

# O básico sobre a produção, transporte e utilização de ácidos graxos voláteis (AGVS)

Júlio Maria Ribeiro Pupa<sup>1\*</sup>

Luciana Navajas Rennó<sup>2</sup>

<sup>1</sup> All Nutri LTDA - Viçosa-MG. \*E-mail: ulio.pupa@allnutri.com.br.

<sup>2</sup> Professora do Departamento de Zootecnia, Universidade Federal de Viçosa, UFV/ VIÇOSA, MG.

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

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

Os ácidos graxos voláteis - AGVs contêm entre um a sete átomos de carbono, como compostos de cadeia ramificada ou não, os quais incluem os ácidos fórmico, acético, propiônico, butírico, isobutírico, valérico, isovalérico, 2-metilbutírico, hexanóico e heptanóico. Todos são produzidos junto com pequenas quantidades de outros compostos orgânicos, tais como metano, dióxido de carbono, lactato e álcool; em várias partes do trato gastrointestinal de humanos e dos animais por meio



## Nutri·Time

Revista Eletrônica

Vol. 20, Nº 02, mar/abr de 2023

ISSN: 1983-9006

[www.nutritime.com.br](http://www.nutritime.com.br)

A Nutritime Revista Eletrônica é uma publicação bimestral da Nutritime Ltda. Com o objetivo de divulgar revisões de literatura, artigos técnicos e científicos bem como resultados de pesquisa nas áreas de Ciência Animal, através do endereço eletrônico: <http://www.nutritime.com.br>. Todo o conteúdo expresso neste artigo é de inteira responsabilidade dos seus autores.

de processos de fermentação microbiana (BERGMAN, 1990).

Em 1977, Prins citado por Van Houtert (1993), relatou que a principal fonte de energia para o metabolismo celular microbiano, consiste em ligações fosfatadas principalmente oriundas do ATP. Como a degradação completa do substrato em CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O é impedida em virtude das condições anaeróbicas do rúmen, a fermentação do substrato é o mecanismo pelo qual o ATP é produzido por meios de reações de óxido-redução.

Os ácidos acético, propiônico e butírico são as formas predominantes de AGVs e são produzidos principalmente a partir da fermentação de materiais vegetais, tais como celulose, fibra, amido e açúcares (BERGAMAN, 1990).

A fermentação ruminal das hexoses resulta na produção dos ácidos graxos voláteis, nomeados de acetato, propionato e butirato e a liberação de gases como dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) e metano (CH<sub>4</sub>). O estudo de formação dos ácidos graxos voláteis teve grande evolução com o desenvolvimento da técnica de cromatografia para a separação dos ácidos (VAN SOEST, 1994).

Os AGVs constituem a maior fonte de energia para os ruminantes e foi estimado que fornecem em torno

de 70 a 80% dos requerimentos totais de energia para esses animais (Warner, 1964; Bergman et al., 1965; Annison e Armstrong, 1970, citados por VAN HOUTERT, 1993).

## 1 - PRODUÇÃO DE AGVs EM DIFERENTES ESPÉCIES

### 1.1 - SÍTIOS DE PRODUÇÃO DE AGVs NO TRATO GASTROINTESTINAL

As concentrações de AGVs em diferentes sítios no trato gastrointestinal segundo BERGMAN (1990), são uma função direta da população bacteriana e assim são proporcionais ao tempo ou extensão na qual a digesta é retida. Isto foi demonstrado pela primeira vez a mais de 76 anos atrás nos estudos clássicos de Elsdon et al. (1946).

Eles compararam a concentração de AGVs total em diferentes sítios no trato gastrointestinal de muitas espécies de mamíferos e, encontraram que os ruminantes tinham uma concentração de AGVs mais alta no rúmen, uma redução para menos de um quinto destes valores no intestino delgado e um “segundo” pico no ceco e no cólon; sendo que alguns AGVs estavam presentes no reto.

Estudos como estes mostraram que mesmo em ruminantes, ocorre considerável digestão adicional de fibras no intestino grosso.

Em herbívoros não ruminantes e suínos, as maiores concentrações de AGVs foram no ceco e, em segundo lugar, no cólon. Em cães, as concentrações de AGVs são mais altas no cólon (BERGMAN, 1990).

Outros estudos com animais mostraram que muitas paredes de células vegetais e vários outros constituintes da planta são fermentados a AGVs no trato gastrointestinal de todos os herbívoros, na maioria dos onívoros, e, dependendo da dieta em alguns carnívoros. Também são produzidos metano na maioria das espécies, e dióxido de carbono, hidrogênio, calor e células microbianas. E, independentemente do local onde ocorre a fermentação, os AGVs são prontamente absorvidos pelo animal.

### 1.2 - FERMENTAÇÃO MICROBIANA

O ecossistema microbiano do trato gastrointestinal contém centenas de espécies de bactérias anaeróbicas, protozoários e fungos e cada espécie ocupa um nicho em particular. Todas as espécies fermentam algum componente da digesta e juntas produzem os corpos microbianos e AGVs usados como alimento pelo hospedeiro. As dietas podem mudar as atividades metabólicas dos microrganismos por prover substratos novos ou diferentes, e assim a dieta influencia as quantidades e natureza dos produtos da fermentação (BERGMAN, 1990).

O rúmen é considerado um ecossistema microbiano diverso e único, anaeróbico, com temperaturas variando entre 39 – 42°C, e um pH que varia normalmente entre 6,0 e 7,0 (KOZLOSKI, 2009).

