

## **LOS TANINOS EN LAS PLANTAS FORRAJERAS Y LA ESTRATEGIA ADAPTATIVA DEL RUMIANTE**

Egleé Arispe, Luis Arriojas y Jenny De Venanzi

Universidad Central de Venezuela,

Facultad de Ciencias Veterinarias

Maracay

egleemaria@gmail.com

### **I. INTRODUCCIÓN**

Los taninos conforman un grupo de compuestos fenólicos con estructura y peso molecular (PM) variables que se encuentran ampliamente distribuidos en el reino vegetal, siendo particularmente abundantes en las leguminosas.

Su principal función consiste en defender a la planta de la herbivoría (acción de consumir hierbas por parte de un animal) y la misma se basa en la gran capacidad de estas moléculas para formar complejos con la proteína, bien sea endógena o dietaria, lo que disminuye el consumo a corto o largo plazo. La merma en el consumo a corto plazo se debe a la sensación de astringencia en el epitelio de la cavidad oral, provocada por la precipitación de las proteínas salivales, lo que genera rechazo por el forraje en cuestión, mientras que la reducción en el consumo a largo plazo se debe a una disminución en la degradabilidad de la ingesta.

Adicionalmente, se sabe que los taninos también pueden tener efectos favorables en el rumiante, tales como la acción antihelmíntica y la capacidad de proteger a la proteína dietaria de la degradación ruminal, lo que mejora el balance de nitrógeno y la respuesta productiva.

El presente trabajo revisa los efectos nutricionales de los taninos en el rumiante, y recopila información relativamente escasa y poco conocida sobre los factores que modifican el tipo y la concentración de estos compuestos en los

forrajes tropicales, así como también sobre las estrategias desarrolladas por el rumiante a fin de utilizar con éxito la diversidad de especies forrajeras.

## II. ESTRATEGIAS DEFENSIVAS DE LAS PLANTAS CONTRA LA HERBIVORÍA

La capacidad de las plantas para sobrevivir y prosperar bajo sistemas pastoriles depende de su resistencia a la defoliación y la misma se sustenta en dos estrategias básicas, el escape o la tolerancia (Briske, 1998; Fortes *et al.*, 2004) (Cuadro 1).

El escape, como su nombre lo indica, consiste en evadir la acción del herbívoro restringiendo su acceso a la planta y/o disminuyendo la aceptabilidad de sus diferentes estructuras, para lo que cuenta con tres tipos de mecanismos: constitutivos, espaciales y temporales. Los constitutivos abarcan desde el desarrollo de estructuras, tales como las espinas, hasta la utilización de metabolitos secundarios que pueden resultar tóxicos al animal. Los mecanismos espaciales se refieren a la adopción de determinados hábitos de crecimiento,

**Cuadro 1. Clasificación de las estrategias de resistencia al pastoreo**

Estrategia de escape	Estrategia de tolerancia
Mecanismos constitutivos:	Mecanismos morfológicos:
Impedimentos mecánicos	Tipo y número de meristemas
Compuestos bioquímicos	
Simbiosis defensiva	
Mecanismos espaciales:	Mecanismos fisiológicos:
Formas de crecimiento	Procesos compensatorios
Plasticidad arquitectónica	
Mecanismos temporales:	
Defensa inducida	
Resistencia desarrollada	

Fuente: Fortes *et al.* (2004).

como por ejemplo el postrado o decumbente, que limitan la exposición de la planta al ataque. Los mecanismos temporales son responsables de incremento en las defensas mencionadas durante periodos muy específicos y pueden obedecer a una etapa fenológica en particular o constituir la respuesta a una herbivoría significativa.

Por otra parte, la estrategia de la tolerancia promueve el rápido crecimiento luego de una defoliación importante, activando mecanismos morfológicos (desarrollo de meristemas) y fisiológicos (utilización de reservas de carbono, fotosíntesis compensatoria).

Es importante mencionar además, que los metabolitos secundarios pueden actuar también como agentes alelopáticos (sustancias químicas que inhiben la germinación de otras especies), atraer polinizadores y dispersores de semillas, servir como reserva de nitrógeno, combatir el ataque de microorganismos y hasta proteger los tejidos de la planta de la luz ultravioleta (Fortes *et al.*, 2004).

### **III. CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS Y ACTIVIDAD BIOLÓGICA DE LOS TANINOS**

Los taninos constituyen un grupo de compuestos fenólicos ampliamente distribuidos en el reino vegetal, siendo particularmente frecuentes en las leguminosas (Frutos *et al.*, 2004). Mientras que los taninos de las leguminosas de zonas templadas han sido estudiados en detalle, muy poco se conoce sobre los de las leguminosas tropicales (Posada *et al.*, 2005a).

Los taninos son sintetizados en el retículo endoplasmático y se depositan en la vacuola (ambas estructuras están dentro de la célula) y en la pared celular (Provenza *et al.*, 1990), pudiendo alcanzar en el follaje concentraciones que superan al 10 % (Scalbert, 1991). El grupo incluye oligómeros y polímeros que son solubles en agua y tienen la capacidad de formar complejos fundamentalmente con las proteínas, y en menor grado con los polisacáridos, alcaloides, ácidos nucleicos y minerales (Barman y Rai, 2000).

Tradicionalmente han sido clasificados en dos grandes categorías: taninos hidrolizables y condensados. Los primeros son de bajo PM (500 a 3 000 g/mol), más solubles en agua que los condensados y en presencia de enzimas o de ácidos pueden ser desdoblados a glucosa, ácido gálico (galotaninos) y/o egálico (elagitaninos) (Barman y Rai, 2000). El ácido tánico disponible comercialmente es un ejemplo típico de este grupo, y contiene de 8 a 10 moles de ácido gálico por mol de glucosa (Martínez, 1999).

