



APLICACIÓN PRÁCTICA DE LA

# *Teoría de oxidación hepática*

La ingesta de alimentos se ve afectada por la interacción de las características de la dieta, el estado fisiológico de los animales, y de factores estresantes del entorno.

**MIKE ALLEN**

Department of Animal Science, Michigan State University

Ponencia presentada en:

XXIII CONGRESO INTERNACIONAL ANEMBE DE MEDICINA BOVINA



## RESUMEN

- Las señales dominantes que controlan la ingesta de alimento pueden cambiar durante la lactancia. El control de la ingesta de alimentos está dominado probablemente por la oxidación hepática de ácidos grasos no esterificados durante la transición y por el propionato al final del periodo de lactancia, mientras que la distensión ruminal probablemente controla el consumo de alimento de las vacas en el punto máximo de la lactancia. Por lo tanto, la optimización del consumo de alimento requiere dietas diferentes durante el periodo de la lactancia (es decir, la agrupación de las vacas).
- El controlar la movilización de los depósitos de grasa corporal durante la transición y el limitar los alimentos con almidón que se fermenta rápidamente son claves para maximizar el consumo de alimento durante la transición.
- La producción máxima de leche se consigue con dietas de baja saciedad que son altamente fermentables. La saciabilidad de las dietas se ve afectado mayormente por la concentración, la digestibilidad, y la fragilidad del forraje FDN.
- Las dietas deben ser formulados para limitar la fermentabilidad del almidón para proporcionar un suministro de combustible más constante según se va disminuyendo la producción de leche después de la producción máxima y según aumentan la concentración de la insulina plasmática y la sensibilidad a la insulina de los tejidos.

## INTRODUCCIÓN

El consumo de alimento viene determinado por muchos factores que interactúan y la predicción de la ingesta de energía y de la partición es el "talón de Aquiles" de la formulación de la dieta. Muchas características de la dieta interactúan con el entorno y el estado fisiológico de las vacas, lo que hace difícil predecir con exactitud el consumo de alimento. Sin embargo, la comprensión de los factores que controlan la

alimentación nos permite manipular la dieta para optimizar la ingesta de alimento. El comer está controlado por la integración de las señales periféricas en los centros de alimentación del cerebro. Las dietas de las vacas lecheras deben contener una concentración de forraje duro (fibra) de baja energía relativa para el funcionamiento correcto del rumen y las señales de distensión ruminal pueden controlar el consumo de alimento cuando el deseo de comer es alto y el control metabólico de la ingestión de alimentos está disminuida (por ejemplo, vacas en el momento de máxima lactación).

Las señales que derivan del metabolismo de los combustibles dominan el control de la ingesta de alimento cuando se reducen las señales de la distensión (por ejemplo, vacas en un momento tardío de lactancia). Por lo tanto, los efectos de la dieta en el consumo de alimento varían con el estado fisiológico del animal. Además, interactúan con los estresores ambientales, tales como el estrés social (p.ej. hacinamiento) y térmico. El objetivo de este trabajo es analizar los factores que controlan el consumo de alimento en las vacas lactantes y cómo pueden manipularse para optimizar el consumo de alimento. La ingesta "óptima" de alimento puede referirse a lo máximo requerido para lograr un mayor rendimiento de leche en el caso de vacas de alta producción o inferior al máximo para aumentar la eficiencia de la transformación del alimento en el caso de vacas de menor producción.

## TEORÍA DE OXIDACIÓN HEPÁTICA (HOT)

Hay mucha evidencia (la mayoría de especies no rumiantes) de que la ingesta de alimentos está controlada por la oxidación de los combustibles en el hígado. Esto se ha estudiado anteriormente (Allen *et al.*, 2009; Allen, 2014) y sólo será discutido brevemente aquí. El hígado está "conectado" a los centros de alimentación del cerebro a través del nervio vago hepático. El comportamiento alimenticio está controlado por la velocidad de disparo del nervio, que



viene determinada por la oxidación de los combustibles en el hígado; un aumento de la velocidad de disparo está asociado con el hambre, y una velocidad menor está asociada con la saciedad. Se ha vinculado el comportamiento alimenticio a la concentración de ATP (una forma energía dentro de las células) en el hígado y la saciedad ocurre según los combustibles se oxidan y se produce ATP, y el hambre se produce cuando la oxidación disminuye y se agota el ATP. Los combustibles oxidados en el hígado incluyen los ácidos grasos (de la dieta o movilizados de las reservas corporales), el propionato (producido por la fermentación microbiana en el intestino), el lactato (producido por los músculos y el tejido intestinal a partir de la glucosa), y los aminoácidos (de la degradación de proteínas). Es importante darse cuenta de que el patrón de la oxidación de los combustibles (minuto a minuto) es lo que afecta al comportamiento alimenticio, porque la cantidad de oxidación durante largos períodos de tiempo (horas o días) es relativamente constante.

