

Roberto Camargos Antunes
Norberto Mario Rodriguez
Eloísa de Oliveira Simões Saliba

Metabolismo dos carboidratos não estruturais

8

capítulo

Caracterização dos carboidratos não estruturais

Fatores que afetam a digestão dos carboidratos não estruturais

Processamento de grãos

Determinação do teor de amido

Principais microrganismos fermentadores de CNE

Cinética ruminal e digestão

Principais produtos formados do metabolismo de CNE

Acidose ruminal

Digestão pós-ruminal dos carboidratos não estruturais

Metabolismo das vísceras drenadas pela veia porta (PDV)

Literatura consultada

Caracterização dos carboidratos não estruturais

Os carboidratos podem ser classificados de diferentes formas, conforme sua natureza química e utilização pelo animal. Assim as duas principais classes são a dos carboidratos não estruturais ou não fibrosos (CNE), e dos carboidratos estruturais ou fibrosos (CE). A **Tabela 1** mostra essa classificação.

Carboidratos não estruturais – CNE – é um grupo de biomoléculas compostas por carbono (C), hidrogênio (H) e oxigênio (O), com propriedades químicas e funcionais diversas e que estão presentes no conteúdo celular vegetal. Conforme Voet *et al.* (2002), os átomos de C, H e O encontram-se combinados de acordo com a fórmula $(C.H_2.O)_n$, em que $n \geq 3$. As unidades básicas de um carboidrato são denominadas monossacarídeos ou açúcares simples. Existem diversos tipos de monossacarídeos, os quais diferem no número de átomos de carbono e na organização dos átomos de H e O ligados à cadeia de carbonos. Além disso, os monossacarídeos podem ligar entre si de infinitas maneiras para formar dissacarídeos, oligossacarídeos e polissacarídeos.

Tabela 1 – Classificação dos carboidratos		
Classe química	Carboidrato presente	Classe nutricional
Monossacárideos	Glicose	
	Frutose	
	Galactose	
Oligossacárideos		Carboidratos não fibrosos
a) dissacarídeos	Sacarose Lactose Maltose	
b) trissacarídeos	Rafinose	
c) tetrassacarídeos	Estaquiose	
Polissacárideos		
a) reserva	Amido Dextrina	Carboidratos fibrosos
b) estrutural	Gomas	
	substâncias pécicas	
	hemicelulose Celulose	

Os monossacárideos são aldeídos ou cetonas. São classificados de acordo com a natureza química do grupo carbonila e pelo número de átomos de carbono na molécula. Se o grupo carbonila for um aldeído, o açúcar será uma aldose. Se o grupo carbonila for uma cetona, o açúcar será uma cetose. Os menores monossacárideos são as trioses, com três átomos de carbono na molécula. Aqueles com quatro, cinco ou seis átomos de carbono são denominados tetroses, pentoses e hexoses (Voet *et al.*, 2002).

A maioria dos carboidratos não estruturais dos alimentos para ruminantes é composta por moléculas de monossacárideos de 5 a 6 átomos de carbono. As pentoses mais comumente encontradas são a ribose, a arabinose e a xilose, que são aldoses. A ribose é também constituinte do ácido ribonucleico (RNA) e a arabinose e a xilose fazem parte de polissacárideos complexos da parede celular como a pectina. As hexoses mais comuns são a glicose, a galactose e a frutose. A glicose e a galactose são aldoses, enquanto a frutose é uma cetose. A glicose é o monossacárideo mais importante do grupo dos carboidratos não estruturais, sendo constituinte de compostos energéticos chave na nutrição e alimentação de ruminantes como a sacarose da cana-de-açúcar e o amido dos grãos de cereais, tubérculos e raízes.

Os monossacárideos, dissacarídeos, e oligossacarídeos também chamados de açúcares, possuem a propriedade de serem solúveis em água.

Os monossacárideos podem converter-se em formas cíclicas, mediante o ataque do seu carbonilo por um dos seus grupos hidroxila. Em solução aquosa, as formas cíclicas são frequentemente muito mais estáveis do que as formas lineares. A **Figura 1** apresenta a fórmula química de alguns açúcares presentes nos alimentos.

Somente uma pequena parte dos carboidratos sintetizados pelas plantas durante a fotossíntese encontra-se na forma de monômeros livres. Em decorrência da solubilidade em água e da reatividade, esses são rapidamente utilizados pelas plantas como intermediários para a síntese de compostos complexos ou como carreadores de energia. Os monômeros combinam-se para formar dissacarídeos, oligossacarídeos e polissacarídeos. O principal dissacarídeo encontrado nas plantas é a sacarose, que é formada pela ligação covalente da glicose com a frutose. Essa pode ser armazenada em grandes quantidades nos caules de certas plantas, como a cana-de-açúcar, ou ser precursora para a síntese de polissacarídeos de reserva das plantas como o amido (Buléon *et al.*, 1997; Emes *et al.*, 2003; Tester *et al.*, 2004).

O amido, juntamente com os açúcares, compõe o grupo dos CNE e são assim classificados por estarem presentes no conteúdo celular das células vegetais. São fontes de energia prontamente disponível ou de reserva para a planta (de Visser, 1993; Chesson e Forsberg, 1997). Os carboidratos estruturais compõem a parede celular dos vegetais, a fibra

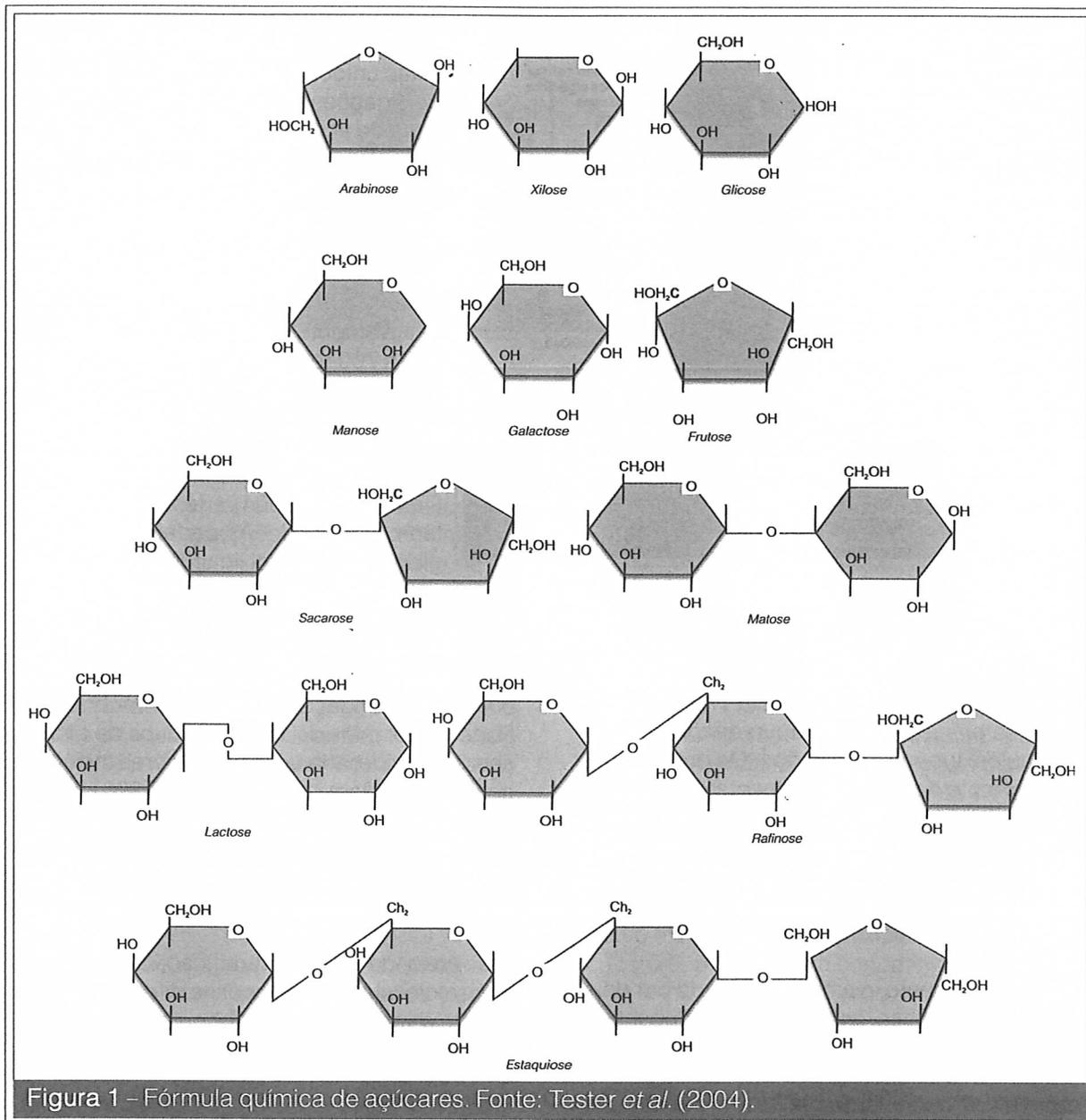


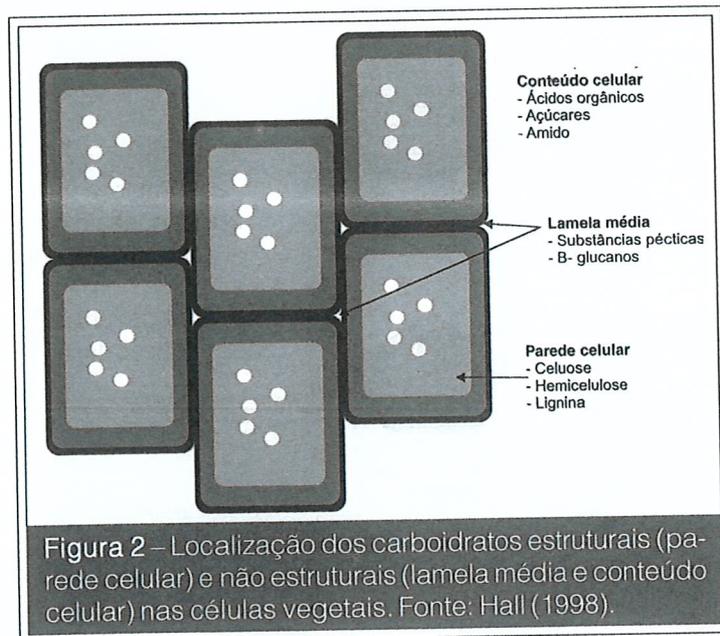
Figura 1 – Fórmula química de açúcares. Fonte: Tester *et al.* (2004).

que garante resistência física ao vegetal. A Pectina está presente na parede celular mas é também classificada como carboidrato não estrutural por ser totalmente solúvel em detergente neutro e ser rápida e extensamente degradável pelos microrganismos ruminantes (Van Soest, 1994). O grupo dos carboidratos formados pelos açúcares, amido e pectina é também classificada como carboidratos não fibrosos (CNF). Porém, diferentemente dos açúcares e amidos, a pectina não pode ser digerida por nenhuma enzima animal, também sendo classificada como fibra solúvel (Hall, 1994).

Os carboidratos estruturais, por outro lado, compõem a parede celular dos vegetais, o arcabouço celular fibroso que garante resistência física à célula vegetal, juntamente com a lignina, porém esta última não é um carboidrato. A celulose e as hemiceluloses são os dois principais carboidratos estruturais das plantas. A **Figura 2** mostra de forma esquemática a localização dos carboidratos estruturais e não estruturais nas células dos vegetais.