Por otra parte, los taninos condensados superan en PM a los hidrolizables (1 000 a 20 000 g/mol), poseen un esqueleto flavonoide con largas cadenas de catequina y epicatequina, produciendo antocianidinas por hidrólisis ácida, por lo que también se les conoce como proantocianidinas (Martínez, 1999; Barman y Rai, 2000). Constituyen el tipo de tanino que más comúnmente se encuentra en las leguminosas arbustivas forrajeras (Reed, 1995), pudiendo hallarse en forma libre (soluble o extractable) o ligada a las proteínas y carbohidratos (Posada *et al.*, 2005a).

El carácter defensivo de los taninos se basa en su alta capacidad para formar complejos con las proteínas, bien sean estas de origen dietario (del alimento consumido), microbiano (de los microorganismos del rumen) o animal (proteínas sintetizadas por el propio animal), ejerciendo así efectos negativos en el consumo que pueden ocurrir a corto (20 a 60 minutos) o a largo plazo (días o semanas) y es lo que se conoce como actividad biológica de los taninos (Makkar, 2003). Los efectos a corto plazo son debidos a la formación de complejos entre los taninos y las proteínas salivales, así como también a su capacidad para adherirse a las mucosas de la boca, lo que genera una sensación de astringencia y por ende un rechazo del alimento en cuestión. Los efectos a largo plazo están asociados a una depresión en la degradabilidad de la ingesta.

Este efecto adverso de los taninos sobre el consumo, se puso de manifiesto en un ensayo conducido por Baldizán *et al.* (2006), en un bosque deciduo tropical de los llanos centrales de Venezuela, en el que realizaron un tamizaje fitoquímico (saponinas, cianógenos, alcaloides, fenoles y taninos condensados) en las

especies presentes, encontrando que las más consumidas tanto por bovinos como por caprinos, eran aquellas que presentaban la menor proporción de taninos condensados.

La afinidad que existe entre taninos y proteínas se debe al gran número de grupos hidroxilo fenólicos que poseen los primeros, los cuales forman puentes de hidrógeno con el grupo carbonilo de los péptidos, pudiendo adicionalmente establecerse entre ambas moléculas interacciones hidrofóbicas, enlaces covalentes e iónicos (Frutos *et al.*, 2004). A su vez, el mayor o menor grado de afinidad entre taninos y proteínas, reside en las características químicas de cada uno de éstos. Así para los taninos, los factores que promueven la formación del complejo son un alto peso molecular, una estructura flexible y un elevado número de sitios de enlace o núcleos fenólicos, mientras que para las proteínas destacan un elevado tamaño, el carácter hidrofóbico, así como también una estructura abierta, flexible y rica en prolina (Frutos *et al.*, 2004).

Al parecer, la gran diversidad de estructuras químicas que presentan los taninos unido a las particularidades del herbívoro que los consume, determinan la eficacia de la defensa, por lo que no existe tanino que sea universalmente efectivo o intrínsecamente benigno. Así por ejemplo, los taninos condensados de *Coleogyne ramosissima* disuaden del consumo a cabras, liebres y ratas, pero no a los insectos folívoros (Clausen *et al.*, 1990).

#### **IV. IMPORTANCIA DE LOS TANINOS EN LA NUTRICIÓN DE RUMIANTES**

A continuación se discute el efecto de los taninos sobre el consumo voluntario y la degradabilidad de la materia seca (MS).

##### **1. Consumo**

Hasta hace poco se pensaba que la ingesta de taninos siempre reducía el consumo voluntario, sin embargo, en la actualidad se sabe que el efecto producido varía con la concentración de estos compuestos en el forraje (Frutos *et*

*al.*, 2004). Así, niveles de taninos condensados superiores al 6 % reducen significativamente el consumo, la digestibilidad de las proteínas y por ende los niveles de producción (Norton *et al.*, 1995; Silanikove *et al.*, 1997), pero concentraciones inferiores al 5 % generan un efecto protector sobre la proteína dietaria, reduciendo su solubilidad y degradación por parte de los microorganismos ruminales, lo que en consecuencia incrementa el flujo de nitrógeno no amoniacal y de aminoácidos esenciales hacia el duodeno (Frutos *et al.*, 2004; Posada *et al.*, 2005b).

La validez de este nivel de 5 % de taninos condensados en los forrajes como umbral que separa sus efectos positivos y negativos, parece ser sustentada por los hallazgos de Barahona *et al.* (1997), quienes utilizando PEG (polietilenglicol, polímero sintético que enlaza taninos) lograron disminuir en las leguminosas *Desmodium ovalifolium* y *Flemingia macrophylla* la concentración de taninos condensados extractables de 9.2 a 5 %, lo que incrementó en un grupo de ovinos el nivel de amonio ruminal, la digestibilidad de la Fibra Detergente Neutro (FDN) y el consumo de dichas especies en 40, 19 y 10 %, respectivamente.

Respuestas similares fueron obtenidas por Silanikove *et al.* (1997) en Israel, al suministrar PEG a cabras que consumían hojas de *Quercus calliprinos* (9.5 % de taninos condensados) como única fuente de alimento, logrando aumentos significativos en el consumo de Materia Orgánica (MO) (664 vs 836 g/día), en su digestibilidad (26 vs 60 %), así como también en las ganancias de peso de los animales (-275 vs 77 g/día).

Degen *et al.* (1997) trabajando en un área desértica de Israel concluyen que ni la leguminosa *Acacia saligna* ni *A. salicina* deben ser utilizadas como única fuente de alimento para los ovinos y caprinos, debido a que sus elevados contenidos de taninos condensados (8.8 a 19.6 %) generan efectos adversos en éstos. Así, en este experimento la digestibilidad de la MS nunca superó el 40 %, lo que provocó bajos consumos, pérdidas de peso y balances de nitrógeno negativos en la mayoría de los animales.

Sin embargo, en un ensayo realizado por Lizárraga-Sánchez *et al.* (2001) en México, se puso de manifiesto que concentraciones de taninos condensados muy inferiores a 5 % también pueden eventualmente deprimir el consumo. En este experimento un grupo de novillas consumía una gramínea (*Pennisetum purpureum*) y cinco especies de árboles forrajeros (*Brosimum alicastrum*, *Piscidia piscipula*, *Leucaena leucocephala*, *Lysiloma latisiliquum* y *Guazuma ulmifolia*), cuyos contenidos de taninos condensados no superaban el 1.8 % y los resultados mostraron que aún a tan bajas concentraciones, los mayores consumos totales (gramínea + árbol) estuvieron asociados a aquellos árboles con el menor contenido de estos compuestos, lo que pudiera ser debido a una elevada actividad biológica de los mismos.