## CAMBIOS FISIOLÓGICOS DURANTE LA LACTANCIA

Como los ácidos grasos son fácilmente oxidados en el hígado, el suministro de ácidos grasos no esterificados (NEFA) causados por la movilización de las reservas de grasa corporal probablemente suprime el consumo de alimento en el período de transición. El grado de movilización de la grasa se ve afectada por cambios en la concentración de insulina en el plasma y la sensibilidad de los tejidos a la insulina. Si la concentración de insulina plasmática es alta, manda señales a los tejidos para que sintetizen grasa, o a movilizar la grasa si la concentración es baja. Los cambios en la sensibilidad de los tejidos a la insulina durante el ciclo de lactación modifican esta señal; la menor sensibilidad (mayor resistencia) se traduce en una mayor movilización de la grasa y la mayor sensibilidad resulta en una menor movilización de la grasa ante la misma concentración de insulina. La concentración de insuli-

na plasmática disminuye un 50% o más a la hora de parir, y comienza a bajar varias semanas antes del parto. Aumenta la concentración de los NEFA en el plasma porque la grasa se moviliza en respuesta a la disminución de la concentración de insulina plasmática. Además, la sensibilidad de los tejidos a la insulina disminuye a finales de la gestación, contribuyendo a la mayor movilización de la grasa. Una concentración reducida de insulina plasmática y la menor sensibilidad a la insulina ayudan a la vaca a mantener constante la concentración de glucosa plasmática, a pesar del descenso en el consumo de alimento en la última semana antes del parto. Esto es debido a que la utilización de la glucosa por los tejidos disminuye, y la utilización de los NEFA por el músculo aumenta, escatimando la glucosa.

La concentración de glucosa plasmática desciende precipitadamente en el momento del parto y se recupera parcialmente en el transcurso de las próximas semanas según va aumentando la DMI y la gluconeogénesis en el hígado. La concentración de insulina plasmática y la sensibilidad de los tejidos a la insulina siguen siendo bajos al principio de la lactancia y, por lo tanto, la concentración de los NEFA en el plasma permanece elevada durante varias semanas o más. La elevada concentración de los NEFA proporciona energía a los tejidos cuando las concentraciones de insulina y glucosa en plasma son bajas. El tiempo que los NEFA permanecen elevados varía enormemente entre vacas y depende de la tasa de su movilización y extracción de la sangre por el hígado y la glándula mamaria. La transferencia de los NEFA a la grasa láctea por la glándula mamaria es altamente deseable porque el almacenamiento de los NEFA en forma de triglicéridos en el hígado produce hígado graso, lo cual compromete la producción de glucosa, y la oxidación de los NEFA en el hígado probablemente disminuye el consumo de alimento de acuerdo con la HOT (Teoría de Oxidación Hepática). Esto, a su vez, retrasa el aumento de la concentración de glucosa plasmática después del parto, extendiendo la supresión de la ingesta. Esto es porque la glucosa estimula la secreción de insulina por el páncreas, y la concentración de insulina plasmáti-



ca permanece baja, extendiendo el período de movilización de grasa y, por lo tanto, ampliando el período en que el consumo de alimento es suprimido por la oxidación en el hígado. Además, los bajos niveles plasmáticos de la glucosa probablemente limita la producción de leche porque la glucosa es requerida por la glándula mamaria para la producción de la lactosa de la leche, la principal determinante del volumen de leche.

La oxidación hepática de los NEFA es un proceso de dos etapas; largas cadenas de carbono de los ácidos grasos son parcialmente oxidadas y convertidas en Acetil CoA, una molécula de dos carbonos, que es totalmente oxidada o se exporta en forma de cetonas. La capacidad del hígado para oxidar completamente los NEFA es limitado, así se exporta a las cetonas y su concentración en el plasma es elevada cuando la movilización de la grasa es alta. Las cetonas pueden ser beneficiosas porque algunos tejidos las pueden utilizar para obtener energía, evitando el uso de la glucosa, pero pueden causar cetoacidosis si las concentraciones son muy altas.

El aumento de la lipólisis tras el parto, junto con las dietas con un contenido alto de almidón, probablemente inhiben la ingesta de alimento porque la producción rápida y la absorción de propionato estimula la oxidación de acetil CoA (véase más abajo). Como la ingesta de alimentos

por vacas frescas (recién paridas) viene controlada probablemente por la oxidación hepática, las dietas con concentraciones moderadamente altas de fibra de forraje podrían ser beneficiosas para las vacas. La fibra del forraje aumenta el llenado del rumen, disminuyendo el riesgo del desplazamiento abomasal, y aumenta la producción de acetato, lo cual resulta en una menor utilización de glucosa por los tejidos extrahepáticos. Las fuentes de almidón con una fermentabilidad ruminal moderada y alta digestibilidad en el intestino delgado, tales como el maíz seco molido, proporcionarán probablemente más precursores de glucosa al aumentar la ingesta de alimento.

La producción de leche aumenta rápidamente tras el parto, y durante las próximas semanas el aumento de la glucosa plasmática estimula la secreción de insulina, disminuyendo así la lipólisis y la concentración de los NEFA en plasma. Como una menor cantidad de los NEFA está disponible para la oxidación, la concentración de acetil CoA en el hígado disminuye, reduciendo la segregación de cetonas por parte del hígado. La falta de acetil CoA y de la demanda alta de glucosa limita la acumulación de ATP en el hígado, y disminuyen las señales de saciedad dirigidas al cerebro. Según sigue aumentando la producción de leche y disminuye el control de la ingesta de alimento por oxidación hepática, el control está dominado por la distensión del intestino lleno y las vacas deberían pasar a una dieta que llena menos y sea más fermentable. Este cambio en el mecanismo predominante de la regulación de la ingesta puede darse entre 7 a 10 días después del parto en algunas vacas del hato, o después de más de 3 semanas en otras; las señales más claras de que la oxidación hepática se ha vuelto menos limitativa son un nivel inferior de las concentraciones de los NEFA y cetona plasmáticas y el gradual aumento de la ingesta de comida.