Amido

O amido é um polissacarídeo não estrutural



de elevado peso molecular e sintetizado pelas plantas superiores com função de reserva energética nos períodos de dormência, germinação de grãos, crescimento e rebrota (Wang *et al.*, 1998). As plantas armazenam o amido nas raízes, caules, tubérculos e grãos. Os grãos são a principal fonte de amido na alimentação humana e animal, podendo conter até 80% de seu peso seco em amido (Buléon *et al.*, 1997). Na **Tabela 2**, podem ser vistos os teores de amido de alguns tipos de grãos e da mandioca, que são utilizados na alimentação de ruminantes.

Quimicamente, o amido é formado por dois polímeros de glicose, a amilose e a amilopectina (French, 1973; Wang *et al.*, 1998). Esses dois polímeros diferenciam-se entre si quanto ao tipo de estrutura química, tamanho da molécula e pelas propriedades químicas.

A amilose (**Figura 3**) é um polímero longo e relativamente linear, disposto em dupla hélice e que apresenta a capacidade de ligar-se ao iodo

formando um composto azul ou violeta. Em torno de 99% dos resíduos de glicose estão unidos por ligações α -(1 → 4) e 1% por ligações α -(1 → 6). O peso molecular varia de acordo com a origem botânica e encontra-se entre 1×10^5 a 1×10^6 Da. A molécula é composta de 324 a 4.920 resíduos de glicose e pode ter de 9 a 20 pontos de ramificação [ligações α -(1 → 6)] e de 3 a 11 cadeias retilíneas (Hoover, 2001; Tester *et al.*, 2004). Essas cadeias são relativamente longas e podem conter de 200 a 700 resíduos de glicose.

A amilopectina (**Figura 4**) é uma molécula maior que a amilose. Apresenta peso molecular entre 1×10^7 a 1×10^9 Da (Tester *et al.*, 2004) e tem estrutura bastante ramificada. As cadeias lineares de glicose, unidas por ligações α -(1 → 4), têm

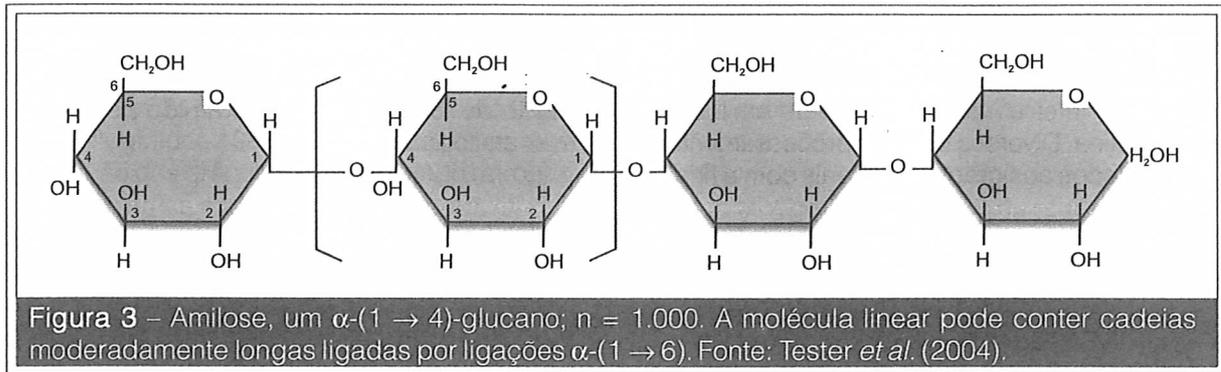
pontos de ramificação α -(1 → 6) a cada 20 a 25 resíduos de glicose (Chesson e Forsberg, 1997). Estima-se que 95% dos resíduos de glicose estejam unidos por ligações α -(1 → 4) e que os outros 5% por ligações α -(1 → 6) (French, 1973). Pode conter mais de 15 mil resíduos de glicose, sendo considerada uma das maiores moléculas conhecidas. Segundo Ball *et al.* (1998), a complexa organização das ramificações α -(1 → 6) é responsável pelo empacotamento denso e semicristalino dos resíduos de glicose nos grânulos de amido (**Figura 4**).

Além da intensa ramificação e do maior peso molecular, a amilopectina difere da amilose quanto à variação no tamanho das cadeias laterais e no padrão de ramificação. Na amilopectina, as cadeias laterais são mais curtas, contendo de 18 a 25 resíduos de glicose. A estrutura da amilopectina também varia com a fonte de amido. Bello-Pérez *et al.* (1996) mostraram que a amilopectina do milho comum e da batata são mais ramificadas e com cadeias laterais mais longas que a amilopectina do milho ceroso, apre-

Tabela 2 – Teores de amido, em porcentagem da matéria seca, dos principais alimentos ricos em amido utilizados na alimentação de ruminantes.

Alimento/Referência	Milho	Sorgo	Cevada	Trigo	Mandioca
Herrera-Saldana <i>et al.</i> (1990b)	75,7	71,3	64,3	70,3	-
Nocek e Tamminga (1991) ¹	67,0	65,2	56,7	66,0	70,7
De Visser (1993) ¹	67,6	65,2	56,1	65,4	72,6
Zeoula e Caldas Neto (2001) ¹	72,1	70,0	59,3	64,8	79,3
Valadares Filho <i>et al.</i> (2002) ¹	66,3	62,9	66,1	70,4	-

¹Compilação de dados da literatura especializada.



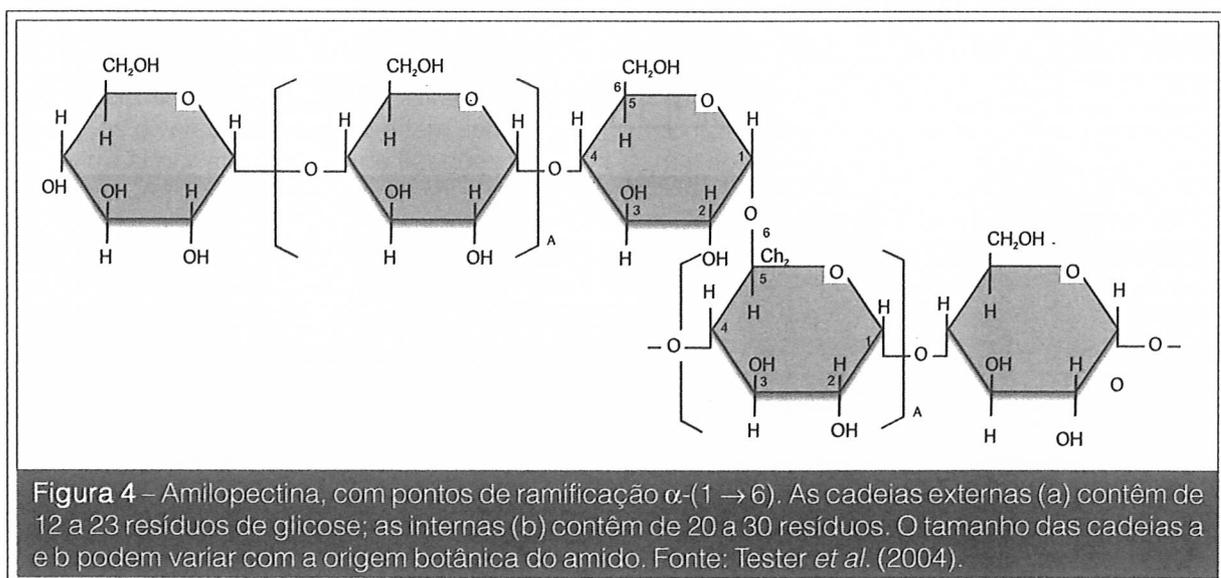
sentando maiores intensidades de ligação ao iodo (5,41 e 3,23 mg de iodo/100 mg de amilopectina) que o milho ceroso (1,22 mg/100 mg de amilopectina). As diferenças na estrutura da amilopectina entre as fontes de amido podem exercer um importante papel nas propriedades funcionais do amido, como na viscosidade, capacidade de hidratação e na susceptibilidade às amilases.

A porcentagem de amilose é de amilopectina varia com a origem botânica do amido, mas, na maioria das espécies, o amido é composto por 30% de amilose e 70% de amilopectina (Wang *et al.*, 1998). Amidos denominados *cerosos* do milho, sorgo, cevada, arroz e milheto apresentam de 85 a 100% de amilopectina (Sullins e Rooney, 1975; Rooney e Pflugfelder, 1986). Por outro lado, amidos com mais de 40% de amilose são denominados *ricos em amilose*.

A amilose e a amilopectina encontram-se empacotadas nas plantas na forma de pequenos grânulos, com diâmetros variando de 1 a 200

μm e nos formatos redondo, lenticular, oval e/ou poligonal. Os grânulos de menor diâmetro são encontrados nos cloroplastos, enquanto os de maiores são encontrados nas hastes, sementes, raízes e tubérculos (Chesson e Forsberg, 1997). Os amidos dos tubérculos (batatas) são grandes e geralmente redondos, enquanto os amidos dos cereais são pequenos e poligonais. O trigo é o cereal que apresenta os maiores grânulos de amido e no formato oval (Asp *et al.*, 1996).

Além da amilose e da amilopectina, os grânulos de amido são compostos por lipídios, proteínas e minerais, cuja composição é dependente da espécie e da parte da planta onde se encontra (Rooney e Pflugfelder, 1986). A amilose e a amilopectina representam de 98 a 99% de um grânulo. Os grânulos de amido de raízes e tubérculos podem conter de 0,006 a 0,49% de nitrogênio e até 1% de lipídios. O principal mineral é o fósforo, presente em concentrações menores que 0,1% na forma de monoésteres de fosfato ligados covalentemente ao amido (Hoover, 2001).



Os grânulos íntegros apresentam baixa capacidade de absorção de água por serem estabilizados por grande quantidade de pontes de hidrogênio inter e intramoléculas de amilose e amilopectina. Diversos tipos de processamentos são aplicados aos grãos de cereais com a finalidade de romper as pontes de hidrogênio dentro dos grânulos de amido, melhorando a capacidade de sua hidratação. Dessa forma, o amido torna-se mais susceptível à digestão enzimática (Flint e Forsberg, 1995).

Os grânulos de amido são pseudocristais com áreas organizadas, ou semicristalinas, e com outras relativamente não organizadas ou amorfas (**Figura 5**). As áreas semicristalinas são compostas por amilopectina e as amorfas por amilose (Wang *et al.*, 1998). A cristalinidade dos grânulos de amido varia de 15 a 45%, sendo o restante constituído por áreas amorfas (Asp *et al.*, 1996). Esta característica tem sido estudada por técnicas de difração de Raios-X (Buléon *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 1998) e é um parâmetro muito importante na avaliação dos grânulos de amido, pois está relacionada com a capacidade de hidratação e susceptibilidade desses ao ataque enzimático. Segundo Chesson e Forsberg (1997),

a penetração de água e das enzimas é mais rápida nas regiões amorfas dos grânulos onde, provavelmente, ocorre o início da rápida mobilização de todo o grânulo de amido pelas enzimas amilolíticas.

O aquecimento dos grãos na presença de água promove a solubilização parcial do amido, nos quais os grânulos de amido perdem a cristalinidade (French, 1973; Wang *et al.*, 1998). Esse processo é denominado gelatinização e ocorre pela quebra das pontes de hidrogênio entre as moléculas de amilose e amilopectina, permitindo a entrada de água dentro dos grânulos (Hoover, 2001). A temperatura de gelatinização do amido varia com o tipo de grão, o que pode refletir as diferenças na composição bioquímica do amido e interação desse com a matriz proteica. Malcolm e Kiesling (1993) concluíram que o milho e o sorgo apresentaram maiores temperaturas de gelatinização do amido (70 e 72°C, respectivamente) que a cevada e o trigo (65 e 62°C, respectivamente).