Para Makkar (2003), la generalización de que los taninos condensados en la dieta del rumiante en concentraciones iguales o menores al 4 % producen efectos benéficos en el animal debe evitarse, dado que tal resultado fue el producto de investigaciones puntuales llevadas a cabo con *Lotus corniculatus*, en las que el complejo tanino/proteína se disociaba totalmente luego de abandonar el rumen.

El autor afirma que aún una disociación completa no garantiza un efecto favorable en el animal, debido a que el tanino liberado puede formar nuevos complejos con proteínas secretadas en el intestino, lo que haría que el efecto resultante dependiese del balance entre las pérdidas de proteína endógena y las ganancias de proteína dietaria.

Se tiene entonces, que el límite que separa los efectos favorables y adversos de los taninos sobre el consumo, la digestibilidad y la respuesta animal, resulta difuso.

## **2. Degradabilidad**

Los taninos deprimen la degradabilidad de las diferentes fracciones de un alimento, al anular la actividad de las enzimas microbianas, bien sea porque hacen inaccesible al sustrato o porque inhiben a las enzimas mismas (Posada *et*

*al.*, 2005a). También disminuyen las poblaciones de microorganismos ruminales al adherirse a sus membranas y paredes celulares, y alterar en consecuencia el funcionamiento de los mecanismos de transporte de moléculas como la glucosa, el amonio y diversos aminoácidos (Posada *et al.*, 2005a). A su vez, los microorganismos ruminales han desarrollado mecanismos de defensa contra estos compuestos que incluyen entre otros, la secreción de polímeros que enlazan a los taninos y la síntesis de enzimas capaces de degradarlos (Posada *et al.*, 2005b).

A continuación se presentan algunas de las investigaciones que ponen de manifiesto la capacidad de los taninos para disminuir la degradabilidad de la MS. Valerio (1994) trabajando en Costa Rica con 20 especies forrajeras tropicales, tanto arbustivas como herbáceas (19 de ellas leguminosas), correlacionó el contenido de fenoles solubles totales y el de taninos condensados con la Digestibilidad *in vitro* de la MS (DIVMS). Para el caso de las especies arbustivas, la correlación más alta ( $r = -0.82$ ) se obtuvo con los fenoles solubles totales, lo que de acuerdo al autor pareciera indicar que los forrajes arbóreos deben su baja digestibilidad al contenido de fenoles solubles totales más que a un determinado tipo de tanino.

De manera similar, Makkar *et al.* (1989) evaluaron para 10 especies de árboles forrajeros de la India, la correlación existente entre el nivel de fenoles totales y el de taninos condensados con la digestibilidad de la MS *in sacco* (48 h). A pesar de que ninguna de las dos correlaciones resultó significativa, pudo apreciarse que las especies con los más bajos niveles de taninos como *Grewia optiva*, *Morus alba* y *Celtis australis*, presentaron la mayor digestibilidad.

McSweeney *et al.* (1999) pusieron en evidencia el efecto depresor que los taninos ejercen sobre la fermentación *in vitro* de la fracción proteica de cuatro especies de árboles forrajeros (*Calliandra calothyrsus*, *L. leucocephala*, *L. diversifolia* y *L. pallida*). Los resultados mostraron que al incrementar los niveles de taninos condensados totales de 3.84 % en *L. leucocephala* hasta 7.70 % en *L. diversifolia*, se registró una disminución en la producción de amoníaco de 5.44 hasta 2.18 milimoles (mM).



El efecto de los taninos sobre la digestibilidad de la fibra ha sido mucho menos investigado que su efecto sobre la digestibilidad de la proteína, pero es sabido que inhiben la fermentación de la misma, disminuyendo en consecuencia el aprovechamiento de energía por parte del rumiante (Martínez, 1999).

Así, Barahona *et al.* (1997) determinaron para dos leguminosas adaptadas a los suelos ácidos de Colombia, *Flemingia macrophylla* y *Desmodium ovalifolium*, los contenidos de taninos condensados enlazados a la fibra (12.2 vs 5 %, respectivamente), así como también la fracción de FDN indigestible medida *in vivo* en ovinos (77.6 vs 65.5 %, respectivamente), encontrando que *F. macrophylla*, la especie con el más elevado contenido de este tipo de taninos también presentó la mayor proporción de fibra indigestible.

De manera similar, McSweeney *et al.* (1999) encontraron que la inclusión de PEG en la fermentación *in vitro* llevada a cabo en las especies *Calliandra calothyrsus*, *Leucaena diversifolia* y *L. pallida*, generó aumentos en la producción de Ácidos Grasos Volátiles (AGV) de 202, 37 y 129 %, respectivamente.

Con relación a los taninos hidrolizables, se sabe que resultan potencialmente tóxicos para el rumiante, pero al parecer no poseen la capacidad de deprimir la digestibilidad de un alimento. Así, McSweeney *et al.* (1988) encontraron para un grupo de ovinos que consumían una dieta basal de *Stylosanthes hamata*, que la suplementación con *Terminalia oblongata*, un árbol forrajero australiano libre de taninos condensados, pero con un elevado contenido de los hidrolizables (17.6 %), no modificó la digestibilidad de la MO, la fibra o el nitrógeno, pero dos de los cuatro animales utilizados en el ensayo presentaron signos de intoxicación. Sin embargo Hagerman *et al.* (1992), trabajando con venados que consumían taninos hidrolizables comerciales (789 g/mol) y naturales (1 475 g/mol), obtuvieron evidencia que demuestra que taninos hidrolizables de alto peso molecular son capaces de deprimir la digestibilidad de las proteínas en forma similar a los taninos condensados.