Según van disminuyendo los requerimientos de energía después de la producción de leche máxima, el control de la ingesta de alimento por la distensión del tubo digestivo disminuye gradualmente y aumenta el control por oxidación hepática. La concentración de insulina plasmática y la sensibilidad de los tejidos

a la insulina aumentan a medida que avanza la lactación y afectan la respuesta a la ingesta de alimento a dietas altamente fermentables. Unas concentraciones altas de insulina plasmática que indican la existencia de un estado nutricional adecuado, probablemente proporcionarán información negativa relativa a la gluconeogénesis hepática. Esta relación es compatible con la HOT porque el menor uso de propionato para la producción de glucosa resulta en una mayor oxidación de propionato y en la disminución de la ingesta de alimentos. Las vacas individuales con un suministro adecuado de precursores glucogénicos pueden responder a un mayor aumento de suministro mediante la disminución de DMI. Una mayor sensibilidad de los tejidos a la insulina probablemente aumenta la eliminación de los combustibles de la sangre, dedicando más energía a las reservas corporales y reduciendo el intervalo entre comidas.

## OPTIMIZAR LA MOVILIZACIÓN DE GRASA

Los NEFA en plasma son utilizados como una fuente de energía por los tejidos maternos y fetales, ahorrando así la glucosa, y también enriquece el contenido de grasa de la leche. Sin embargo, los niveles elevados de los NEFA pueden reducir el consumo de alimento y suprimir la función inmune. Para limitar las concentraciones de los NEFA plasmáticos, hay que controlar la tasa de movilización de grasa. La tasa de movilización

de grasa depende de la cantidad de reservas de grasa disponibles para la movilizar, así como de la concentración de insulina, la sensibilidad de los tejidos a la insulina y el estrés. La importancia de controlar la condición corporal en el momento del parto ampliamente conocida. Las vacas con una condición corporal excesiva suelen movilizar la grasa muy rápidamente a través de la transición porque sus tejidos son más resistentes a la insulina y tienen mayores reservas de grasa para movilizar. Por lo tanto, es muy importante controlar la condición corporal para limitar el sobrecondicionamiento de las vacas mediante la gestión de la reproducción, la agrupación de las vacas lactantes, la formulación de la dieta, etc. El permitir que las vacas consumen más energía de la necesaria durante el período de seca se traduce en un aumento de las concentraciones de los NEFA en los primeros periodos de la lactancia (Holtenius *et al.*, 2003). El controlar el consumo de energía mediante la alimentación altamente saciante durante este período relativamente corto podría reducir los depósitos de grasa fácilmente movilizada, reduciendo así la tasa de movilización de grasa después del parto. La movilización de grasa se reduce al aumentar la sensibilidad de los tejidos grasos a la insulina (menor resistencia a la insulina). La niacina disminuye la movilización de grasa pero probablemente necesita complementarse con concentraciones mayores de las que actualmente se recomienda a menos que se administra de manera protegida. Se ha demostrado que el cromo aumenta la sensibilidad a la



insulina y un suplemento de cromo ha reducido las concentraciones de los NEFA en plasma en las vacas lactantes. Un aumento más rápido de la glucosa plasmática tras el parto probablemente aumentará la insulina y disminuirá más rápidamente las concentraciones de los NEFA. Sin embargo, el aumento de la sensibilidad a la insulina del tejido adiposo es preferible a aumentar la concentración de insulina debido a que la insulina puede reducir la producción de glucosa en el hígado. Las hormonas liberadas durante el estrés aumenta la grasa de movilización, elevando la concentración de los NEFA en plasma aún más. Por lo tanto, debe prestarse mayor atención a la reducción de todos los posibles factores estresantes en las vacas, incluyendo interacciones estresantes con los trabajadores ganaderos, los procedimientos de gestión, y las instalaciones (por ejemplo, la cama, ventilación, espacio).

## EL PAPEL DEL ÁCIDO PROPIÓNICO

El ácido propiónico, producido por fermentación microbiana en el intestino, es un combustible primario que controla la ingesta de alimentos en los rumiantes alimentados con dietas que contienen altas concentraciones de grano. Es uno de los principales productos finales de la fermentación del almidón, y las tasas de producción varían considerablemente entre las dietas. Mientras que el ácido propiónico se produce en el rumen, una

vez absorbido en la sangre aparece en su forma iónica como propionato. El ácido propiónico puede ser producido y absorbido a tasas muy elevadas y el propionato es absorbido rápidamente por el hígado, donde es uno de los principales combustibles utilizados para producir glucosa. Sin embargo, cuando es absorbido a un ritmo mayor de lo que puede ser utilizado para producir glucosa en el hígado, estimulará la producción de ATP, en mayor medida, produciendo una señal de saciedad más rápidamente. La capacidad del hígado para producir glucosa se ve afectada por la demanda de glucosa (la diferencia entre la glucosa requerida y la glucosa producida) dado que las enzimas que limitan la producción en el hígado se reajustan para satisfacer la demanda. A causa de esto, el propionato es menos propenso a oxidarse (y disminuir la ingesta de alimento) en el pico de la lactancia, cuando la demanda de glucosa es alta, que al final de la lactancia cuando la demanda de glucosa es menor. Aunque se podría pensar que el propionato tiene poco efecto sobre la ingesta de alimento en las vacas frescas porque tienen alta demanda de glucosa, el propionato también estimula la oxidación de acetil CoA. Las vacas frescas tienen una gran cantidad de acetil CoA en el hígado a partir de la oxidación parcial de los NEFA. Parte de ese acetil CoA se exporta en forma de cuerpos cetónicos, pero también es fácilmente oxidado cuando el propionato es tomado por el hígado, generando rápidamente ATP y dando una señal de saciedad (véase Allen, 2014 para más detalles). Aparentemente, esto