O amido gelatinizado, no entanto, é instável e tende a se reorganizar parcialmente com as reduções da temperatura e do conteúdo de

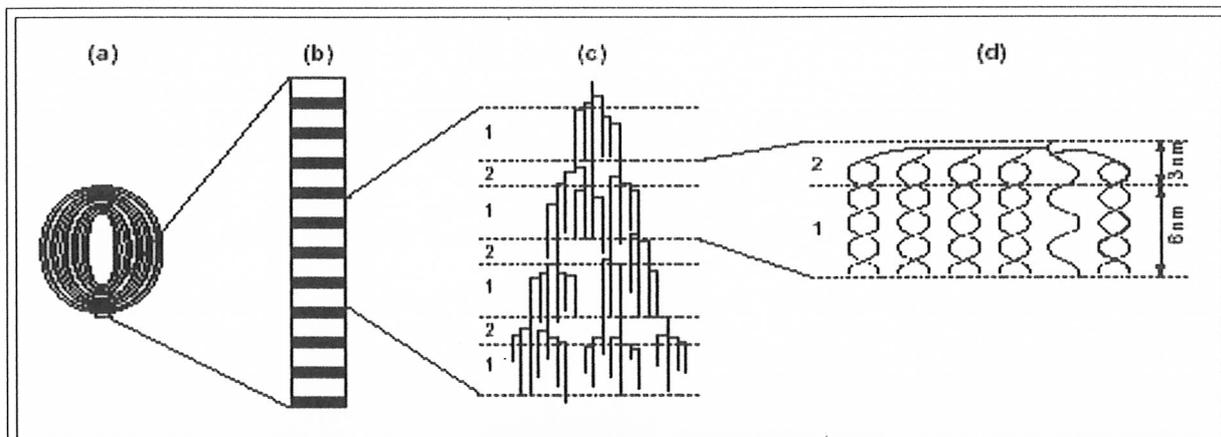


Figura 5 – (a) Visão esquemática de um grânulo de amido de 1,5 mm de espessura, mostrando a sucessão de anéis de crescimento amorfos e cristalinos; (b) Secção de 0,1 μm de espessura de um anel mostrando a organização da amilopectina. Cada uma das secções preta e branca representa uma lamela amorfa e outra cristalina, respectivamente; (c) Sucessão de sete lamelas mostrando esquematicamente uma parte da molécula da amilopectina. Cada linha representa uma cadeia de α -(1 \rightarrow 4)-glucanos. As cadeias são interligadas pelas ramificações α -(1 \rightarrow 6). As linhas pontilhadas delimitam as secções cristalinas (1) e amorfas (2) nas lamelas; (d) Parte da estrutura primária vista em (c) é demonstrada em detalhes, mostrando a estrutura secundária proposta para a amilopectina. Cada linha representa uma cadeia de α -(1 \rightarrow 4)-glucanos. As duplas hélices de α -(1 \rightarrow 4)-glucanos dispostas em paralelo definem as áreas cristalinas das lamelas (região 1). A base do esquema (região 2) mostra a maioria das ligações α -(1 \rightarrow 6). Os seis nanômetros da lamela cristalina correspondem a 18 resíduos de glicose. Fonte: Ball *et al.* (1998).

água do meio em virtude do restabelecimento parcial das pontes de hidrogênio (Hoover, 2001). No entanto, a estrutura primária (nativa) dos grânulos de amido é definitivamente perdida (Rooney e Pflugfelder, 1986). Esse processo de reorganização dos grânulos é denominado retrogradação e tende a aumentar a proporção de amido resistente ao ataque das amilases dos alimentos previamente gelatinizados, o que pode reduzir a digestibilidade ruminal e intestinal desses amidos (Asp *et al.*, 1996).

Pectina

A pectina é uma substância amorfa parcialmente solúvel em água e completamente solúvel em detergente neutro. Portanto, não é recuperada na fibra em detergente neutro (FDN) (Van Soest, 1994). 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 (Devlin, 1975; Salisbury e Ross, 1991). A lamela média é a região localizada entre duas células vegetais contíguas (Figura 2).

Os principais componentes das pectinas são o ácido galacturônico, que forma homopolímeros compostos por α -(1 → 4)-D-ácido galacturônico, e as ramnogalacturonanas (também conhecidas por ácido poligalacturônico), que são heteropolímeros constituídos por α -(1 → 2)-L-ramnose- α -(1 → 4)-D-ácido galacturônico (Salisbury e Ross, 1991). Contudo, a constituição em açúcares das moléculas de pectina é variável (Voragen *et al.*, 1993; Ben-Ghedalia *et al.*, 1989). Além do ácido galacturônico, galactose e ramnose, as moléculas de pectina podem ser constituídas por glicose, xilose e arabinose (Lewis, 1993). Segundo Hatfield e Weimer (1995) e Voragen *et al.* (1993), os diversos açúcares podem estar ligados entre si por até 20 tipos de ligações covalentes diferentes [α -(1 → 4), α -(1 → 2/3), β -(1 → 4) etc.], o que torna o estudo da estrutura tridimensional da molécula muito difícil.

As moléculas de pectina estão ligadas covalentemente com a celulose e hemiceluloses. Encontram-se ligadas entre si por meio de interações não covalentes com os íons cálcio (Salisbury e Ross, 1991). Não foi demonstrada nenhuma ligação covalente entre a pectina e a lignina, mesmo com o avanço da maturidade do vegetal (Hall, 1994). Segundo van Soest (1994), a ausência de ligação da pectina com a matriz lignifica-

da pode ser comprovada pela sua fácil solubilidade em água e no detergente neutro, sem a necessidade de clivagem enzimática e, pela rápida e extensa degradação ruminal (98,0% em 12 horas).

Hatfield e Weimer (1995) concluíram que a quantidade de pectina variou entre as diferentes partes da planta, sendo que as folhas e hastes da alfafa possuíram, em média, 25 a 30% e 10 a 20% da parede celular como pectina, respectivamente. Alguns subprodutos da agroindústria são particularmente ricos em pectina, como a polpa de beterraba e de outros tubérculos (25% de pectina), polpa cítrica (25%) e polpa de maçã seca (19%). Destes, a polpa cítrica é a fonte mais comum de pectina na dieta dos ruminantes (Ben-Ghedalia *et al.*, 1989; Henrique *et al.*, 1998).

Fatores que afetam a digestão dos carboidratos não estruturais

Fatores que afetam a digestão do amido

A digestão do amido é o passo inicial para que seja utilizado como fonte de energia pelos microrganismos ruminais e pelos ruminantes. São conhecidos muitos fatores que podem afetar a taxa e a extensão da digestão do amido pelo ruminante, interferindo de forma dinâmica na quantidade de amido que será fermentado no rúmen ou que chegará ao intestino delgado. Entre eles estão a composição química e forma física do amido, presença de barreiras físicas nos grãos dos cereais, fatores antinutricionais, a forma física do alimento fornecido e os diferentes tipos e intensidades de processamentos aplicados aos alimentos (Rooney e Pflugfelder, 1986; Hoover, 2001).

A digestibilidade do amido é inversamente proporcional ao conteúdo de amilose (Zeoula e Caldas Neto, 2001). Em um estudo *in vitro*, Sullins e Rooney (1975) demonstraram que grânulos de amido isolados de grãos de sorgo cerosos (ricos em amilopectina) foram mais susceptíveis ao ataque enzimático que o amido dos grãos normais quando tratados com solução de α -amilase por 2 horas. Por outro lado, Philippeau *et al.* (1998) mostraram que o amido dos grãos de milho ricos em amilose foi mais rápido e extensamente de-

gradado no rúmen que o amido dos grãos cereais e de composição normal em um estudo *in situ* em bovinos. McAllister *et al.* (1993) e Chesson e Forsberg (1997) ponderaram que, na prática, a extensão da digestão do amido no rúmen parece ser mais determinada pela natureza do material que circunda e protege o grânulo de amido que propriamente pela composição química do amido em si. Nesse contexto, o acesso dos microrganismos ruminais aos grânulos de amido é determinado pelas taxas de degradação da parede celular das células endospermáticas e, principalmente, da matriz proteica.

A matriz proteica é um arcabouço proteico amorfo com função estrutural no grão composto principalmente por glutelinas. É insolúvel em água e solúvel em soluções alcalinas fracas, com pH acima de 10 (Van Soest, 1994). Essa matriz está densamente concentrada no endosperma vítreo dos grãos dos cereais principalmente de milho e de sorgo. A forte interação da matriz proteica com os grânulos de amido dos grãos de milho e de sorgo e a baixa digestibilidade dessa ajudam a explicar por que o amido desses grãos é menos digestível no rúmen que o amido do trigo, aveia e cevada (Hoseney *et al.*, 1974; Sullins e Rooney, 1975; Rooney e Miller, 1981; Herrera-Saldana *et al.*, 1990b; Shull *et al.*, 1990; McAllister *et al.*, 1993), o que faz com que uma maior quantidade de amido desses grãos escape da fermentação ruminal (Ørskov, 1986; McAllister *et al.*, 1990b). O amido do milho e do sorgo, portanto, não está facilmente disponível para a digestão enzimática, a menos que a matriz proteica a ele associada também seja digerida (Sullins e Rooney, 1974; McAllister *et al.*, 1993) ou que processamentos químicos ou físicos exponham os grânulos de amido à digestão (Rooney e Miller, 1981).

Proantocianidinas ou taninos condensados (Schofield *et al.*, 2001) são fatores antinutricionais que afetam a digestão do amido. Esses compostos estão presentes nos grãos de cevada e de sorgo e em concentrações normalmente menores que 0,5 a 1,0% da matéria seca. São polifenóis sintetizados pelas plantas com a função de defesa contra microrganismos, insetos e pássaros. As proantocianidinas formam complexos insolúveis com proteínas e carboidratos e inibem a atividade das enzimas digestivas *in vitro* e *in vivo*. Frangos e leitões em crescimento alimentados com grãos de sorgo com taninos condensados geralmente apresentam menores

taxas de ganho de peso e maiores taxas de conversão alimentar que aqueles animais que consomem dietas sem taninos condensados (Ros-tagno, 1986; Lizardo *et al.*, 1995; Nyachoti *et al.*, 1997). Nos ruminantes, em decorrência do efeito diluição que os taninos sofrem no rúmen, é pouco provável que possam interferir na digestão do amido.

Processamento de grãos

Muitos tipos de processamentos físicos e químicos estão disponíveis para melhorar a digestibilidade dos grãos e o desempenho dos ruminantes (Hale, 1973; Owens *et al.*, 1986; Nocek, 1997; Theurer *et al.*, 1999b), e a descrição da metodologia de cada processamento não será abordada aqui. Para a descrição detalhada dos vários métodos ver Theurer (1986) e Pond *et al.* (1995).

A moagem fina ou grossa, extrusão, micronização, tostagem, peletização e laminação são exemplos de processamentos a seco, enquanto a maceração, expansão, laminação a vapor, floculação, reconstituição, explosão, cozimento a vapor são processamentos que envolvem a adição de água aos grãos, frequentemente na forma de vapor e com pressão (Hale, 1973). Segundo Theurer (1986), a união dos dois processos, redução do tamanho de partícula e aplicação de vapor, melhoram ainda mais a eficiência de digestão dos alimentos processados pelos ruminantes.