Por todo lo antes expuesto, es evidente que el efecto nutricional producido por los taninos sobre el rumiante que los consume será favorable o adverso, dependiendo no sólo de sus concentraciones en el forraje sino también de la actividad biológica exhibida, la cual está determinada por la totalidad de sus características químicas.

## **V. FACTORES QUE MODIFICAN EL CONTENIDO Y LA ACTIVIDAD BIOLÓGICA DE LOS TANINOS EN LA PLANTA**

Debido a que la mayor parte de las investigaciones sobre taninos ha sido dirigida a estudiar su efecto sobre aspectos nutricionales, es comparativamente poca la información que existe con relación a aquellos factores responsables de hacer variar su contenido y actividad biológica en la planta, siendo aún más escasa para especies tropicales. A continuación se discuten los factores inherentes a la planta y los relativos a los recursos del ecosistema.

### **1. Inherentes a la Planta**

El valor nutritivo de las plantas forrajeras varía con el estado fenológico, la edad y las distintas épocas del año, resultando difícil poner en evidencia el efecto aislado de cada uno de estos factores.

Perevolotsky (1994) trabajando en un bosque de Israel, contrastó para cinco especies de árboles forrajeros (*Phillyrea latifolia*, *Rhamnus lycioides*, *Quercus calliprinos*, *Cistus* sp. y *Pistacia lentiscus*) los contenidos de taninos en las épocas seca y lluviosa, no detectando diferencias significativas para ninguno de los casos.

Tampoco Lohan *et al.* (1980), trabajando en la India con 28 especies de árboles forrajeros que fueron muestreados bimensualmente a lo largo de un año, lograron detectar variaciones estacionales en el contenido de taninos.

De manera similar, Romero *et al.* (2000) evaluaron en el trópico seco de México para la especie *Gliricidia sepium* el efecto que producían diferentes épocas

del año (lluvia, transición y sequía) sobre el contenido de fenoles totales y de taninos condensados, y no encontraron tendencias consistentes.

Con relación a la edad de la planta, Degen *et al.* (1997) al evaluar en un área desértica de Israel el contenido de taninos para las leguminosas *Acacia saligna* y *A. salicina* en los rebrotes de individuos jóvenes y adultos, encontraron un mayor nivel de defensa química en la etapa juvenil (17.6 vs 9.3 %). También Perevolotsky (1994) trabajando en Israel, contrastó el contenido de taninos para las leguminosas *Acacia saligna* y *A. salicina* de cinco especies de árboles forrajeros en fase juvenil y adulta, pero en este caso, los resultados no mostraron diferencias para ninguna de las especies bajo estudio.

Adicionalmente, los contenidos de taninos no resultan iguales en las distintas estructuras de la planta, siendo generalmente superiores en aquellas que son más apetecidas por el rumiante, tales como hojas y rebrotes o en las responsables del proceso reproductivo. Así, Barahona *et al.* (1997) determinaron para dos leguminosas adaptadas a los suelos ácidos de Colombia, *Desmodium ovalifolium* y *Flemingia macrophylla*, mayores contenidos de taninos condensados totales en sus hojas (19.4 vs 34.9 %, respectivamente) que en sus tallos (8.2 vs 20.7 %, respectivamente).

Finalmente, también existen variaciones en los contenidos de taninos entre variedades de una misma especie. Tal es el hallazgo de un ensayo realizado por Espinoza *et al.* (2003) en Cojedes, Venezuela, con cinco accesiones de *Leucaena leucocephala* (CIAT 7984, 9438, 9443, 17467 y 17492), en el que los contenidos de taninos condensados oscilaron entre 3.2 y 6.4 %.

En el Cuadro 2, se recopilan los resultados de algunos trabajos realizados en especies forrajeras tropicales, en los que fueron evaluados los contenidos de fenoles totales, de taninos condensados y la actividad biológica de los taninos utilizando diferentes métodos.

En líneas generales, los resultados parecen indicar que la mayor actividad biológica de los taninos es debida a un mayor contenido de compuestos fenólicos, sin embargo, en los trabajos adelantados por la Cátedra de Nutrición

**Cuadro 2. Fenoles totales, taninos condensados y actividad biológica de los taninos en algunas especies de forrajes tropicales**

Lugar	Especie	Fenoles totales %	Taninos condensados %	Actividad biológica
Venezuela <sup>a,1</sup> (Trujillo)	<i>Cassia fistula</i>	3.10	4.79	3.37
	<i>Cassia grandis</i>	5.61	4.70	3.64
	<i>Pithecellobium dulce</i>	2.96	4.54	1.63
	<i>Pithecellobium saman</i>	2.53	2.03	0.82
	<i>Albizia caribaea</i>	2.41	2.33	0.68
	<i>Albizia lebbbeck</i>	2.25	0.30	0.35
Venezuela <sup>b,1</sup> (Trujillo)	<i>Azadirachta indica</i>	4.21	1.64	0.80
	<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	1.81	nd*	nd
	<i>Ficus carica</i>	3.51	1.77	0.79
	<i>Moringa oleifera</i>	3.52	1.56	0.90
	<i>Morus alba</i>	1.50	nd	nd
	<i>Trichantera gigantea</i>	1.48	nd	nd
Colombia <sup>c,2</sup>	<i>Desmodium ovalifolium</i>	0.0	9.40	0.60
	<i>Flemingia macrophylla</i>	0.0	9.00	0.20
India <sup>d,3</sup>	<i>Bauhinia variegata</i>	8.33	10.50	102.75
	<i>Dendrocalamus hamiltonii</i>	1.10	0.30	0.0
	<i>Leucaena leucocephala</i>	6.40	0.20	43.97
	<i>Morus alba</i>	1.80	0.40	0.0
	<i>Papulus ciliata</i>	5.80	1.90	22.15
	<i>Quercus incana</i>	5.90	2.60	70.03
	<i>Robinia pseudoacacia</i>	6.60	6.50	146.59
	<i>Salix tetrasperma</i>	5.00	2.70	55.88
Venezuela <sup>e,4</sup> (Yaracuy)	<i>Leucaena leucocephala</i>			
	Sequía	5.94	1.75	0.18
	Lluvia	5.93	1.31	0.0
	Plántula	6.42	2.39	1.00
	Árbol maduro	8.88	2.66	0.0
	Hoja nueva	12.16	2.61	0.85
	Flores	9.51	3.09	0.83
	Vainas	11.79	4.03	0.69
Hojas maduras	5.94	1.75	0.18	