es un dilema: el propionato es uno de los principales combustibles utilizado para producir glucosa, que se necesita para aumentar la insulina y disminuir los NEFA, aliviando así la reducción de la ingesta de alimento causado por la oxidación de los NEFA en vacas frescas, pero el propionato suprime la ingesta de alimento mediante el estímulo de la oxidación del acetil CoA en las vacas frescas. Sin embargo, existen opciones de formulación de dieta que ayudan a prevenir la reducción de la ingesta de alimentos, incluida la manipulación de la tasa de producción de propionato para extender el tiempo de alimentación, suministrando otros precursores de la glucosa que estimulan la oxidación del acetil CoA en menor medida y proporcionan fuentes alternativas de energía para los tejidos y así usar menos glucosa. El objetivo es maximizar la cantidad de glucosa producida o ahorrada por unidad de ATP generada en el hígado a lo largo del tiempo. Manipular el patrón de oxidación de los combustibles en el hígado puede aumentar las concentraciones de insulina y glucosa plasmática, disminuyendo la movilización de la grasa y el tiempo en que la ingesta de alimento es suprimida por la oxidación de los NEFA en el hígado.

## ALTERANDO EL FLUJO DE PROPIONATO AL HÍGADO

La tasa de producción de propionato puede disminuirse reduciendo la concentración y la fermentabilidad del almidón, lo cual se examinan a continuación.

### CONCENTRACIÓN DE ALMIDÓN DIETÉTICO

A menudo, se suele reducir la concentración de almidón en las dietas sustituyendo el forraje o la fibra de fuentes no forraje (NFFS) como la pulpa de remolacha o las cáscaras de soja por granos del cereal. La dilución del almidón en la dieta tiene el beneficio añadido de reducir la tasa de fermentación del almidón restante cuando se reduce la concentra-





ción de almidón mediante la adición de forraje o NFFS, reduciendo así la tasa de producción de ácido propiónico. La estrategia óptima depende del costo relativo de los ingredientes, la eficiencia de la utilización de piensos, la producción. Por ejemplo, las partículas de fibra larga del forraje en comparación con los NFFS podrían aumentar la digestibilidad de la fibra aumentando el pH ruminal mediante la estimulación de la rumia y aumentando la retención ruminal y, por lo tanto, la capacidad tampón del bolo alimenticio en el rumen. Sin embargo, la fibra del forraje es muy saciante y el forraje podría limitar la ingesta de alimento en comparación con los NFFS. Por lo tanto, cuando la distensión ruminal contribuye al control de la ingesta de alimentos, la sustitución del NFFS por grano puede ser una mejor opción que la sustitución del forraje.

## SITIO DE LA DIGESTIÓN DEL ALMIDÓN

La sustitución de una fuente menos fermentable de almidón es una opción cuando la ingesta de alimento se reduce por una fuente de almidón fermentado rápido. Alterando la fermentabilidad del almidón dietético probablemente será más conveniente que la sustitución del almidón por fibra en el caso de rumiantes con alta demanda de glucosa, como las vacas al comienzo de la lactancia, porque la digestión del almidón postruminal produce mayor cantidad de precursores de la glucosa que la fermentación ruminal de la fibra. Es importante señalar que la fracción de los precursores de la glucosa facilitados por la fermentación del almidón en el intestino grueso es mucho menor que en el rumen o en el intestino delgado debido a que las células microbianas que contienen almidón se pierden con las heces. Por lo tanto, la consideración cuidadosa de la zona donde tiene lugar la digestión del almidón es muy importante para maximizar el rendimiento de los precursores de la glucosa a lo largo del tiempo. Las fuentes de almidón con menor digestibilidad ruminal deben ser altamente digestibles en el intestino delgado para proporcionar la mayor cantidad posible de precursores de la glucosa. Por ejemplo, el maíz seco



molido y agrietado reducen la tasa de producción de ácido propiónico en el rumen en comparación con el maíz de alta humedad, pero el maíz molido proporcionará mayor cantidad de precursores de la glucosa debido a su mayor digestibilidad en el intestino delgado y tracto total.

## EFFECTOS DEL CONTENIDO Y DE LA FERMENTABILIDAD DEL ALMIDÓN EN LA RACIÓN SOBRE EL DMI

La sustitución de una fuente de almidón altamente fermentable por una fuente de almidón menos fermentable redujo dramáticamente el DMI de las vacas que había superado el pico de lactación en varios estudios, pero no tuvo efecto en el DMI en otros estudios (Allen, 2000). El aumento del contenido de almidón en la ración ofrecida a las vacas en lactación de ~23 a ~34% (~24 a 16% forraje FDN, respectivamente) produjo efectos variables de DMI y FCM dependiendo de la producción de leche de las vacas (rango en FCM: de ~50 a ~130 lb/d). Los efectos, sobre la DMI, de la ración alta en almidón y baja en forraje FDN se incrementó linealmente con el aumento de la producción de leche de las vacas en toda la gama, mientras que la respuesta de la FCM sólo aumentó en las vacas que excedían de ~90 lb/d de FCM (Voelker *et al.*, 2002).

