finishing cattle. Journal of Animal Science, 56: 173-183
- (24) McSweeney, C.S.; Kennedy, P.M. and John, A. 1988. Effect of ingestion of hidrolisable tannins in Terminalia oblongata on digestion in sheep fed Stylosanthes hamata. Aust J Agric Res, 39: 235-244
- (25) McSweeney, C.S.; Palmer, B.; McNeill, D.M. et al. 2001. Microbial interactions with tannins: Nutritional consequences for ruminants. Animal Feed Science and Technology, 91: 83-93
- (26) Menke, K.H and Leinmüller, E. 1991. Tannins in ruminal feeds. In vivo effects. Ubersichten zur Tierernahrung, 19: 71-85
- (27) Myer, R.O.; Combs, G.E. and Gorbet, D.W. 1986. Effect of methionine addition on the feeding value of diets containing bird-resistant grain sorghum for growing-finishing swine. Nutrition Reports International, 33: 843-850
- (28) Nastis, A.S. and Malechek, J.C. Estimating digestibility of oak browse diets for goats by in vitro techniques. 1988. Journal of Range Management, 41: 255-258
- (29) Nelson, K.E.; Thonney,, M.L.; Woolston, T.K.; Zinder, S.H. and Pell, A.N. 1998. Phenotypic and phylogenetic characterization of ruminal tannin-tolerant bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 64: 3824-3830
- (30) Nishimuta, J.F.; Ely, D.G. and Boling, J.A. 1973. Nitrogen metabolism in lambs fed soybean meal treated with heat, formalin and tannic acid. Journal of Nutrition, 103: 49-53
- (31) Norton, B.W. 1999. The Significance of Tannins in Tropical Animal Production. ACIAR Proceedings No.92, Canberra, Australia, 14-23
- (32) Odenyo, A.A.; McSweeney, C.S.; Palmer, B.; Negassa, D. and Osuji,, P.O. 1999. In vitro screening of rumen fluid samples from indigenous African ruminants provides evidence for rumen fluid with superior capacities to digest tannin rich fodders. Australian Journal of Agricultural Research, 50: 1147-1157.
- (33) Odenyo, A.A and Osuji, P.O. 1998. Tannin tolerant ruminal bacteria from East African ruminants. Canadian Journal of Microbiology, 44: 905-909
- (34) Pedraza, J., Gutiérrez, A., De la Vega, E., Galvis, J., Moreno, D., Guerra, M y Carulla, J. 1999. Uso de taninos para controlar la degradación de las proteínas en el rumen. I. Efecto de la adición de taninos de castaño a un suplemento de torta de soya, consumido por ovinos, en la digestibilidad de la dieta, los niveles plasmáticos de aminoácidos y el consumo voluntario. V Encuentro Nacional de Investigadores de las Ciencias Pecuarias. Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias, 12: 53
- (35) Pérez Maldonado, R.A.; Norton, B.W. and Kerven, G.L. 1995. Factors affecting in vitro formation of tanninprotein complexes. Journal of the Science of Food and Agriculture, 69: 291-298
- Provenza, F.D.; Burritt, E.A.; Perevolotsky, A. and Silanikove, N. 2000. Self-regulation of intake of polyethylene glycol by sheep fed diets varying in tannin concentrations. Journal of Animal Science, 78: 1206-1212.

- (37) Ramos, R., Molano, A. y Carulla, J. 1999. Uso de taninos para controlar la degradación de las proteínas en el rumen. IV. Efecto del la inclusión de torta de soya tratada con taninos en un suplemento comercial sobre la producción y la calidad de la leche. V Encuentro Nacional de Investigadores de las Ciencias Pecuarias. Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias, 12: 49
- (38) Reed, J.D. 1995. Nutricional Toxicology of tannins and Related Polyphenols in Forage Legumes. Journal of Animal Science, 73: 1516 – 1528.
- (39) Reyes S, E.; Cortéz C.,A.; Morales B.,E. y Avila G.,E. 2000. Adición de DL- metionina en dietas con sorgo alto en taninos para pollos de engorda. Tec. Pecu Mex, 38:1-8.
- (40) Robbins, C.T.; Hanley, T.A.; Hagerman, A.E. et al. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability. Ecology, 68: 98-107
- (41) Robbins, C.T.; Mole, S.; Hagerman, A.E. and Hanley, T.A. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in dry matter digestion?. Ecology, 68: 1606-1615
- (42) Rodriguez, D.; Muller, L.D. and Schingoethe, D.J. 1975. In vitro and mouse evaluation of methods for protecting whey protein and casein from ruminal degradation. Journal of Dairy Science, 58: 1841-1846
- (43) Rosales M., M. Mezclas de forrajes: Uso de la diversidad forrajera tropical en sistemas agroforestales. Conferencia electrónica de la FAO sobre Agroforestería para la Producción Animal en Latinoamérica (1996). http://www.fao.org/ag/aga/AGAP/FRG/Agrofor1/Rosales 9.tx
- (44) Shimada, A.S. Fundamentos de Nutrición Animal Comparativa. 1a ed. Patronato de Apoyo a la Investigación y Experimentación Pecuaria en México, 1983, 375 p.
- (45) Silanikove, N.; Perevolotsky, A.; Provenza, F.D. et al. 2001. Use of tannin binding chemicals to assay for tannins and their negative postingestive effects in ruminants. Animal Feed Science and Technology, 91: 69-81
- (46) Tripathi, A.K. 1978. A note on the effect of added tannic acid on the breakdown of groundnut-cake protein in goat's rumen by incubation technique. Indian Journal of Animal Sciences, 48: 65-67
- (47) Villa A., N. A. Alteraciones metabólicas y su efecto en la reproducción Estudio de casos-. En: Seminario Internacional en Reproducción y Metabolismo de la vaca Lechera. Manizales: Universidad de Caldas. Memorias, 1999, pp. 85-100
- (48) Waghorn, G.C.; Douglas, G.B.; Niezen, J.H.; McNabb, W.C. and Foote, A.G. 1998. Forages with condensed tannins, their management and nutritive value for ruminants. Proceedings of the New Zealand Grassland Association, 60: 89-98.
- (49) Waghorn, G.C.; Jones, W.T.; Shelton, I.D. and McNabb, W.C. 1990. Condensed tannins and the nutritive value of herbage. Proceedings of the New Zealand Grassland Association, 51: 171-176
- (50) Waghorn, G.C. and Shelton, I.D. 1992. The nutritive value of Lotus for Sheep. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production, 52: 89-92.
- (51) Waterman, P.G.; Mbi, C.N.; McKey, D.B. and Gartlan, J.S. 1980. African Rainforest Vegetation and Rumen Microbes: Phenolic Compounds and Nutrients as Correlates of Digestibility. Oecologia, 47: 22-33 differencia significativa (p<0.05)</p>