Os fundamentos de todas as formas de processamentos são a melhoria da digestibilidade dos alimentos por meio da quebra das barreiras que impedem o acesso dos microrganismos ruminais e das enzimas aos componentes nutricionais dos alimentos (McAllister *et al.*, 1990b) e/ou a conservação, o isolamento de partes específicas, a melhoria da palatabilidade ou detoxificação dos alimentos (Pond *et al.*, 1995). Na prática, os diferentes tipos de processamentos atuam aumentando a área de superfície dos grãos, reduzindo a interação da matriz proteica com os grânulos de amido e/ou aumentando a solubilidade dos grânulos de amido em água. Dessa forma, os processamentos podem aumentar a disponibilidade do amido e da proteína dos grãos no rúmen e intestino delgado e mudar as características da fermentação ruminal e da taxa de passagem e o

sítio de digestão (Theurer *et al.*, 1986; Owens *et al.*, 1986; Nocek e Tamminga, 1991).

A maioria dos métodos de processamento melhora a eficiência de utilização dos nutrientes dos alimentos pelos microrganismos ruminais e pelo trato digestivo total, com resultados positivos sobre a conversão alimentar (Barajas e Zinn, 1998), produção de leite (Theurer *et al.*, 1999b) e sobre o desempenho do gado de corte em confinamento (Ladely *et al.*, 1995; Gaebe *et al.*, 1998; Theurer *et al.*, 1999b).

Até certo ponto, o aumento da participação ruminal na digestão do amido proporcionada pelos processamentos é benéfica nutricionalmente porque aumenta a disponibilidade de energia rapidamente fermentável no rúmen, com consequentes aumentos das produções de proteína microbiana e de ácidos graxos de cadeia curta totais (Nocek e Tamminga, 1991). No entanto, os efeitos adversos decorrentes da maior disponibilidade do amido são a acidose ruminal (aguda ou crônica) (Owens *et al.*, 1998) e as reduções da digestibilidade dos carboidratos estruturais da dieta e das ingestões de forragem e de matéria seca (McCarthy *et al.*, 1989).

Herrera-Saldana *et al.* (1990a) estudaram os efeitos da substituição do sorgo moído pela cevada moída para vacas em lactação sobre ingestão e digestibilidade da matéria seca e orgânica da dieta e sobre a síntese de proteína microbiana. Não foram verificadas diferenças na ingestão de matéria seca entre tratamentos. As dietas que contiveram cevada apresentaram maiores digestibilidades ruminais das matérias

seca e orgânica e do amido que aquelas que contiveram sorgo, com maior produção de proteína microbiana. Porém, a despeito dos menores valores de pH médios (5,65) para as dietas à base de cevada em relação às de sorgo (5,95), não houve diferenças nas digestibilidades ruminais da FDN e FDA das dietas, embora tenderam ser maiores nas dietas à base de cevada.

A **Tabela 3** apresenta valores de digestibilidade do amido dos grãos de milho e de sorgo processados por vários métodos no trato digestivo total de ruminantes. Como pode ser visto, a extensão da digestão do amido no rúmen e no trato digestivo total foi maior para os grãos de milho e de sorgo moídos finos e floculados a vapor que laminados ou moídos grosseiramente. Dessa forma, o suprimento de amido para o intestino delgado é maior quando o milho e o sorgo são fornecidos aos animais com maiores tamanhos de partículas. Contudo, as grandes partículas de grãos que escapam da fermentação ruminal apresentam baixa digestibilidade intestinal, sendo parcialmente fermentadas no intestino grosso e eliminadas nas fezes. Comparados com métodos que reduzem o tamanho de partícula dos grãos, a ensilagem foi aquele mais efetivo em aumentar a digestão do amido, principalmente no rúmen.

A possível razão do aumento da digestibilidade do amido após a ensilagem é que o pH ácido do silo favorece a solubilização parcial da matriz proteica desses grãos, facilitando o acesso do amido pelos microrganismos ruminais.

Tabela 3 – Valores de digestibilidade do amido dos grãos de milho e de sorgo processados por vários métodos no trato digestivo total de ruminantes.

Método de processamento	% do amido na dieta				% do amido ingerido		
	Rúmen	Intestino delgado	Intestino grosso	Trato dig. total	Intestino delgado	Intestino grosso	Pós ruminal
Milho							
Inteiro	58,9	17,0	2,8	91,7	66,9	33,3	75,4
Moído grosso	68,9	12,9	8,2	87,6	46,7	55,5	69,9
Laminado	71,8	16,1	4,9	93,2	53,7	37,2	73,1
Moído fino	77,7	13,7	4,3	93,5	56,3	37,0	66,8
Ensilado	86,0	5,5	1,0	94,6	76,4	55,0	89,8
Floculado a vapor	82,8	15,6	1,3	97,8	88,1	61,9	87,9
Sorgo							
Laminado	67,8	13,4	5,9	86,4	37,8	33,3	54,8
Ensilado	86,2	9,5	1,1	93,6	69,2	29,5	78,1

Dados compilados de Owens *et al.* (1986).

Determinação do teor de amido

O amido pode ser fracionado em amilose e amilopectina pela gelatinização em água com temperatura e pressão elevadas.

A intensa cor azul do amido em presença de iodo é devida à amilose, pois a amilopectina tem coloração vermelha ou violeta.

A determinação de amido em alimentos pode ser feita de diversas formas. O amido pode ser extraído e dispersado em solução coloidal e depois pode ser separado. O conteúdo de amido pode ser determinado por precipitação e gravimetria ou titulação de precipitado, pela polarimetria, colorimetria, ou como glicose após hidrólise química ou enzimática.

1. Métodos de extração

a. O ácido perclórico é um eficiente extrator do amido.

O método de Pucher *et al.* (1948) é baseado na extração do açúcar solúvel em etanol a 80% e o extrato livre de açúcar deve ser tratado com HClO₄ 70%; então tem-se um extrato de amido, que deve ser recebido em iodo (complexo I - amido); posteriormente em Álcali que decompõe o complexo. O amido liberado é determinado colorimetricamente com Solução de Antrona.

b. O amido pode também ser extraído a quente com solução concentrada de CaCl₂.

Após extração, procede-se a precipitação do amido com iodo. A quantificação do amido pode ser gravimétrica ou indireta, determinando-se o teor de iodo por titulação ou colorimetria (Na₂S₂O₄).

2. Métodos de hidrólise

A hidrólise ácida do amido produz glicose, que pode ser determinada pela técnica química ou físico química.

Os métodos que envolvem a hidrólise ácida estão sujeitos a erros causados pela hidrólise de polissacárido não amiláceos que, por outro lado, pode destruir a dextrose. Portanto vários métodos empregam a hidrólise ácida e enzimática. De acordo com Henry *et al.* (1990), o amido pode ser determinado pela hidrólise com α -amilase e amiloglicosidase, e a glicose é medida usando-se a glicose oxidase. (Amido quente gelatinizado dos produtos de trigo pode ser hi-

drolisado pela α -amilase, e a hidrólise da dextrose é completada com amiloglicosidase).

Principais microrganismos fermentadores de CNE

O ecossistema ruminal é habitado por uma coleção muito concentrada e diversa de microrganismos anaeróbicos, incluindo bactérias, protozoários e fungos (Stewart *et al.*, 1997; Tajima *et al.*, 1999). Cada mililitro de suco ruminal pode conter de 10⁹ a 10¹⁰ bactérias, 10⁵ a 10⁶ protozoários e 10³ a 10⁴ fungos. Mais de 200 espécies de bactérias, de 10 espécies de protozoários e oito espécies de fungos, já foram isoladas e descritas, e muitas outras espécies ainda poderão ser isoladas com a melhoria dos métodos de cultivo (Wang e McAllister, 2000). As bactérias são responsáveis pela maior parte da digestão dos alimentos no rúmen, por causa da sua predominância numérica e pela diversidade metabólica. Os protozoários são os microrganismos ruminais de maior tamanho e podem contribuir de 40 a 50% da biomassa e da atividade enzimática total no rúmen (Jouany, 1991; Williams e Coleman, 1997; Santra e Jakhmola, 1998). Os fungos ruminais somente foram descobertos recentemente e atuam sobretudo na digestão da fibra, pois a biomassa de fungos aumenta substancialmente em dietas ricas em volumosos e praticamente estão ausentes em dietas ricas em concentrados à base de grãos de cereais (Fonty, 1991; Orpin e Joblin, 1997).

Muitas espécies de bactérias são capazes de digerir o amido no rúmen, entre as principais: *Streptococcus bovis*, *Ruminobacter amilophilus*, *Prevotella ruminicola*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Succinomonas amylolytica* e *Selenomonas ruminantium*, *Eubacterium ruminantium* e *Clostridium* spp. (Cotta, 1988; Russell e Rychlik, 2001). Cotta (1988) realizou um estudo de incubação *in vitro* de culturas puras de seis das principais espécies de bactérias amilolíticas com o objetivo de determinar a sua atividade amilolítica (Tabela 4). O estudo mostrou que as espécies *S. bovis* e *R. amilophilus* exibiram as maiores capacidades de digestão do amido *in vitro*, seguidas pelo *B. fibrisolvens* e *P. ruminicola*. O *S. ruminantium* HD4 exibiu a menor atividade amilolítica *in vitro*.

Tabela 4 – Atividade amilolítica de espécies e cepas de bactérias ruminais <i>in vitro</i> .		
Espécie e Cepa	Crescimento (μg de proteína/mL de cultura)	Atividade amilolítica (U/mg de proteína) ^a
<i>R. amylophilus</i> H18	156	19,67
<i>B. ruminicola</i>		
23	467	0,80
B14	382	1,24
<i>B. fibrisolvens</i>		
49	180	9,80
A38	335	2,87
D1	136	0,09
<i>S. bovis</i> JB1	164	15,63
<i>S. ruminantium</i>		
HD4	72	0,06
D	108	0,25
<i>S. dextrinosolvens</i> 22-b	129	0,12

^aUnidades são em micromoles de açúcares redutores produzidos por minuto. Fonte: Cotta (1988).

Além disso, foi verificado que todas as espécies e cepas foram capazes de crescer bem *in vitro* em meio de cultura contendo apenas glicose, maltose ou amido, com exceção do *R. amylophilus*, que não cresceu em meio contendo apenas glicose. O *S. bovis* JB1 e o *B. ruminicola* exibiram a mesma taxa de crescimento em meios de cultura contendo glicose ou amido. Com exceção do *B. fibrisolvens* A38, todas as cepas cresceram mais rapidamente nos meios contendo amido que maltose (Cotta, 1988).

Embora todas essas espécies de bactérias cultivadas em culturas puras *in vitro* possam digerir grânulos de amido isolados, individualmente são incapazes de produzir todas as enzimas digestivas necessárias para a digestão completa dos grãos dos cereais. Essa diferenciação é importante porque o amido é fornecido para os ruminantes na forma de grãos de cereais e está protegido do ataque microbiano pelo pericarpo, parede celular e matriz proteica. Portanto, a habilidade de digerir o amido *in vitro* pode não se manifestar na mesma intensidade na digestão do amido dos grãos dos cereais (McAllister *et al.*, 1990a).

Além disso, tem-se demonstrado que os grãos de cereais diferem entre si quanto à susceptibilidade ao ataque microbiano. McAllister *et al.* (1990a e 1990b) concluíram que o *S. bovis* *in vitro* digeriu mais extensamente os grãos de trigo que os de cevada ou de milho, enquanto o *R. amylophilus*, que exibiu maior digestão da cevada, e o *B. fibrisolvens*, que digeriu igualmente

os amidos da cevada e do milho foram incapazes de digerir o amido do trigo. As análises de microscopia eletrônica revelaram que o *B. fibrisolvens* foram eficientes em digerir a matriz proteica que recobre os grânulos de amido, enquanto o *R. amylophilus* colonizaram preferencialmente os grânulos de amido.