Los efectos sobre el DMI se debieron probablemente a que la dieta alta en almidón era menos saciante (16% forraje FDN) y el llenado del rumen es una mayor limitación a la ingesta de alimentos según aumenta el producción de leche (Allen, 1996), mientras que la respuesta relacionada con la FCM probablemente dependió de los efectos de la ración sobre la digestibilidad y la partición de la energía en las vacas.

El estado fisiológico de los animales determina los efectos de la digestibilidad del almidón sobre el DMI (Bradford y Allen, 2007) y la producción (Bradford y Allen, 2004). El maíz de alta humedad comparado con maíz seco molido tuvo unos efectos contrarios en el rendimiento lechero de las vacas dependiendo del rendimiento lechero inicial, sin cambios en el grupo en general. El maíz de alta humedad aumentó la concentración de grasa láctea y el rendimiento de FCM en vacas que producían más de ~90 lb/día pero disminuyó en las vacas que producían menos de esa cantidad (Bradford y Allen, 2004). El efecto del tratamiento sobre el DMI no estaba relacionado con la producción de leche, sino que se vio afectado por la condición fisiológica de las vacas; la caída del DMI visto con el maíz de alta humedad comparado con el tratamiento con maíz seco estaba relacionado con la concentración de insulina en



el plasma y la respuesta de la insulina a un aumento de la glucosa (Bradford y Allen, 2007). La ingesta de alimentos de las vacas con una concentración de insulina mayor, y una menor respuesta de la insulina a un aumento de la glucosa, se redujo en gran medida gracias al maíz de alta humedad en comparación con el maíz seco molido. Según avanza la lactación y la producción de leche disminuye, la ingesta de alimentos se ve dominada cada vez más por señales metabólicas. Las dietas muy fermentables a menudo llevan a una reducción de la ingesta de alimentos a mediados o finales de la lactancia, probablemente por la estimulación de la oxidación hepática del propionato (Allen *et al.*, 2009). La reducción de la fermentabilidad ruminal del almidón mediante la sustitución de maíz seco por maíz de alta humedad en las raciones, a menudo aumenta la ingesta de energía y su partición en esta vacías.

Varios experimentos han proporcionado dietas con diferente contenido de almidón en el período postparto (Andersen *et al.*, 2003; Rabelo *et al.*, 2005; Dann y Nelson, 2011). El aumento del contenido de almidón aumentó el DMI y la producción de

leche en unos experimentos reportados por Anderson *et al.* (2003) y Rabelo *et al.* (2005), pero, en esos experimentos, se cambiaron los granos por forraje, incrementado el contenido de forraje de FDN en la dieta. El forraje FDN es muy saciante (Allen, 2000) y el gran aumento del contenido de forraje FDN en las dietas de estos estudios probablemente contribuyó a la saciedad al incrementar la distensión ruminal, especialmente según iba avanzando la lactación y

disminuía el estado lipolítico. Dann y Nelson (2011) sustituyeron la harina de maíz por fuentes de forraje sin fibra para aumentar el contenido de almidón de la dieta del 21% al 25,5%, y la dieta con mayor almidón redujo la DMI a 1.5 kg/d. Las fuentes de forraje sin fibra son menos saciantes que el forraje FDN (Allen, 2000), así que los efectos saciadores de las dietas eran probablemente mucho más parecidas en ese experimento que cuando se cambiaron los granos por forraje. Varios experimentos han evaluado los efectos de la fermentabilidad ruminal del almidón en las dietas de vacas en el período de posparto (Dann *et al.*, 1999; Sadri *et al.*, 2009; Rockwell and Allen, 2016). Un aumento de la fermentabilidad ruminal del almidón mediante la sustitución de maíz en copos (procesados con vapor) por maíz roto tiende a disminuir el DMI en más de 1 kg/d en los primeros 63 d postparto aunque no se informaron de interacciones en el tiempo y se esperaría que una mayor fermentabilidad ruminal tendría un mayor efecto en las primeras pocas semanas de lactancia (Dann *et al.*, 1999). Sadri *et al.* (2009) compararon granos que variaban en relación a la fermentabilidad ruminal del almidón durante el período de transición y el tratamiento de la cebada más fermentable redujo el DMI en comparación con el maíz tanto durante el preparto y postparto. Mientras que la sustitución de maíz con alto contenido de humedad por maíz seco no afectó la DMI en las vacas en el período de posparto en otro estudio (Rockwell y Allen, 2016), la ingesta de alimento fue probablemente limitada por la distensión porque la dieta era muy saciante con un 27% de

forraje FDN. Recientemente, informamos de un estudio en la que se evaluaron los efectos del contenido de almidón en la ración (22% vs 28%) y de la fermentabilidad del almidón (maíz de alta humedad vs. maíz seco) en vacas en el período de posparto (Albornoz y Allen, 2016). El maíz de alta humedad redujo la DMI y la leche corregida por grasa en un 4,8 y 11 lbs/d, respectivamente, mientras que el contenido de almidón de la ración no tuvo ningún efecto durante los primeros 23 d de la lactancia. La producción más rápida de ácido propiónico durante las comidas probablemente causó la saciedad antes en el caso de las fuentes de almidón fermentable, reduciendo la ingesta de alimento y la producción de leche. Estos resultados son coherentes con nuestras expectativas basadas en la teoría de oxidación hepática del control de la ingesta de alimentos (Allen *et al.*, 2009).