<sup>a</sup>Gracia *et al.* (2006a). <sup>b</sup>Gracia *et al.* (2006b). <sup>c</sup>Barahona *et al.* (1997). <sup>d</sup>Makkar *et al.* (1989). <sup>e</sup>Cátedra de Nutrición Animal (FCV-UCV). Actividad biológica: <sup>1</sup>TPP: taninos que precipitan proteína (%), como equivalente de leucocianidina. <sup>2</sup>g proteína precipitada/g taninos condensados extractable. <sup>3</sup>CPP: capacidad para precipitar proteína (mg de albúmina de suero bovino precipitada/g forraje). <sup>4</sup>CPP: capacidad para precipitar proteína (método de difusión radial, cm).

\*nd: No detectado.

Animal (UCV-FCV), con la especie *Leucaena leucocephala*, puede apreciarse al contrastar el follaje de la plántula y del árbol maduro, que contenidos muy similares de compuestos fenólicos y de taninos condensados están asociados a actividades biológicas muy diferentes, siendo ésta superior en la plántula, lo que refleja una mayor defensa para la fase juvenil.

Este hallazgo reafirma la aseveración de Makkar (2003), para quien las determinaciones de taninos que se basan en su propiedad operacional de formar complejos con las proteínas proveen de información más certera sobre su efecto disuasivo en el herbívoro que las determinaciones químicas.

De manera similar, la mayor defensa para esta especie, parece encontrarse en las hojas nuevas y flores, la menor en las hojas maduras, mientras que las vainas se ubican en una posición intermedia.

## **2. Relativos a los Recursos del Ecosistema**

Coley *et al.* (1985) elaboraron una hipótesis en términos evolutivos según la cual, la disponibilidad de recursos en el ecosistema (nutrimentos, agua, luz) determina el tipo y la cantidad de defensas que una planta desarrolla.

Así, bajo condiciones de déficit de recursos se ven favorecidas aquellas especies con bajas tasas de crecimiento, pues ésto les brinda una mayor habilidad para soportar condiciones adversas de carácter crónico, pero limita su capacidad de reponer el follaje consumido, por lo que éste es defendido de los herbívoros sintetizando compuestos químicos en concentraciones significativas. Dado que el déficit de nutrimentos deprime más al crecimiento que a la fotosíntesis (captación de CO<sub>2</sub>), estos compuestos químicos presentan carbono en su estructura, tal es el caso de la lignina, los taninos y los triterpenos. Como estrategia que favorece la economía de nutrimentos, las hojas son de larga duración y sus defensas químicas son metabólicamente "estáticas"

En contraposición, los ambientes ricos en recursos favorecen a aquellas especies con altas tasas de crecimiento y en consecuencia, luego de una defoliación importante, la planta es capaz de reponer el material consumido. Ésto

disminuye sustancialmente la necesidad de sintetizar defensas químicas, por lo que éstas aparecen en baja concentración, estando presente en su estructura el nitrógeno, tal es el caso de los alcaloides, glicósidos fenólicos y cianogénicos, monoterpenos y diterpenos. En este caso, las hojas son de menor duración y la defensa química es de carácter "dinámico" por lo que puede ser movilizadada y recuperada de la hoja antes de que esta muera. En el Cuadro 3, se resumen las características de las especies con altas y bajas tasas de crecimiento.

## VI. RESPUESTAS DEL RUMIANTE ANTE LAS DEFENSAS QUÍMICAS DE LA PLANTA

Según Molyneux y Ralphs (1992), a lo largo de la evolución, las plantas han estado más sometidas al ataque por parte de los insectos que de los mamíferos, en consecuencia, sus defensas químicas constituirían "insecticidas" que eventualmente terminarían por afectar adversamente a un herbívoro mamífero. Se

**Cuadro 3. Características de las especies vegetales con altas y bajas tasa de crecimiento**

Característica	Alta tasa de crecimiento	Baja tasa de crecimiento
Aspectos de crecimiento:		
Disponibilidad de recursos	alta	baja
Máxima tasa fotosintética	alta	baja
Contenido de proteína foliar	alta	baja
Respuesta a "pulsos" de recursos	flexible	inflexible
Duración de la hoja	corta	larga
Aspectos defensivos:		
Susceptibilidad a la herbivoría	alta	baja
Cantidad de defensa química	baja	alta
Tipo de defensa química	alcaloides	taninos
Recambio de defensa química	alta	baja

Fuente: Adaptado de Coley *et al.* (1985).

trate o no de un hecho coincidental, ciertamente, la exposición de los rumiantes a los compuestos fitotóxicos les ha hecho desarrollar adaptaciones de tipo conductual y fisiológico para poder enfrentar el problema con cierto grado de éxito (Provenza *et al.*, 1992).

### **1. Estrategias Adaptativas Conductuales**

Los rumiantes a pastoreo disponen de una variedad de especies forrajeras cuyas concentraciones de nutrimentos y toxinas se modifican en el tiempo y el espacio, y a pesar de ello logran seleccionar una dieta de elevado valor nutritivo y bajo contenido de toxinas (Villalba y Provenza, 2000).

Tradicionalmente, esta capacidad de selección fue atribuida a una habilidad innata del animal para detectar a través del gusto y el olfato, nutrimentos y toxinas muy específicos e identificar aquellos forrajes que resulten aceptables, es decir “palatables” (Provenza *et al.* 1998). Sin embargo, Provenza *et al.* (1998) proponen un concepto más amplio para el término “palatabilidad” al considerarla como el resultado de la integración de información relativa a un alimento específico que llega al animal por la vía de los receptores sensoriales (olor, sabor, textura) y viscerales (receptores químicos, osmóticos y mecánicos), dando cuenta estos últimos del efecto postingestivo que produjo dicho alimento sobre el animal, sea éste favorable o no.