Dessa forma, a digestão dos componentes nutricionais dos alimentos deve ser feita por espécies de bactérias fisiologicamente complementares que se associam para formar complexos digestivos microbianos nas superfícies expostas dos alimentos (McAllister *et al.*, 1994). Esse complexo microbiano é estabelecido sequencialmente. Nos alimentos ricos em amido, como nos grãos, o processo digestivo começa quando as bactérias amilolíticas do líquido ruminal são atraídas e se aderem à superfície dos grânulos de amido logo que o alimento adentra o rúmen. As colônias primárias se multiplicam rapidamente e suas enzimas digestivas secretam os nutrientes solúveis dos alimentos. Após a exaustão dos nutrientes digestíveis na superfície dos alimentos pelas primeiras colônias de bactérias, novas colônias fisiologicamente distintas são atraídas para completar a digestão dos componentes nutricionais nas superfícies dos alimentos, reforçando a hipótese de seletividade das espécies de microrganismos aos diferentes tipos de substratos (McAllister *et al.*, 1990a).

A pectina é rápida e completamente degradada no rúmen pelas espécies de bactérias *Prevotella ruminicola*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Lach-*

nospira multiparus e *Succinivibrio dextrinosolvens* (Chesson e Monro, 1982; Russell e Rychlik, 2001). Marounek e Dusková (1999) estabeleceram que o *B. fibrisolvens* 787 apresentou maior atividade pectinolítica *in vitro* que o *P. ruminicola* AR29.

Os protozoários ruminais apresentaram intensa atividade de degradação dos componentes fibrosos dos alimentos, mas utilizam os carboidratos não estruturais da dieta com maior eficiência (Williams e Coleman, 1997). Mendoza *et al.* (1995) demonstraram que os protozoários apresentam atividade amilolítica semelhante à de bactérias *in vitro*. São capazes de engolfar facilmente grânulos de amido em suspensão no conteúdo ruminal, sendo responsáveis por até 45% da atividade amilolítica no rúmen.

O aumento progressivo de concentrados ricos em amido em dietas à base de forragem estimula o aumento da população de protozoários no rúmen por causa do aumento no suprimento de substratos energéticos rapidamente fermentáveis. Porém, a maioria das espécies e o número de protozoários por unidade de conteúdo ruminal podem ser muito reduzidos (ou mesmo exauridos) naqueles animais alimentados com dietas contendo mais de 75% de concentrados à base de grãos de cereais devidos possivelmente ao baixo valor de pH do rúmen, baixa taxa de salivagem e ao aumento da taxa de passagem (Franzolin e Dehority, 1996).

Hristov *et al.* (2001) avaliaram o número e a distribuição das principais espécies de protozoários ciliados no líquido ruminal de novilhos alimentados durante 30 dias com dietas contendo 62% ou 95% de grãos de cevada laminados. O número total de protozoários foi 42% menor (470 mil/mL) nas dietas com 95% de cevada em relação às dietas com 65% de cevada (804 mil/mL). A proporção de protozoários ciliados da espécie *Entodinium* spp. em relação ao número total de protozoários permaneceu constante entre as dietas e foi de 89 a 91%. Porém, protozoários ciliados das espécies *Dasytricha*, *Ophryoscolex*, *Ostracodinium*, *Diplodinium* e *Metadinium* spp., encontrados em pequenas proporções nas dietas com 65% de cevada, estavam ausentes no rúmen dos animais alimentados com as dietas com o nível mais elevado de cevada.

O impacto mais significativo da atividade dos protozoários na digestão dos grãos de cereais é a habilidade de regular a taxa da digestão

do amido no rúmen. Os protozoários podem demorar até 36 horas para metabolizar o amido engolfado. Além disso, reduzem a população de bactérias amilolíticas no rúmen por predação (Kurihara *et al.*, 1978; Demeyer e van Nevel, 1979; Santra e Jakhmola, 1998). Ambos os fatores reduzem a taxa de fermentação do amido, reduzindo a intensidade de queda do pH ruminal após o consumo de dietas ricas em amido pelos ruminantes. Por isso, tem-se sugerido que os protozoários têm função benéfica nos animais alimentados com dietas ricas em grãos de cereais pela redução da taxa e da extensão de digestão do amido no rúmen e pela estabilização da fermentação ruminal, protegendo os animais da acidose (Williams e Coleman, 1997; Russell e Rychlik, 2001).

Mendoza *et al.* (1993) mostraram que a defaunação de ovinos resultou em aumento da atividade amilolítica ruminal e aumento da taxa e da extensão de fermentação do amido no rúmen (Tabela 5). A digestão do amido no trato digestivo total não foi afetada pela defaunação. Os autores sugeriram que a população de bactérias amilolíticas nos animais defaunados foi maior wem virtude da eliminação da competição nutricional entre bactérias e protozoários pelo amido, resultando na maior atividade amilolítica no rúmen. Contudo, não houve diferença no valor do pH ruminal após 3 horas do consumo da dieta contendo 70% de concentrados à base de milho e de sorgo.

Algumas espécies de fungos ruminais como *Neocallimastix frontalis*, *Orpinomyces joyonii*, *Neocallimastix patriciarum* e *Piromyces communis* são capazes de colonizar e degradar amido (Orpin e Joblin, 1997). No entanto, a maior atividade desses microrganismos é a digestão dos carboidratos fibrosos da dieta, sendo capazes de produzir endoglucanases, xilanases e β -glucosidases de alta atividade (Hodrová *et al.*, 1998). Fonty (1991) observou que nenhuma espécie de fungo anaeróbico foi capaz de degradar a pectina e substâncias pécticas. Grenet *et al.* (1989) e Orpin e Joblin (1997) observaram que somente animais alimentados com dietas fibrosas e de baixa qualidade nutritiva apresentaram expressiva população de fungos no rúmen (até 8% da biomassa ruminal), em razão do longo ciclo de vida desses microrganismos (24 a 32 horas) e por serem sensíveis ao baixo pH ruminal observado nas dietas à base de concentrados.

Tabela 5 – Efeitos dos protozoários na ingestão de matéria seca e de amido, pH ruminal, atividade amilolítica e extensão de digestão do amido do sorgo e do milho no trato digestivo total em ovinos.

Item	Animais	
	Defaunados	Normais
Nº de protozoários/ml ¹	13.987 ^a	51.286 ^b
Ingestão de MS, kg/dia	1,44 ^a	1,38 ^a
pH ruminal, 3horas após dieta	5,38 ^a	5,52 ^a
Atividade amilolítica ²	0,40 ^b	0,17 ^a
Digestão do amido, em %, após 6 horas		
Sorgo grão laminado a seco	26,3 ^b	17,9 ^a
Milho de alta umidade	73,1 ^b	57,1 ^a
Ingestão de amido, g/dia	792,0 ^a	773,0 ^a
Fermentado no rúmen, g/dia	744,0 ^a	653,0 ^a
Digerido no intestino delgado, g/dia	41,0 ^a	105,0 ^b
Fermentado no intestino grosso, g/dia	3,0 ^a	12,0 ^a
Excretado nas fezes, g/dia	4,0 ^a	5,0 ^a

¹Número de protozoários no líquido ruminal de ovinos após 13 dias consumindo dietas contendo 9% de sebo bovino e 27 mg/kg de monensina. ²Unidade enzimática = 1µmol de equivalente glicose formado por minuto. Fonte: Mendoza *et al.* (1993).

A espécie *Neocallimastix frontalis* apresenta a maior capacidade de digestão do amido e produz amilase que secreta maltose e maltotrioses como os principais produtos da digestão do amido. Outras duas espécies de fungos ruminais também têm sido estudadas pela capacidade de digerir amido. São elas *Neocallimastix patriciarum* e *Piromyces communis* (Wang e McAllister, 2000).

Cinética ruminal e digestão

A digestão é um processo que envolve solubilização, hidrólise extracelular e transporte para o interior da célula das substâncias necessárias para o metabolismo animal. A fermentação é um processo que envolve reações com produtos finais, como metano, amônia e ácidos graxos de cadeia curta, como acético, propiônico e butírico, e a degradação é um processo que compreende a etapa de digestão e fermentação.

Amido

A taxa e a extensão da digestão do amido no rúmen diferem entre as fontes do amido (Rooney e Pflugfelder, 1986) e com o método e a intensidade do processamento (Theurer *et al.*, 1999b). Os grãos de trigo, aveia e cevada são mais rápidos e extensamente fermentados no rúmen que o sorgo e o milho (Herrera-Saldana *et*

al., 1990b). O processamento físico dos grãos geralmente aumenta a taxa e a extensão de fermentação do amido no rúmen com redução da quantidade de amido disponível para a digestão no intestino delgado (Mathison, 1996).

O pericarpo, a camada fibrosa externa dos grãos, representa o maior impedimento físico para a colonização microbiana e digestão dos componentes nutricionais da maioria dos grãos. Após o rompimento do pericarpo pela mastigação ou processamento, a taxa de fermentação dos grânulos de amido é determinada pela concentração e rigidez da matriz proteica e pela presença da parede celular das células do endosperma. Como discutido acima, muitos microrganismos ruminais são capazes de digerir amido, mas podem ser incapazes de digerir a matriz proteica e a parede celular rica em celulose. Portanto, essas barreiras devem ser destruídas pelas bactérias celulolíticas e proteolíticas para que os grânulos de amido se tornem acessíveis às bactérias amilolíticas.

As matrizes proteicas dos grãos de milho e de sorgo são extremamente resistentes à degradação, enquanto aquelas da cevada, aveia e trigo são facilmente digeridas no rúmen. A susceptibilidade das matrizes proteicas na digestão microbiana ajuda a explicar por que mais de 40% do amido do milho e do sorgo podem escapar da fermentação ruminal, enquanto menos de 10% do amido do trigo e da cevada chegam ao intestino delgado (Ørskov, 1986).

Pectina

Como a celulose, a hemicelulose e a lignina, a pectina não é degradada pelas enzimas animais (Van Soest *et al.*, 1991; Hall *et al.*, 1997). Porém, é extensa e rapidamente degradada pelos microrganismos no rúmen em contraste com as outras frações fibrosas dos alimentos (Hall, 1994; Mertens, 1996). Foi demonstrado que a pectina de leguminosas, como o trevo vermelho, foi digerida à taxa de 30-45% por hora *in situ*, sendo degradada completamente em 12 a 18 horas (Chesson e Monro, 1982). Ainda, a extensão da fermentação pode ser diferente entre as diversas frações da planta, sendo que estudos mostraram que a pectina isolada da folha da alfafa foi mais rapidamente degradada que a pectina da haste. Há também diferenças entre espécies, em que a pectina das folhas frescas de gramíneas foi mais extensamente fermentada no rúmen que a pectina do feno de alfafa (Hall, 1994).

Em estudos com carneiros alimentados com dietas ricas em alfafa e polpa cítrica ou à base de silagem de milho mais concentrado foi verificado que a redução do pH para a segunda dieta provocou a redução na digestibilidade dos ácidos urônicos pécticos – AUP – no rúmen. Porém, a redução da digestibilidade ruminal foi compensada pela subsequente digestibilidade dos AUP no ceco e cólon. A consequência nutricional da mudança no local de digestão da pectina em função do baixo pH ruminal foi a menor disponibilidade de energia no rúmen, com menor síntese de proteína microbiana, já que os AGCC produzidos foram absorvidos pelos animais mesmo que posteriormente ao rúmen (Miron e Ben-Gedhalia, 1994; Ben-Gedhalia *et al.*, 1989).