## CONTENIDO INTESTINAL

Según aumenta la ingesta de alimento con el comienzo de la lactancia, el control de la ingesta de alimento se ve dominada por la distensión ruminal, y la medida en que la distensión ruminal limita la ingesta de alimentos está directamente relacionada con la producción de leche (Voelker *et al.*, 2002). Tras el período fresco, se debe alimentar a las vacas lecheras de alta producción con dietas con un menor efecto saciante para maximizar el consumo de alimento. El efecto saciante de una dieta viene determinada principalmente por la densidad inicial del volumen de los alimentos, así como su efecto saciante a lo largo del tiempo en el rumen. El efecto saciante general viene determinado por el contenido de FDN del forraje, el tamaño de las partículas del forraje, la fragilidad del forraje FDN determinado por el tipo de forraje (legumbres, hierbas perennes gramíneas anuales) y la digestibilidad del FDN dentro de una familia de forraje (Allen, 2000). El FDN del forraje es menos denso inicialmente, se digiere más lentamente y se retiene en el rumen más tiempo que otros componentes de la dieta. La ingesta de alimento de las vacas de alta producción se ve a menudo



reducida drásticamente al aumentar la concentración de FDN del forraje en la dieta. Varios estudios han registrado una disminución del DMI de hasta 4 kg/d cuando el contenido de FDN de la dieta se aumentó del 25 al 35% mediante la sustitución de los forrajes por concentrados. Aunque la mayoría de los estudios registraron una disminución significativa en el DMI según se aumentaba el forraje FDN, los efectos en el DMI varían dependiendo de hasta donde la ingesta se vio limitado por el llenado ruminal. Las vacas de alta producción están limitadas por el contenido máximo y el efecto de la saciedad de la fibra de forraje varía según el tamaño de las partículas y las características de fermentación.

Mientras la distensión ruminal se convierte en una limitación fundamental para la ingesta de alimentos según aumenta la producción de leche, es probable que tenga poco efecto en el consumo de alimento durante el periodo de transición si la ingesta de alimento es controlado principalmente por la oxidación en el hígado, a menos que la ración tenga un alto contenido de FDN del forraje. Las dietas pueden ser formulados para satisfacer las necesidades de energía y nutrientes, con grandes diferencias en la cantidad y la tasa de movimiento del bolo alimenticio ruminal. El hecho de formular dietas para mantener el contenido intestinal con ingredientes que se retienen en el rumen durante más tiempo y que tienen tasas moderadas de fermentación y una alta digestibilidad ruminal probablemente benefician a la vacas de transición de varias maneras. El bolo alimenticio ruminal proporcionará más energía a lo largo del tiempo cuando disminuye la ingesta de alimento al momento del parto o cuando sufre de trastornos metabólicos o enfermedades infecciosas. Esto ayudará a mantener la concentración de glucosa en plasma y evitar la rápida movilización de las reservas corporales en comparación con dietas formuladas con ingredientes que desaparecen del rumen rápidamente. El bolo alimenticio ruminal es muy importante para almacenar los ácidos de fermentación y esta capacidad de almacenaje está directamente relacionada con la cantidad de bolo alimenticio en el rumen. Por lo tanto, las dietas, formuladas con

ingredientes que aumentan la cantidad de bolo alimenticio en el rumen tendrán mayor capacidad de almacenamiento y mantendrán la capacidad de almacenamiento más tiempo si disminuye el consumo de alimento. El almacenamiento insuficiente puede resultar en un pH ruminal bajo, lo cual reduce la digestibilidad de la fibra y la producción de acetato, e incrementa la producción de propionato, estimulando posiblemente la oxidación en el hígado y disminuyendo la ingesta de alimento. Un pH ruminal bajo también aumenta el riesgo de problemas de salud tales como úlceras ruminales, abscesos hepáticos, y la Laminitis, y provoca estrés, lo cual probablemente lleva a un mayor aumento de la movilización de reservas corporales. Las dietas formuladas con ingredientes que mantienen el bolo alimenticio en el rumen más tiempo cuando el consumo de alimento disminuye, disminuirá el riesgo de desplazamiento abomasal.

## PARTICIÓN DE ENERGÍA

Según progresa la lactación y pasa la máxima producción, la concentración de insulina y la sensibilidad de los tejidos aumentan gradualmente y la energía se particiona aún más hacia la condición corporal. Mientras que las vacas que están en su momento de mayor lactancia responden bien a las raciones con

alto contenido en almidón, las vacas en lactancia tardía no. La sustitución de la fibra por almidón altera considerablemente los combustibles disponibles para los procesos intermedios y a menudo resulta en una mayor partición de la energía hacia la leche que hacia la condición corporal. La sustitución de cascara de soja por maíz seco molido en una proporción de hasta un 40% de la dieta de DM aumentó el porcentaje de la grasa láctea (linealmente de 3.60 a 3.91%) y redujo la ganancia de peso corporal (linealmente del 1,02 a -0,14 kg/d) sin ningún efecto en la producción de leche (~29 kg/d) y una ligera disminución del DMI (tendencia, lineal de 23.8 a 22.7 kg/g, Ipharraguerre *et al.*, 2002). La pulpa de remolacha hacía reducirse el BCS sin reducir la producción de leche ni la grasa lác-