Este mecanismo permite identificar alimentos adecuados en nutrimentos, lo que favorece su preferencia, así como también a aquellos con déficits de nutrimentos y/o con un exceso de toxinas, lo que la disminuye, pudiendo hasta alcanzar el grado de aversión. La aversión hacia un determinado alimento se desarrolla en el animal, al éste relacionar su sabor con un estado de malestar que suele presentarse luego de 1 a 4 horas de haberse efectuado el consumo y se asocia a una respuesta intensa como la emesis (Molyneux y Ralphs, 1992).

Bajo condiciones de pastoreo, los rumiantes realizan en las diferentes especies que conforman la vegetación consumos a pequeña escala y de manera

continúa, es decir, “muestran” con el fin de detectar cambios en el valor nutritivo y en el contenido de defensas químicas y poder anticipar las consecuencias de una determinada selección (Provenza *et al.*, 2000). Es esta capacidad de “muestrear” la que le permite al animal detectar el momento cuando disminuye la concentración de toxinas en una planta por la que adquirió aversión en el pasado, haciendo posible que la misma sea nuevamente consumida (Provenza *et al.*, 2000).

Sin lugar a dudas, en muchas ocasiones el rumiante se verá enfrentado a un alimento de alto valor nutritivo pero con una elevada concentración de compuestos tóxicos, en cuyo caso no se rehusará a ingerirlo, sino que más bien regulará su consumo en función de sus requerimientos nutricionales y estado toxicológico. Tal es la información que se desprende de un ensayo realizado por Titus *et al.* (2000) con un grupo de corderos que consumían dietas con diferentes niveles de energía, en el que las preferencias fueron las esperadas, es decir: alto>medio>bajo. Sin embargo, al incorporar concentraciones crecientes de taninos purificados de quebracho (5 a 20 %) en las dietas de alto y mediano contenido de energía, su preferencia fue disminuyendo progresivamente, al tiempo que incrementaba la correspondiente a la dieta de baja energía que sólo contenía 10 % de taninos condensados.

Pfister *et al.* (1997) realizaron una serie de ensayos con la especie *Delphinium barbeyi*, un arbusto rico en alcaloides y a menudo consumido por los bovinos en el oeste de Estados Unidos de América, pudiendo identificar al menos tres umbrales involucrados en su toxicosis. El primero (14 a 21 mg alcaloides/kg peso vivo, PV) produce un cuadro de toxicidad subclínica y reduce el consumo de la planta en cuestión, por un lapso de tres días pero no modifica el consumo de otras especies. El segundo umbral (alrededor de 22 mg alcaloides/kg PV) provoca una toxicidad clínica pero de corta duración y reduce el consumo de todas las demás especies forrajeras durante varios días. Finalmente, el tercer umbral (>40 mg alcaloides/kg PV), provoca una toxicidad severa que puede desembocar en la muerte del animal. Los autores afirman que la mayor parte de las vacas que



ingieren esta planta lo hacen en cantidades tales que les permite ubicarse por debajo del segundo umbral, estrategia que les brinda el tiempo necesario para llevar a cabo procesos de desintoxicación y hacer así un uso seguro de la planta.

Finalmente, cabe mencionar que las conductas que permiten al rumiante minimizar la ingestión de defensas químicas son en parte innatas y en parte aprendidas a través de la experiencia individual y de otros miembros del rebaño (Provenza *et al.*, 1998).

## **2. Estrategias Adaptativas Fisiológicas**

Este tipo de adaptaciones ha sido clasificado por Provenza *et al.* (1992) en tres categorías: (1) Capacidad para enlazar compuestos tóxicos, (2) capacidad para metabolizar compuestos tóxicos y (3) capacidad para tolerar compuestos tóxicos

### **a. Capacidad para enlazar compuestos tóxicos**

Muchos mamíferos segregan un grupo de proteínas en las parótidas y las glándulas salivales mandibulares, que se caracterizan por presentar elevados niveles de prolina (proteínas ricas en prolina o PRP), lo que les confiere una notable capacidad para enlazar e inactivar a los taninos. Durante la masticación, los taninos son liberados de las vacuolas formando el complejo tanino/PRP el cual es a menudo soluble y pasa inalterable a través de los diferentes pH que encuentra en el tracto digestivo, para ser finalmente excretado en las heces (McArthur *et al.*, 1995).

Este tipo de proteína es más abundante en animales que consumen dietas con altos niveles de taninos como los venados, en contraposición, animales como el bovino y el ovino consumen dietas prácticamente libres de taninos y en consecuencia, es baja su tolerancia a los compuestos fenólicos (McArthur *et al.* 1995).

### **b. Capacidad para metabolizar compuestos tóxicos**

Esta capacidad es desempeñada por los microorganismos ruminales así como también por algunos órganos específicos del rumiante, tales como tracto gastrointestinal, hígado y riñón (Reed, 1995).

Con relación a los microorganismos ruminales, es sabido que pueden inhibir la acción química de compuestos tan variados como nitratos, nitritos, oxalatos, ácido prúsico, glicósidos cianogénicos, sulfatos, alcaloides y hasta micotoxinas (Smith, 1992). Para el caso específico de los taninos, Brooker *et al.* (1994) en Australia, lograron aislar del contenido ruminal de cabras silvestres que se alimentaban de una leguminosa rica en taninos (*Acacia aneura*) una bacteria capaz de degradar estos compuestos. Por su parte, Bhat *et al.* (1996) en la India, aislaron de las heces de bovinos que consumían hojas de *Quercus incana*, un hongo (*Aspergillus niger*) que también presentó la capacidad de degradar taninos.

Según Van Soest (1982), desde un punto de vista evolutivo, para los rumiantes esta función desintoxicadora de sus microorganismos simbiotes es equiparable en importancia a su capacidad para degradar celulosa, constituyendo ambas, hechos claves en el éxito obtenido en su expansión alrededor del mundo.