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 e Weimer, 1995). A concentração de acetato como porcentagem dos AGCC totais (em mmol/L) e pH do líquido ruminal foram mais elevados para ovelhas alimentadas com dietas à base de polpa cítrica e alfafa em relação às ovelhas alimentadas com dieta à base de cevada e alfafa (Ben-Gedhalia *et al.*, 1989).

Principais produtos formados do metabolismo de CNE

A fermentação ruminal, que precede a digestão gástrica nos ruminantes, torna a maior parte dos componentes nutritivos dos alimentos disponível para ser utilizada diretamente pelos tecidos dos animais. Dessa forma, os carboidratos estruturais e não estruturais, proteínas e outros substratos fermentáveis são convertidos em ácidos graxos de cadeia curta (AGCC), gás carbônico, metano, amônia e células microbianas como produtos finais da fermentação (Leng, 1970). A **Figura 6** ilustra de forma sistemática as principais vias de fermentação no processo de síntese de AGCC no rúmen.

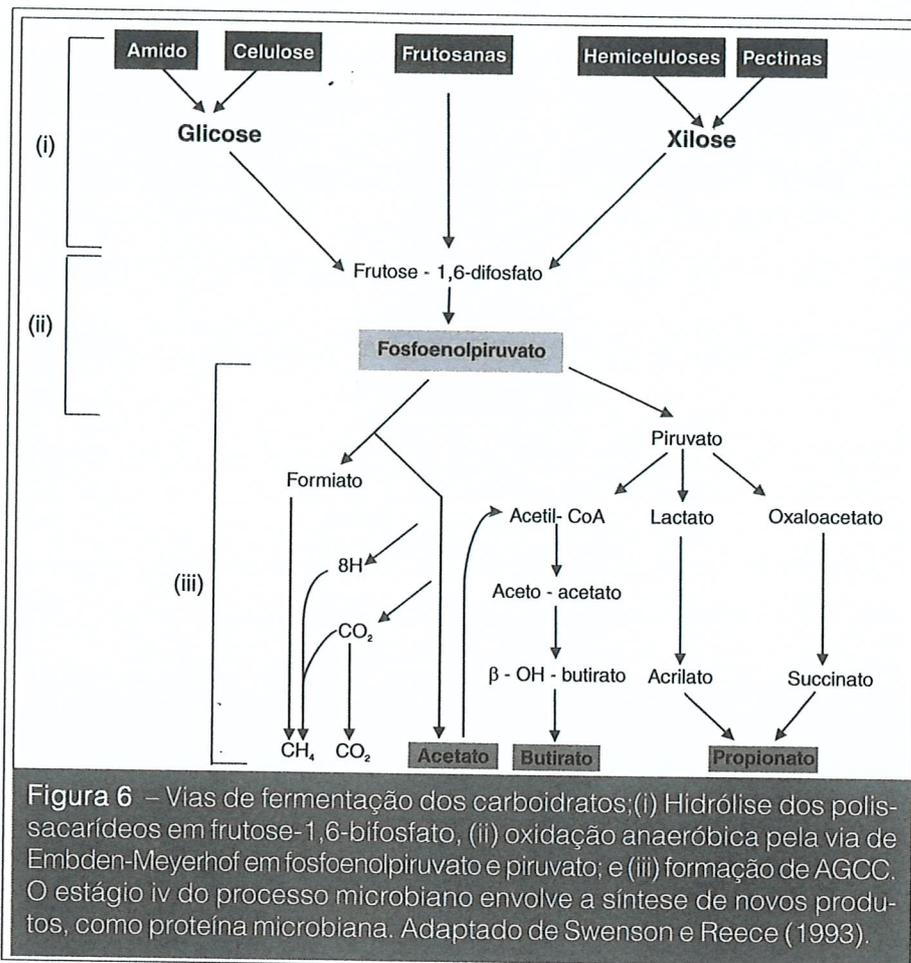
Os ácidos graxos de cadeia curta são absorvidos através da parede ruminal e representam a maior fonte de energia para o ruminante (Bergman, 1990). Sutton *et al.* (2003), trabalhando com vacas de leite, verificaram que a energia líquida, em MJ/dia, suprida pelos três principais ácidos graxos de cadeia curta (acetato, propionato e butirato) representou 55,0 e 64% da energia digestível das dietas, para dietas compostas por 60% e 90% de concentrados, respectivamente.

A maioria dos microrganismos ruminais fermenta a glicose e outros monômeros resultantes da hidrólise dos carboidratos até o piruvato utilizando a via da glicólise (Ciclo de Embden-Meyerhof), o que proporciona aos microrganismos dois moles de adenosina trifosfato (ATP) e dois moles de nicotinamida adenina dinucleotídeo reduzido (NADH₂). O ATP gerado é a principal fonte de energia química prontamente disponível para o crescimento e manutenção de todos os microrganismos.

O piruvato é o composto-chave nos quais todos os carboidratos devem ser convertidos antes de serem transformados em ácidos graxos de cadeia curta, gás carbônico e metano. A proporção molar de cada produto final depende das espécies de microrganismos envolvidas, do tipo de carboidrato fermentado e do ambiente ruminal durante a fermentação.

Acetato

O acetato é o principal ácido graxo de cadeia curta produzido no rúmen pelos microrganismos ruminais, podendo representar até 75%



dos ácidos graxos de cadeia curta produzidos nas dietas ricas em volumosos e mais de 50% nas dietas ricas em concentrados, conforme pode ser visto na **Tabela 6**. As reduções da concentração molar e da taxa de produção do acetato com o aumento da proporção de concentrados nas dietas foram relatadas por muitos estudos (Annisson e Armstrong, 1970; Sutton *et al.*, 2003) e se devem, possivelmente, à inibição do crescimento de microrganismos celulolíticos e de protozoários (principais produ-

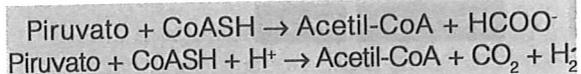
tores de acetato) associada à rápida taxa de fermentação dos carboidratos não estruturais e queda do pH ruminal.

A principal via bioquímica de produção do acetato pelos microrganismos ruminantes envolve a conversão do piruvato a formiato e acetil-Coenzima A (Acetil-CoA) pelo sistema enzimático da piruvato liase. O formiato é convertido posteriormente a CO₂ e H₂ por outros microrganismos ruminantes.

Tabela 6 – Influência da relação volumoso:concentrado sobre a proporção molar dos principais ácidos graxos de cadeia curta no rúmen de vacas leiteiras em produção de cadeia curta.

Relação Vol:Conc ¹	Proporção molar dos ácidos graxos de cadeia curta no rúmen			
	Acetato	Propionato	Butirato	Ac:Prop
100:0	71,4	16,0	7,9	4,46
75:25	68,2	18,1	8,0	3,77
50:50	65,3	18,4	10,4	3,55
40:60	59,8	25,9	10,2	2,31
20:80	53,6	30,6	10,7	1,75

¹Dietas continham a alfafa como fonte de volumoso. Fonte: Annisson e Armstrong (1970), com adaptações.



O acetato é a fonte mais importante de energia metabolizável para o ruminante, por ser o principal AGCC produzido no rúmen. Além disso, é o principal substrato utilizado para a lipogênese que, no ruminante, ocorre no tecido adiposo. A glicose pode suprir somente quantidades desprezíveis de acetil-CoA para a lipogênese nos ruminantes em consequência de baixos níveis da enzima ATP-citrato liase, o contrário do que ocorre nos não ruminantes.

A reação inicial para o metabolismo do acetato é a conversão em acetil-CoA no citoplasma via acetil-CoA sintetase. Essa enzima é amplamente distribuída nos tecidos dos ruminantes e apresenta três vezes mais atividade nos tecidos adiposos dos ruminantes que nos não ruminantes, refletindo a elevada taxa de incorporação dos carbonos do acetato nos ácidos graxos nos ruminantes. A glicose contribui na lipogênese dos ruminantes como fonte de nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzida (NADPH) e de glicerol (Annisson e Armstrong, 1970).

Propionato

Existem duas vias conhecidas de conversão do piruvato até propionato. A primeira via envolve a formação do oxaloacetato e succinato, e a segunda envolve a conversão do piruvato a lactato e, esse último, a acrilato. A primeira via é a mais ativa na formação do propionato. A via do acrilato, porém, pode ser mais importante no rúmen de animais que estão consumindo dietas ricas em concentrados (Leng, 1970).

O propionato absorvido é o principal substrato gliconeogênico do ruminante, processo metabólico que ocorre no fígado e nos rins (Bergman, 1990). A gliconeogênese possui importância crítica para a manutenção dos níveis plasmáticos de glicose no ruminante, pois a absorção líquida de glicose pelo trato gastrointestinal é muito pequena, caso ocorra (Reynolds *et al.*, 1994; Reynolds, 1995).

Butirato

A síntese do butirato pode ocorrer no rúmen a partir do acetato ou de outros compostos que

resultem em acetil-CoA, como o piruvato ou glutamato. Têm sido descritas duas vias de síntese de butirato no rúmen. A via mais importante é o inverso da β -oxidação em que são utilizadas duas moléculas de acetato. Na outra via, o malonil-CoA se combina com o acetil-CoA, que posteriormente é reduzido até o butirato pela via do crotonil-CoA (Leng, 1970). A síntese do butirato a partir do acetato, embora sem benefícios para as bactérias, resulta na regeneração de cofatores oxidados, o que permite o prosseguimento do processo fermentativo (Fahey Jr e Berger, 1993).

A proporção molar dos ácidos graxos de cadeia curta é principalmente influenciada pela relação volumoso:concentrado das dietas. Em geral, quando essa relação diminui, a proporção acetato:propionato também diminui. Segundo Annison e Armstrong (1970), a inversão da relação volumoso:concentrado foi responsável pela redução da relação acetato: propionato de 4,46 para 1,75 (Tabela 6). O coeficiente acetato: propionato é utilizado para comparar dietas e prever o valor nutricional relativo entre elas, além de estar fortemente correlacionado com a porcentagem de gordura do leite de vacas (Sutton *et al.* 2003).

Metabolismo microbiano *in vitro* dos carboidratos não estruturais

Os microrganismos ruminais são capazes de sintetizar diversos produtos *in vitro* a partir de substratos específicos. Na Tabela 7, são mostradas as principais espécies de bactérias fermentadoras de carboidratos não estruturais e os principais produtos gerados quando cultivadas *in vitro* em culturas puras. Uma variedade desses produtos, entretanto, pode não ser detectada no fluido ruminal *in vivo*, porque são utilizados como substratos intermediários para fermentações secundárias por outras espécies de microrganismos. Segundo Russell e Rychlik (2001), um dos exemplos mais conhecidos é o metabolismo do lactato produzido pelas bactérias acidoláticas até acetato e propionato pela *Megasphaera elsdenii*, de forma que os níveis de lactato no fluido ruminal não são detectáveis em condições normais de fermentação ruminal.

O tipo de substrato fermentado e as condições do meio determinam as espécies de microrganismos ruminais que, preferencialmente, conseguirão proliferar; em consequência, determina a geração dos produtos finais da fermenta-

Tabela 7 – As características metabólicas das principais bactérias ruminais fermentadoras de carboidratos não estruturais em culturas puras *in vitro*.