tea cuando se sustituía por maíz de alta humedad hasta en el 12% de la dieta DM (Voelker y Allen, 2003). Un experimento llevado a cabo con vacas en los 2 últimos meses de lactancia mostró que al sustituir la pulpa de remolacha por grano de cebada se reducía linealmente la puntuación de la condición corporal y del grosor de grasa en la espalda, se mantenía la producción de leche, y linealmente se aumentaba la grasa láctea y la generación de energía (Mahjoubi *et al.*, 2009). Una menor puntuación de la condición corporal y un aumento en la grasa láctea pueden deberse a una reducción lineal de la concentración de insulina en plasma que aumentaba linealmente la concentración de plasma de los NEFA. Finalmente, la infusión de glucosa intravenoso de hasta un 30% de la energía bruta necesaria hizo aumentar de forma lineal la insulina en plasma, el balance energético, el peso corporal y el grosor de la grasa en la espalda, sin afectar el DMI o la producción de leche en vacas en la mitad de su periodo de lactancia (Al-Trad *et al.*, 2009).





## SUGERENCIAS

### RACIÓN PARA VACAS FRESCAS (PARTO HASTA ~10-14 DÍAS POSTPARTO)

Las vacas recién paridas que están en un estado lipolítica corren un mayor riesgo de trastornos metabólicos y el consumo de alimento esta probablemente controlada por la oxidación de los combustibles en el hígado (Allen *et al.*, 2009). Estas vacas necesitan precursores de la glucosa y las raciones deben contener altas concentraciones de almidón en la medida de lo posible. No obstante, también tienen menor masa de bolo alimenticio en el rumen, lo que aumenta el riesgo de menor pH ruminal y abomaso desplazado. Las fuentes de almidón altamente fermentable aumentan la producción de ácido propiónico, lo que puede estimular la oxidación de los combustibles en el hígado, suprimiendo el consumo de alimento (Allen *et al.*, 2009). Por lo tanto, las fuentes con almidón altamente fermentable deben limitarse durante este período que dura hasta dos semanas para la mayoría de las vacas, pero aún más para las vacas estresadas o con excesiva condición corporal al parto. Las fuentes de almidón altamente fermentable, como el trigo, la cebada, el maíz en copos de baja densidad, y maíz de alta humedad maduro (más de 1 año de edad) y el maíz ensilado deben limitarse para permitir mayores concentraciones de almidón (y precursores de la glucosa) con menor riesgo de acidosis o abomaso desplazado. Complementar las dietas a base de maíz ensilado con maíz molido seco funciona bien para este tipo de ración con una concentración de almidón total de un 28% (masa DM) o posiblemente mayor dependiendo de la fermentabilidad de almidón en el maíz ensilado. Como el consumo de alimento se ve menos limitado por la distensión ruminal durante este período, y es deseable un mayor bolo alimenticio en el rumen, la concentración de forraje FDN debe ser ~ 23% y el uso de fuentes de fibra no- forraje se debería limitar a diluir la concentración de almidón, si es necesario. Las concentraciones de almidón deben reducirse cuando la alimentación incluye fuentes de almidón altamente fermentables.

### RACIONES EN LA LACTANCIA

Temprana a Media Las vacas a principios o mediados del periodo de lactación tienen altos requerimientos de glucosa para la producción de leche y dedican relativamente poca energía a las reservas corporales. Responden bien a las raciones de forraje con menor concentración de FDN (bajo) y con almidón altamente fermentable. La concentración de almidón de las raciones debe estar en el rango de 25 al 30% (DM) aunque la concentración óptima depende de la competencia por espacio de litera, forraje/concentración FDN eficaz, y la fermentabilidad del almidón. Las raciones con más almidón y menos saciantes generalmente aumentan el pico de producción de leche y disminuyen la pérdida de la condición corporal en el comienzo de la lactancia. Sin embargo, una vez que las vacas reponen su condición corporal perdida en el comienzo de la lactancia, deben cambiarse a una dieta de mantenimiento con menor concentración de almidón y fermentabilidad ruminal.

### RACIÓN DE MANTENIMIENTO (> 150 DIM Y BCS DE 3)

La ración de mantenimiento es el componente clave de la formulación de la ración / sistema de agrupamiento para aumentar la salud y la producción de las vacas. El objetivo de la ración de mantenimiento es mantener la producción de leche y la condición corporal a lo largo del resto de la lactancia. Las vacas deben tomar la ración de mantenimiento cuando se están recuperando el BCS y llegan a un BCS de 3. Si siguen recibiendo una dieta alta en almidón, el BCS seguirá aumentando y correrán mayor riesgo de sufrir enfermedades metabólicas tras el parto. Las pruebas presentadas anteriormente, sugieren que están mejorando su condición porque están siendo alimentadas con raciones con mayores concentraciones de almidón necesarias para sus necesidades actuales de producción de leche, aumentando las concentraciones de insulina y glucosa plasmática. Bajar la concentración de almidón de la ración debería limitar la mejora de la condición corporal mientras se mantiene y posiblemente se mejora la ingesta de pienso, la producción





de leche, y de la grasa láctea. La concentración óptima de almidón depende de la producción de leche del rebaño de los grupos físicos posibles, pero probablemente será del rango de 18 a 22% (DM). Se debe evitar las fuentes de almidón que son altamente fermentables (el maíz de alta humedad, restos de panadería, maíz ensilado antiguo, etc.).