En cuanto al rumiante, la ocurrencia de cuadros de toxicidad por taninos esta específicamente asociada al grupo de los taninos hidrolizables, por generar compuestos de bajo PM, tales como el pirogalol que es fácilmente absorbido y puede producir necrosis de hígado y riñón. El tracto gastrointestinal constituye el primer órgano en el que los compuestos tóxicos de la dieta experimentan reacciones, pudiendo ser en algunos casos más importante su función que la de hígado o riñón (Smith, 1992). El proceso de desintoxicación comprende dos etapas, en la primera predominan las reacciones de oxidoreducción y los productos resultantes son transferidos a una segunda etapa en la que son conjugados con sustancias endógenas, también conocidas como cosubstratos de desintoxicación (ácido glucorónico, acetato, glicina, taurina,

sulfato), generando así nuevos compuestos que resultan menos tóxicos y se excretan rápidamente (Smith, 1992).

### **c. Capacidad para tolerar compuestos tóxicos**

La tolerancia constituye la última línea de defensa contra la intoxicación y es definida como la disminución del efecto que genera una misma dosis de toxina en ingestiones subsecuentes, o como la necesidad de incrementar la dosis para mantener el mismo nivel de efecto (Launchbaugh, 1998).

Distel y Provenza (1991) determinaron en un grupo de cabras que consumían por primera vez un arbusto rico en taninos condensados (*Coleogyne ramosissima*), que la cantidad máxima de estos compuestos que podía ser eliminada del cuerpo alcanzaba los 1 745 mg/kg PV, pero esta cifra ascendía a 2 560 mg/kg PV en aquellos animales que habían consumido la planta previamente.

Aunque no son completamente comprendidos los mecanismos que hacen a un rumiante tolerante a un determinado compuesto tóxico, es evidente que tal capacidad influye en su selección de dieta.

Se tiene entonces, que diferencias en el grado en que operan las distintas estrategias adaptativas, tanto conductuales como fisiológicas, pueden ayudar a explicar las variaciones individuales que se presentan en la susceptibilidad de los animales a la intoxicación.

## **VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES**

Los rumiantes a pastoreo generalmente logran seleccionar una dieta de elevado valor nutritivo y bajo contenido de toxinas.

A fin de favorecer esta capacidad de selección y aprovechar los beneficios de los taninos en el rumiante, se requiere conocer en detalle para las diversas especies de árboles forrajeros y de leguminosas forrajeras de la región tropical, información relativa a estos compuestos. Así por ejemplo, debido a que generalmente se evalúan los contenidos de taninos condensados de manera

puntual y no a lo largo del tiempo, se desconoce cómo éstos son modificados por factores inherentes a la planta (especie, fenología, edad) y al ambiente (clima, suelo). También se requiere evaluar la actividad biológica de los taninos, dado que puede ayudar a explicar con mayor precisión la selección o el rechazo que realiza el rumiante. Adicionalmente, son pocos los reportes de taninos hidrolizables, a pesar de ser potencialmente más tóxicos que los condensados.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baldizán A., C. Domínguez, D. E. García, E. Chacón y L. Aguilar. 2006. Metabolitos secundarios y patrón de selección de dietas en el bosque deciduo tropical de los llanos centrales venezolanos. *Zootecnia Tropical* 24: 213-232.
- Barahona, R., C. E. Lascano, R. Cochran, J. Morill y E. C. Titgemeyer. 1997. Intake, digestión, and nitrogen utilization by sheep fed tropical legumes with contrasting tannin concentration and astringency. *Journal of Animal Science* 75: 1633-1640.
- Barman, K. y S. N. Rai. 2000. Role of tannins in plant-animal relationship-a review. *Indian Journal of Dairy Science* 53: 390-410.
- Bhat, T. K., H. P. S. Makkar y B. Singh. 1996. Isolation of a tannin-protein complex-degrading fungus from faeces of hill cattle. *Letters in Applied Microbiology* 22: 257-258.
- Briske, D. D. 1998. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. En: *The ecology and management of grazing systems*. J. Hodgson y A. W. Illius (Eds.). CAB International, Wallingford. U. K. pp. 37-67.
- Brooker, J. D., L. A. O'Donovan, I. Skene, K. Clarke, L. Blackall y P. Muslera. 1994. *Streptococcus caprinus* sp. nov., a tannin-resistant ruminal bacterium from feral goats. *Letters in Applied Microbiology* 18: 313-318.
- Clausen, T. P., F. D. Provenza, E. A. Burritt, P. B. Reichardt y J. P. Bryant. 1990. Ecological implications of condensed tannin structure: a case study. *Journal of Chemical Ecology* 16: 2381-2392.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Degen, A. A., A. Blanke, K. Becker, M. Kam, R. W. Benjamin y H. P. S. Makkar. 1997. The nutritive value of *Acacia saligna* y *Acacia salicina* for goats and sheep. *Animal Science* 64: 253-259.