Espécies de bactérias	Nicho	Produtos da fermentação
<i>Eubacterium ruminantium</i>	HC, DX, SA	A, F, B, L
<i>Ruminobacter amylophilus</i>	AM	S, F, A, E
<i>Streptococcus bovis</i>	AM, SA	L, A, F, E
<i>Succinomonas amylolytica</i>	AM	S, A, P
<i>Prevotella ruminicola, albensis, brevis e bryantii</i>	AM, PC, XL, SA	S, A, F, P
<i>Butyrivibrio fibrisolvens</i>	AM, CE, HC, PC, SA	B, F, A, H ₂
<i>Selenomonas ruminantium</i>	AM, DX, SA, L, S	L, A, P, B, F, H ₂
<i>Megasphaera elsdenii</i>	L, SA	P, A, B, Br, H ₂
<i>Lachnospira multiparus</i>	PC, SA	L, A, F, H ₂
<i>Succinivibrio dextrinosolvens</i>	PC, DX, SA	S, A, F, L
<i>Anaerovibrio lipolytica</i>	GL, SA	A, S, P

Abreviaturas: HC – hemicelulose; DX – dextrinas; SA – açúcares; AM – Amido; PC – pectinas; XL – xilanas; CE – celulose; L – lactato; S – succinato; GL – glicerol; A – acetato; F – formato; B – butirato; E – etanol; P – propionato; Br – ácidos graxos ramificados; H₂ – hidrogênio. Fonte: Russell e Rychlik (2001), com adaptações.

ção. Strobel e Russell (1986) avaliaram as características fermentativas *in vitro* de diferentes carboidratos purificados sob efeito de dois valores de pH do meio. Os meios foram acrescidos com inóculo bacteriano misto de origem ruminal e ajustados para os valores de pH iguais a 6,7 e 6,0, conforme pode ser visto na **Tabela 8**.

Houve redução da taxa de fermentação para os carboidratos com a redução do pH, sendo mais expressiva para a pectina (53%), demonstrando grande sensibilidade dos microrganismos degradadores desse carboidrato ao abaixamen-

to do pH do meio. Em contraste, as fermentações do amido, sacarose e xilanas não foram significativamente afetadas pelo abaixamento do pH. A produção de acetato foi a maior para a pectina entre todos os carboidratos independentemente dos valores de pH do meio. A fonte do carboidrato e o pH não influenciaram a produção de propionato. Quando o pH foi reduzido para 6,0, a produção de lactato aumentou para o amido, sacarose e celobiose e foi ausente na fermentação da pectina. O aumento da produção do lactato nas três fontes de carboidratos foi inversamente proporcional à produção de acetato.

Tabela 8 – Efeitos da fonte do carboidrato e do pH do meio sobre a degradação do substrato e produções de ácidos da fermentação e de proteína pelas bactérias ruminais *in vitro*.

Substrato	pH final ¹	Extensão da fermentação (%)	Produtos da fermentação (mM)			Proteína microbiana (mg/L)
			Acetato	Propionato	Lactato	
Amido	6,7	77,0 ^{de3}	5,1 ^{cd}	2,9 ^d	0,9 ^{ab}	144,0 ^{de}
	5,8	66,0 ^{cd}	2,7 ^a	1,1 ^{ab}	4,1 ^e	93,0 ^c
Sacarose	6,7	92,0 ^{fg}	4,7 ^{bcd}	2,1 ^{bcd}	3,7 ^{de}	174,0 ^{ef}
	5,8	81,0 ^{ef}	1,7 ^a	1,1 ^{ab}	8,3 ^b	115,0 ^{cd}
Celobiose	6,7	97,0 ^g	6,4 ^d	2,7 ^{cd}	2,3 ^{bcde}	193,0 ^f
	5,8	82,0 ^{ef}	2,3 ^a	1,4 ^{ab}	8,2 ^f	99,0 ^c
Xilanas	6,7	54,0 ^{bc}	3,6 ^{abc}	1,6 ^{abc}	0,0	83,0 ^{ab}
	5,8	42,0 ^{ab}	2,9 ^{ab}	1,2 ^{ab}	0,0	52,0 ^{ab}
Pectina	6,7	87,0 ^{efg}	10,1 ^e	1,3 ^{ab}	0,0	147,0 ^{de}
	5,8	41,0 ^a	5,0 ^{bcd}	0,7 ^a	0,0	46,0 ^a
Mistura ²	6,7	84,0 ^{ef}	4,8 ^{bcd}	2,0 ^{bcd}	2,0 ^{bc}	173,0 ^{ef}
	5,8	66,0 ^d	3,8 ^{abc}	1,6 ^{abc}	2,6 ^{cde}	100,0 ^c

¹O pH final ao término do período de 10 horas de incubação; ²Iguais quantidades de amido, sacarose, celobiose, xilanas e pectina; ³Letras iguais na mesma coluna não diferem estatisticamente ao nível de significância de 0,05. Fonte: Strobel e Russell (1986).

Acidose ruminal

As dietas fornecidas aos ruminantes, estão cada vez mais ricas em concentrados (ricas em grãos de cereais), para atender ao aumento das exigências nutricionais dos animais de alta produção. Os grãos de cereais são ricos em amido e representam as principais fontes de carboidratos não estruturais dessas dietas.

Os microrganismos anaeróbicos ruminais fermentam rapidamente as fontes de carboidratos não estruturais, principalmente os açúcares e amido, a ácidos graxos voláteis, CO₂, H₂, metano e, em algumas situações, também em lactato. Quando o suprimento de carboidratos rapidamente fermentáveis aos animais é aumentado abruptamente (isto é, por consumo acidental de dietas ricas em concentrados ou durante a fase de adaptação a dietas ricas em concentrados), há grande aumento da produção de ácidos graxos de cadeia curta e de lactato. Dessa forma, os mecanismos tamponantes do rúmen (a saliva, que contém bicarbonato, fosfato e ureia e a absorção dos AGCCs) podem ser suplantados e o pH ruminal pode cair para níveis críticos abaixo de 5,5 ocasionado pelo acúmulo indesejável de AGCCs e lactato no rúmen (Owens *et al.*, 1998; Hall, 1998).

O aumento da disponibilidade de carboidratos não estruturais e a conseqüente queda de pH provocam intensas modificações do ecossistema ruminal. Há redução da população de microrganismos celulolíticos, com redução da degradação dos carboidratos estruturais, porque esses microrganismos são muito sensíveis ao pH menor que 6,0 (Russell e Dombrowski, 1980; Therion *et al.*, 1982). Há aumento da população dos amilolíticos, principalmente do *Streptococcus bovis*, que deixa de produzir acetato, etanol e formato, quando cultivado em pH acima de 6,0, para produzir lactato como principal produto final da fermentação em pH menor que 5,5, tornando-se o principal microrganismo produtor de lactato no rúmen em acidose (Russell e Baldwin, 1979; Russell e Hino, 1985, Asanuma e Hino, 2002).

Entre os protozoários ciliados, *Dasytricha* e *Isostricha* são capazes de aumentar a produção de lactato quando a disponibilidade dos carboidratos não estruturais é abundante (Slyter, 1976; Williams e Coleman, 1997).

Concomitantemente, há inibição da população de microrganismos consumidores de lactato como a *Megasphaera elsdenii* e *Selenomonas ruminantium* (Nocek, 1997). Dessa forma, quando os animais são alimentados com dietas ricas em concentrados, o lactato pode se acumular a níveis não fisiológicos no líquido ruminal, resultando em acidose ruminal (Russell e Hino, 1985; Dawson *et al.*, 1997). O acúmulo de lactato faz o pH cair mais rapidamente porque esse ácido é mais forte que os ácidos graxos de cadeia curta, pois tem pKa mais baixo (3,9) que os ácidos graxos de cadeia curta (4,7-4,9).

O *S. bovis* e os *Lactobacillus* spp. são alguns dos microrganismos mais resistentes ao baixo pH do meio, podendo proliferar em condições de acidez limitantes para a maioria dos microrganismos ruminais (Therion *et al.*, 1982). Além disso, foi demonstrado por Russell e Dombrowski (1980) que a capacidade de produção de lactato pelos *S. bovis* e *L. vitulinus* aumentou quando o pH do meio foi reduzido para valores menores que 5,75. Dessa forma, essas espécies potencialmente contribuem para o progresso e perpetuação da acidose ruminal por acelerar a queda do pH em decorrência do aumento da produção de lactato na acidose (Russell e Hino, 1985). As mudanças no ecossistema ruminal com o supercrescimento das bactérias produtoras de lactato são muito rápidas e pode ocorrer em menos de 24 horas (Dawson *et al.*, 1997).

Na acidose aguda, a acidez e a osmolaridade do líquido ruminal aumentam marcadamente com o acúmulo de lactato e de glicose livre. Podem ocorrer ulceração das mucosas ruminal e intestinal, desidratação grave, paraqueratose, abscessos hepáticos, queda do pH sanguíneo e morte do animal (Owens *et al.*, 1998). No entanto, a acidose crônica ou subaguda é um problema econômico mais grave porque resulta no declínio do consumo voluntário e no desempenho, apesar dos animais não parecerem doentes (Slyter, 1976).

Ambos L e D isômeros do ácido láctico são produzidos pelos microrganismos ruminais na proporção de 4:1, em pH maior que 6,0. O L-lactato é rapidamente metabolizado pelas enzimas do ruminante, localizadas principalmente no fígado e coração, enquanto o D-lactato necessita atravessar a membrana mitocondrial antes de ser oxidado pela enzima D-2-hidroxiácido desidrogenase, sendo metabolizado mais lentamen-

te. Por isso, o D-lactato é considerado mais tóxico. Entretanto, quando o pH cai para valores inferiores a 5,0, o D-lactato pode representar mais de 50% do lactato presente no rúmen, o que contribui para a disfunção fisiológica geral do animal em acidose (Dawson *et al.*, 1997). Em adição ao D-lactato, outros produtos microbianos, como o etanol, metanol, histamina, tiramina e endotoxinas, são detectáveis no conteúdo ruminal na acidose e podem exercer efeitos sistêmicos adversos ao animal (Slyter, 1976).

As estratégias para controlar a incidência de acidose ruminal constituem no controle do fornecimento de concentrados, correto balanceamento dos carboidratos da dieta (estruturais x não estruturais), monitoramento do tamanho da partícula das forragens fornecidas, permitindo que o rúmen (microrganismos e mucosa) se adapte gradativamente ao aumento de concentrados na dieta. O período de adaptação às dietas ricas em carboidratos não estruturais deve ser superior a 14 dias.

Essas medidas de manejo permitem que haja o equilíbrio no crescimento de microrganismos produtores e consumidores de lactato no rúmen e também possibilita que a mucosa ruminal aumente a capacidade de absorção de AGCC's (Dawson *et al.*, 1997). O uso de substâncias alcalinizantes (bicarbonato de sódio e o óxido de magnésio) na dieta ou de fontes de nitrogênio não proteico (ureia) também ajudam a reduzir a depressão do pH ruminal após o consumo de grandes quantidades de concentrados por estimular a absorção dos ácidos graxos voláteis (Owens *et al.*, 1998). O equilíbrio do ecossistema ruminal deve sempre ser buscado, pois está associado à maior eficiência de crescimento microbiano e maior digestão dos componentes nutritivos dos alimentos, repercutindo em maior consumo voluntário e potencial produtivo dos ruminantes.