El maíz seco molido es una excelente fuente de almidón porque tiene menor digestibilidad ruminal (~ 50-60%) pero una alta digestibilidad total del tracto (< 90%). La concentración de almidón en la ración de mantenimiento debe contener la suficiente, pero no excesiva, concentración de forraje NDF para mantener el DMI, y se pueden usar fuentes de fibra no-forraje (pulpa de remolacha, piensos de gluten de maíz, cascaras de soja, etc.) para diluir el almidón a la concentración deseada. La supervisión del BCS en el "dry-off" (secado) es esencial para ajustar la concentración de almidón de la dieta de mantenimiento a lo largo del tiempo.



## CONCLUSIONES

Para optimizar la ingesta de alimento para las vacas lactantes se deben tomar en consideración los cambios fisiológicos que ocurren a lo largo de la lactancia y las características físicas y de la digestión de alimentos más allá de su composición nutritiva. El conocimiento del control de la ingesta de alimentos es fundamental para la formulación de la dieta y la Teoría de Oxidación Hepática puede contribuir a nuestra capacidad de formular dietas. Aunque se necesitan más investigaciones para comprender mejor la respuesta animal a las dietas, la teoría y los conceptos presentados en este documento ayudarán a formular dietas para mejorar la salud animal y la rentabilidad de las explotaciones agrícolas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Albornoz, R. I. and M. S. Allen, 2016. Diet starch content and fermentability affects feed intake and milk yield of cows in the postpartum period. *J. Dairy Sci.* 99 (E-Suppl. 1):355.
- Allen, M. S. 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *J. Anim. Sci.* 74:3063-3075.
- Allen, M.S. 2000. Effects of diet on short-term regulation of feed intake by lactating dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 83: 83:1598-1624.
- Allen, M. S. 2014. Drives and limits to feed intake in ruminants. *Animal Production Science*, 54:1513-1524.
- Allen, M.S., B. J. Bradford, and M. Oba. 2009. BOARD- INVITED REVIEW: The hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants. *J. Anim. Sci.* 87: 3317-3334.
- Al-Trad, B., K. Reisberg, T. Wittek, G. B. Penner, A. Alkaassem, G. Gabel, M. Fürll, and J. R. Aschenbach. 2009. Increasing intravenous infusions of glucose improve body condition but not lactation performance in midlactation dairy cows. *J. Dairy Sci.* 92:5645-5658.
- Andersen, J. B., N. C. Friggens, K. Sejrsen, M. T. Sorensen, L. Munksgaard, and K. L. Ingvarsen. 2003. The effects of low vs. high concentrate level in the diet on performance in cows milked two or three times daily in early lactation. *Livest. Prod. Sci.* 81:119-128.
- Bradford, B. J. and M. S. Allen. 2004. Milk fat responses to a change in diet fermentability vary by production level in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 2004 87: 3800-3807.
- Bradford, B. J. and M. S. Allen. 2007. Depression in feed intake by a highly fermentable diet is related to plasma insulin concentration and insulin response to glucose infusion. *J. Dairy Sci.* 90:3838-3845.
- Dann, H. M., G. A. Varga, and D. E. Putnam. 1999. Improving energy supply to late gestation and early postpartum dairy cows. *J. Dairy Sci.* 82: 1765-1778.
- Dann, H. M., and B. H. Nelson. 2011. Early lactation diets for dairy cattle – focus on starch. *Proc. Cornell Nutrition Conference for Feed Manufacturers.* Syracuse, NY.
- Holtenius, K., S. Agenas, C. Delavaud, and Y. Chilliard. 2003. Effects of feeding intensity during the dry period. 2. Metabolic and Hormonal Responses. *J. Dairy Sci.* 86:883- 891.
- Ipharraguerre, I. R., R. R. Ipharraguerre, and J. H. Clark. 2002. Performance of lactating dairy cows fed varying amounts of soyhulls as a replacement for corn grain. *J. Dairy Sci.* 85:2905-2912.
- Mahjoubi, E., H. Amanlou, D. Zahmatkesh, M. Ghelich Khan, and N. Aghaziarati. 2009. Use of beet pulp as a replacement for barley grain to manage body condition score in over-conditioned late lactation cows. *Anim. Feed Sci. Tech.* 153:60-67.
- Rabelo, E., R. L. Rezende, S. J. Bertics, and R. R. Grummer. 2005. Effects of pre- and postfresh transition diets varying in dietary energy density on metabolic status of periparturient dairy cows. *J. Dairy Sci.* 88:4375-4383
- Rockwell, R. J. and M. S. Allen. 2016. Chromium propionate supplementation during the peripartum period interacts with starch source fed postpartum: Production responses during the immediate postpartum and carryover periods. *J. Dairy Sci.* 99:4453-4463.
- Sadri, H., G. R. Ghorbani, H. R. Rahmani, A. H. Samie, M. Khorvash, and R. M. Bruckmaier. 2009. Chromium supplementation and substitution of barley grain with corn: effects on performance and lactation in periparturient dairy cows. *J. Dairy Sci.* 92:5411-5418.
- Voelker, J.A. and M.S. Allen. 2003. Pelleted beet pulp substituted for high-moisture corn: 1. Effects on feed intake, chewing behavior, and milk production of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 86:3542-3552.
- Voelker, J. A., G. M. Burato, and M. S. Allen. 2002. Effects of pretrial milk yield on responses of feed intake, digestion, and production to dietary forage concentration. *J. Dairy Sci.* 85:2650-2661.