- Distel, R. A. y F. D. Provenza. 1991. Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *Journal of Chemical Ecology* 17: 431-450.
- Espinoza, F., Y. Díaz, F. Requena, C. Araque, E. Perdomo y L. León. 2003. Selectividad, composición química y resistencia al insecto psílido en accesiones de *Leucaena leucocephala*. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 11: 149-156.
- Fortes, D., R. S. Herrera y S. González. 2004. Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 38: 111-119.
- Frutos, P., G. Hervás, F. J. Giráldez y A. R. Mantecón. 2004. Review. Tannins and ruminant nutrition. *Spanish Journal of Agricultural Research* 2: 191-202.
- García, D. E., M. G. Medina, C. Domínguez, A. Baldizán, J. Humbría y L. Cova. 2006b. Evaluación química de especies no leguminosas con potencial forrajero en el estado Trujillo, Venezuela. *Zootecnia Tropical* 24:401-415.
- García, D. E., M. G. Medina, J. Humbría, C. Domínguez, A. Baldizán, L. Cova y M. Soca. 2006a. Composición proximal, niveles de metabolitos secundarios y valor nutritivo del follaje de algunos árboles forrajeros tropicales. *Archivos de Zootecnia* 55:373-384.
- Hagerman, A. E., C. T. Robbins, Y. Weerasuriya, T. C. Wilson y C. McArthur 1992. Tannin chemistry in relation to digestion. *Journal of Range Management* 45: 57-62.
- Launchbaugh, K. L. 1998. Biochemical aspects of grazing behaviour. En: *The ecology and management of grazing systems*. J. Hodgson y A. W. Illius (Eds.). CAB International, Wallingford. U.K. pp. 159-184.
- Lizarraga-Sánchez, H. L., F. J. Solorio-Sánchez y C. A. Sandoval-Castro. 2001. Voluntary intake of grass and a forage tree when offered simultaneously. En: *Proceedings of the British Society of Animal Science 2001*. pp.107.
- Lohan, O. P., D. Lall, R. N. Pal y S. S. Negi. 1980. Note on tannins in tree fodders. *Indian Journal of Animal Science* 50: 881-883.
- Makkar, H. P. S. 2003. Quantification of tannins in tree and shrub foliage. A laboratory manual. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Makkar, H. P. S., B. Singh y S. S. Negi. 1989. Relationship of rumen degradability with microbial colonization, cell wall constituents and tannin levels in some tree leaves. *Animal Production* 49: 299-303.
- Martínez, S. J. 1999. Curso sobre factores antinutricionales. Instituto para el Desarrollo Sostenible de Sistemas Agroambientales. Universidad Rómulo Gallegos, edo. Guárico, Venezuela.
- McArthur, C., G. D. Sanson y A. M. Beal. 1995. Salivary proline-rich proteins in mammals: roles in oral homeostasis and counteracting dietary tannin. *Journal of Chemical Ecology* 21: 663-691.
- McSweeney, C. S., P. M. Kennedy y A. John. 1988. Effect of ingestion of hydrolysable tannins in *Terminalia oblongata* on digestion in sheep fed *Stylosanthes hamata*. *Australian Journal of Agricultural Research* 39: 235-244.
- McSweeney, C. S., B. Palmer, R. Bunch y D. O. Krause. 1999. In vitro quality assessment of tannin-containing tropical shrub legumes: protein and fiber digestion. *Animal Feed Science and Technology* 87: 227-241.
- Molyneux, R. J. y M. H. Ralphs. 1992. Plant toxins and palatability to herbivores. *Journal of Range Management* 45: 13-18.
- Norton, B. W., B. Lowry y C. McSweeney. 1995. The nutritive value of *Leucaena* species. En: *Leucaena-opportunities and limitations*. H. M. Shelton, C. M. Piggin y J. L. Brewbaker (Eds.). ACIAR Proceedings N 57. pp. 103-111.
- Perevolotsky, A. 1994. Tannins in Mediterranean woodland species: lack of response to browsing and thinning. *Oikos* 71: 333-340.
- Pfister, J. A., F. D. Provenza, G. D. Manners, D. R. Gardner, D. R. y M. H. Ralphs. 1997. Tall larkspur ingestion: can cattle regulate intake below toxic levels? *Journal of Chemical Ecology* 23: 759-777.
- Posada, S. L., G. Montoya y A. Ceballos. 2005a. Caracterización de los taninos en la nutrición de rumiantes. En: *Bioquímica, nutrición y alimentación de la vaca*. M. Pabón y J. Ossa (Eds.). Biogénesis, Medellín, Colombia. pp. 161-180.

- Posada, S. L., G. Montoya y A. Ceballos. 2005b. Efecto de los taninos sobre la digestión, el metabolismo y la producción en rumiantes. En: Bioquímica, nutrición y alimentación de la vaca. M. Pabón y J. Ossa (Eds.). Biogénesis, Medellín, Colombia. pp. 181-206.
- Provenza, F. D., E. A. Burritt, T. P. Clausen, J. P. Bryant, P. B. Reichardt y R. A. Distel. 1990. Conditioned flavor aversión: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *The American Naturalist* 136: 810-828.
- Provenza, F. D., B. A. Kimball y J. J. Villalba. 2000. Roles of odor, taste, and toxicity in the food preferences of lambs: implications for mimicry in plants. *Oikos* 88: 424-432.
- Provenza, F. D., J. A. Pfister y C. D. Cheney. 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *Journal of Range Management* 45: 36-45.
- Provenza, F. D., J. J. Villalba, C. D. Cheney y S. J. Werner. 1998. Self-organization of foraging behaviour: From simplicity to complexity without goals. *Nutrition Research Reviews* 11: 199-222.
- Reed, J. D. 1995. Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. *Journal of Animal Science* 73: 1516-1528.
- Romero, C. E., J. M. Palma y J. López. 2000. Influencia del pastoreo en la concentración de fenoles totales y taninos condensados en *Gliricidia sepium* en el trópico seco. *Livestock Research for Rural Development* 12: 4-18.
- Scalbert, A. 1991. Antimicrobial properties of tannins. *Phytochemistry* 30: 3875-3883.
- Silanikove, N., N. Gilboa y Z. Nitsan. 1997. Interactions among tannins, supplementation and polyethylene glycol in goats given oak leaves: effects on digestion and food intake. *Animal Science* 64: 479-483.
- Smith, G. S. 1992. Toxification and detoxification of plant compounds by ruminants: an overview. *Journal of Range Management* 45: 25-30.



- Titus, C. H., F. D. Provenza, A. Perevolotsky y N. Silanikove. 2000. Preferences for foods varying in macronutrients and tannins by lambs supplemented with polyethylene glycol. *Journal of Animal Science* 78: 1443-1449.
- Valerio, S. 1994. Contenido de taninos y digestibilidad *in vitro* de algunos forrajes tropicales. *Agroforesteria en las Américas* 1: 10-13.
- Van Soest, P. J. 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc. Corvallis.
- Villalba, J. J. y F. D. Provenza. 2000. Roles of novelty, generalization, and postingestive feedback in the recognition of foods by lambs. *American Society of Animal Science* 78: 3060-3069.