Digestão pós-ruminal dos carboidratos não estruturais

Amido

Quantidades variáveis do amido que escapam da fermentação ruminal são digeridas até glicose no intestino delgado por enzimas de origem pancreática, como a α -amilase, e produzidas pela própria mucosa intestinal, como a mal-

tase e isomaltase, de forma semelhante ao que ocorre nos monogástricos. A amilase pancreática chega ao lúmen intestinal via ducto pancreático e hidrolisa ligações α -(1 \rightarrow 4) ao acaso da amilose e das regiões retilíneas da amilopectina, secretando maltose, maltotrioses e dextrinas-límite (Harmon, 1993). A produção e a secreção da amilase pancreática são dependentes da quantidade de amido que chega ao intestino delgado, aumentando em até 2,5 vezes quando a quantidade de concentrado da dieta de novilhos aumentou de 20 para 80% (Van Hellen *et al.*, 1978). O pH ótimo de ação da amilase pancreática é 6,8 e uma redução de 0,5 ponto no pH do conteúdo intestinal reduziu em 20% a atividade da amilase em novilhos (Russell *et al.*, 1981).

A maltase e a isomaltase são dissacaridasas que apresentam maior atividade no jejuno e íleo em relação ao duodeno (Coombe e Siddons, 1973; Harmon, 1993). A maltase digere as moléculas de maltose secretadas do amido e a isomaltase hidrolisa as ligações α -(1 \rightarrow 6) encontradas nos pontos de ramificação da amilopectina secretando moléculas de glicose livres. Segundo Coombe e Siddons (1973) e Russell *et al.* (1981), o pH ótimo da maltase é 5,8, e o da isomaltase é de 6,0 a 6,2; e o aumento da ingestão de amido e a idade dos animais não influenciou a atividade dessas enzimas em novilhos. O amido que escapa da digestão enzimática no intestino delgado pode ainda ser fermentado até ácidos graxos de cadeia curta no intestino grosso pelos microrganismos anaeróbicos, de forma semelhante à fermentação ruminal ou ser eliminado nas fezes.

Pectina

A pectina não é digerida por nenhuma enzima animal, sendo classificada como fibra solúvel (Hall, 1994). Portanto, a pectina que escapa da fermentação ruminal somente poderá ser utilizada como fonte energética pelo ruminante quando fermentada a ácidos graxos de cadeia curta, no intestino grosso, por microrganismos anaeróbicos à semelhança da fermentação ruminal. Graças às elevadas taxas de degradação ruminal da pectina, podendo chegar até a 200%/horas, é esperado que a pectina seja completamente fermentada no rúmen (van Soest, 1994).

Fatores que afetam a digestão pós-ruminal do amido

A quantidade de amido que chega ao in-

testino delgado é produto da interação de vários fatores, como a quantidade de dieta consumida, da fonte do amido, do tamanho de partícula, da taxa de digestão no rúmen e da taxa de passagem de líquidos e sólidos. O padrão de comportamento único de cada uma dessas variáveis resulta no suprimento variável de amido ao intestino delgado para ser digerido até glicose.

Owens *et al.* (1986) revisaram os dados de 40 experimentos de digestibilidade do amido dos grãos de sorgo e de milho no trato digestivo total de bovinos, num total de 183 tratamentos diferentes. Esses autores encontraram o valor de digestibilidade total média para o amido de $92,1 \pm 5,5\%$. O rúmen foi o principal sítio de digestão do amido, em média de 78,5% do amido digerido, variando de 65% de digestibilidade para grãos levemente processados a 85% para aqueles extensivamente processados. A digestibilidade média do amido que escapou da fermentação ruminal no intestino delgado foi de $52,9 \pm 18,6\%$. Esse baixo valor de digestibilidade intestinal do amido indicou pouca utilidade em se fornecer fontes de amido protegidas da fermentação ruminal para ser digerido no intestino delgado. Esses autores ponderaram que o baixo valor de digestibilidade no intestino delgado ocorreu porque o amido mais disponível foi fermentado no rúmen. Dessa forma, maiores valores de digestibilidade poderiam ser encontrados se o amido fosse infundido diretamente no intestino delgado, ponderando que a capacidade de digestão do amido do intestino delgado poderia estar sendo subestimada.

Reynolds *et al.* (1997) calcularam que, dos quatro grãos de cereais mais utilizados na alimentação de ruminantes, o trigo e a cevada apresentaram os amidos mais digestíveis no rúmen que o milho e o sorgo, porque apresentam maiores proporções de amido solúvel ($65,0 \times 30,0\%$) e com maiores taxas de fermentação ruminal ($21,0 \times 4,0\%$ /horas). De Visser (1993), baseado em taxas de desaparecimento *in situ* do amido e em estimativas de taxas de passagem de vacas de leite, calculou que 42,0% do amido insolúvel do milho e do sorgo escaparam da fermentação ruminal, comparados com apenas 8,0% do amido do trigo e da cevada.

Nocek e Tamminga (1991) avaliaram a relação entre a quantidade de amido que escapa da fermentação ruminal e a digestão intes-

tinal desse; para determinar se a digestão pós-ruminal do amido era limitante. Houve uma relação linear positiva entre as duas variáveis, indicando que o aumento da quantidade (em peso) de amido que escapou da fermentação foi acompanhado pelo aumento da quantidade (em peso) de amido digerido no intestino delgado. A regressão sugeriu que a digestibilidade do amido no intestino delgado foi de 73%, e que o duodeno das vacas de leite podem digerir mais de 4,0 kg de amido por dia. Porém, foi demonstrado que a eficiência (em porcentagem) de digestão do amido no intestino delgado foi reduzida linearmente com o aumento da quantidade de amido que escapou da fermentação ruminal. Segundo Tanigushi *et al.* (1995), novilhos de corte (253 ± 7 kg) apresentaram capacidade máxima de digestão de amido de 800 g/dia, quando infundido no abomaso, pois quantidades maiores de amido provocaram o amolecimento das fezes.

Dessa forma, é aceito que intestino delgado, possivelmente, apresente capacidade limitada de digestão do amido que escapa da fermentação ruminal. Os fatores específicos podem ser a atividade limitada da amilase, maltase e isomaltase, em razão da insuficiência de produção e secreção ou presença de inibidores dessas enzimas; a capacidade limitada de absorção da glicose secretada pela digestão do amido; o tempo insuficiente para a hidrólise completa do amido; o acesso inadequado das enzimas aos grânulos de amido por causa da insolubilidade ou proteção física conferida pela matriz proteica aos grânulos (Owens *et al.*, 1986).

Ørskov (1986) relatou que as estratégias nutricionais que visam ao aumento da digestão pós-ruminal do amido podem ser pouco vantajosas, graças às limitações da digestão do amido e da capacidade de absorção de glicose no intestino delgado, redução da produção de proteína microbiana no rúmen e ao estímulo da secreção de insulina, que pode comprometer a produção de leite. Owens *et al.* (1986), no entanto, ponderaram que, se a extensão da digestão do amido e a capacidade de absorção de glicose no intestino delgado forem limitadas nos ruminantes, é improvável que esses limites sejam alcançados em condições normais de alimentação.

Metabolismo das vísceras drenadas pela veia porta (PDV)

Metabolismo dos AGCC's e da glicose

As vísceras drenadas pela veia porta compreendem o trato gastrintestinal, pâncreas, baço e tecidos adiposos mesentérico e omental (Reynolds *et al.*, 1994). Desses, o trato gastrointestinal (TGI) é considerado um dos órgãos mais ativos metabolicamente dos ruminantes, pois consome 25% de todo o oxigênio absorvido, apesar de representar apenas 6% do peso corporal dos animais (Britton e Krehbiel, 1993). As necessidades energéticas do TGI são supridas em grande parte pelos nutrientes absorvidos localmente, principalmente ácidos graxos de cadeia curta, podendo representar até 24% de toda a energia metabolizável absorvida (Johnson *et al.*, 1990). Esses dados enfatizam claramente a importância que o TGI tem sobre o metabolismo energético dos animais.

Em uma extensa revisão sobre o metabolismo dos ácidos graxos de cadeia curta em vários tecidos dos animais domésticos, Bergman (1990) concluiu que 30% do acetato, 50% do propionato e 90% do butirato produzido no rúmen são metabolizados pelo próprio trato gastrintestinal e, dessa forma, não chegam a atingir a circulação portal. O acetato não é tão extensamente metabolizado quanto os outros AGCC, pois contribui muito pouco para a produção de corpos cetônicos e destina-se principalmente ao metabolismo energético dos tecidos periféricos (Harmon *et al.*, 1991). O metabolismo do propionato pelo epitélio ruminal é mais extenso que o do acetato, e os principais produtos do metabolismo gerados são ATP, CO₂, lactato e alanina. Qua-

se a totalidade do butirato produzido é metabolizado pelo epitélio ruminal até corpos cetônicos, principalmente o β-hidroxibutirato (Britton e Krehbiel, 1993).

Para que os ácidos graxos de cadeia curta sejam metabolizados pelo trato gastrintestinal é necessário que estejam na forma ativada, ou seja, ligados à coenzima-A. Essas reações são catalisadas pelas enzimas acil-CoA sintetases específicas para cada AGCC. A **Tabela 9** esquematiza as rotas metabólicas seguidas pelos AGCC's no epitélio ruminal:

A glicose proveniente da digestão do amido não fermentado no rúmen é absorvida preferencialmente pelas mucosas do jejuno e íleo por transporte ativo sódio-potássio dependente, de baixa capacidade, se comparada ao dos não ruminantes (Nocek e Tamminga, 1991). Nos ruminantes, a maioria da glicose absorvida é metabolizada até lactato como principal produto final da glicólise nos enterócitos, auxiliando no suprimento energético do intestino com economia de aminoácidos (Britton e Krehbiel, 1993). Dessa forma, a digestão do amido pós-ruminal contribui muito pouco para a elevação da concentração sanguínea de glicose no ruminante.

O metabolismo energético do intestino grosso é semelhante ao do rúmen, possivelmente por causa do metabolismo microbiano no ceco. O substrato mais utilizado é o butirato, seguido pelo acetato e propionato. A glicose pode também servir como substrato energético no ceco e cólon, mas não com a mesma eficiência do butirato (Britton e Krehbiel, 1993).

O fígado apresenta função crucial na remoção dos ácidos graxos de cadeia curta absorvi-

Tabela 9 – Representação esquemática do metabolismo dos ácidos graxos de cadeia curta pelo epitélio ruminal, mostrando as reações de ativação e as subsequentes rotas metabólicas.

Ativação		Produto gerado
Acetato (Ac)		Ac-CoA ²
Propionato (Pr)+ ATP + CoASH ¹		Pr-CoA
Butirato (Bu)		Bu-CoA
Ac-CoA	30%	CO ₂ + ATP
	70%	Absorvido pela veia porta
Pr-CoA	50%	Succinato CO ₂ + ATP + Lactato
	50%	Absorvido pela veia porta
Bu-CoA	90%	β-hidroxibutirato ou CO ₂ + ATP
	10%	Absorvido pela veia porta

¹CoASH: Coenzima A reduzida; ²Coenzima A. Fonte: Britton e Krehbiel (1993).

dos pelo sistema porta. Bergman e Wolff (1971) encontraram que somente uma pequena quantidade de acetato absorvida foi removida e metabolizada pelo fígado de ovelhas adultas e não-lactantes. No entanto, de 80 a 100% do propionato e do butirato foram removidos pelo fígado. Dessa forma, somente baixas concentrações de propionato e de butirato foram encontradas na circulação arterial, sendo que o acetato representou mais de 95% do total de ácidos graxos de cadeia curta circulantes. Segundo Bergman (1990), o acetato é pouco metabolizado pelo fígado do ruminante por causa da baixa atividade da enzima acetil-CoA sintetase nesse órgão, quando comparada àquelas encontradas no tecido adiposo e muscular. Por isso, a lipogênese no ruminante ocorre principalmente no tecido adiposo e não no fígado, ao contrário dos não ruminantes.