A ingestão de alimentos rapidamente fermentescíveis, por exemplo, aumenta a atividade microbiana, causando substancial flutuação nos produtos da fermentação (ácidos graxos voláteis e amônia) e no pH ruminal, fato que pode refletir no aproveitamento dos demais nutrientes da dieta (COSTA *et al.*, 2008). A quantidade em excesso de concentrado fornecido a animais de alta produção pode acarretar problemas metabólicos e tem sido relacionada com a possível diminuição nas proporções de butirato e acetato ruminal.

### 1.3 - SUBSTRATOS E VIAS PARA A PRODUÇÃO DE AGVs

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

As células vegetais mais velhas são recobertas por lignina, cutina, taninos e sílica, o que dificulta a adesão e conseqüente ação dos microrganismos ruminais a parede celular. Por isso, a degradação dessas células é feita preferencialmente de dentro para fora. Através dos fungos que são os únicos microrganismos capazes dessa ação, permitindo que outros microrganismos possam continuar a digestão

das proteínas e carboidratos vegetais.

Os zoósporos dos fungos se aderem à partícula vegetal e um rizoide simples atravessa a parede celular por lesões em sua superfície ou pelos estômatos. Depois disso, o rizoide se expande, formando vários e longos “braços”, que, por ação de enzimas e por forças mecânicas, quebram a parede celular vegetal, expondo os açúcares solúveis do interior da célula, possibilitando que outros microrganismos do rúmen possam se nutrir e finalizar a digestão das fibras (CERDÀ, 2003).

Os principais substratos para a fermentação, a despeito da localização da câmara de fermentação, são carboidratos complexos originários de células vegetais, e estes, para a maioria das vezes, consistem em celulose, hemicelulose, pectinas, amidos, dextrinas e carboidratos solúveis, mono e dissacarídeos (VAN HOUTERT, 1993; DIJKSTRA, 1994).

Em geral, a produção de AGVs representa quase 75% do teor de energia do carboidrato, os 25% remanescentes são usados pelos microrganismos para crescimento ou perdido como hidrogênio e metano. Embora existam muitas diferenças em detalhes, isto deve significar que existem similaridades gerais nas vias de fermentação no intestino grosso comparado com aquelas do rúmen.

As vias bioquímicas envolvendo a fermentação dos carboidratos dietéticos a AGVs, via piruvato, para os principais ácidos graxos voláteis e metano foram muito bem descritas por Leng e Czerkawski, 1973, citados por Van Houtert, (1993).

Bactérias celulolíticas produzem celulase extracelular e outras enzimas que degradam as frações celulose e hemicelulose a oligossacarídeos e finalmente a glicose, glicose-6-fosfato, frutose-6-fosfato e triosefosfato. Sendo que tanto os organismos celulolíticos quanto os não celulolíticos utilizam os produtos da ação da celulase e produzem diretamente AGVs (BERGAMN, 1990).

A atividade pectinesterase em extrato de microrganismos do rúmen catalisa a hidrólise de ligação ésteres, dando origem a etanol e ácido péctico (COELHO DA SILVA E LEÃO, 1979).

Pectinas e hemicelulose inicialmente são grandemente degradadas a xilose e outras pentoses. A principal via de utilização de pentoses parece envolver a síntese de hexose (via das pentoses fosfatadas) sendo frutose 6-fosfato e triosefosfato seus produtos.

Amidos dextrinas são degradadas por amilases a maltose e então por maltases com a formação de glucose 1-fosfato. Todas as hexoses e triosefosfatos, entretanto, raramente são detectáveis no rúmen ou fluido intestinal e, ao invés, sofrem rápida transformação a piruvato por meio da via glioclitica de Embden-Meyerhof. O piruvato, por sua vez é rapidamente convertido principalmente a acetato, propionato e butirato e, como resultado, mesmo o piruvato raramente ocorre em quantidades mensuráveis nos fluidos ruminal ou intestinal (BERGAMN, 1990).

Lactato pode ser produzido a partir de piruvato, mas usualmente não é um intermediário importante; a produção de ácido láctico é ajudada principalmente por um baixo pH, o qual favorece o crescimento de lactobacilos. No rúmen, a ingestão de quantidades anormalmente grandes de carboidratos rapidamente fermentáveis também resultara numa queda marcante do pH e assim produzira grandes concentrações de lactato e mesmo acidose sistêmica (BERGAMN, 1990).

Se o pH é continuamente diminuído, este estimula a lactato desidrogenase e ocorre uma mudança no metabolismo do *Streptococcus bovis*, que ao invés de produzir acetato e formato, passa a produzir ácido láctico, que então excede a capacidade tampão do rúmen, criando um nicho para desenvolvimento de lactobacilos, que vai produzir grandes quantidades de ácido láctico (NOCEK, 1997).

O acetato constitui a maior proporção da mistura de AGVs no rúmen, independentemente do tipo de dieta e é produzido basicamente através de dois sistemas que variam conforme o tipo de microrganismo, onde envolve a ferredoxina comoxidante ou a flavoproteína (COELHO DA SILVA e LEÃO, 1979).

A formação de propionato a partir do piruvato é feita por dois mecanismos. O primeiro deles envolve a formação de oxaloacetato-succinato e o segundo

envolve a formação de acrilato; estudos com isótopos marcados, sugerem que ambos funcionam. Todavia, sugere-se que a via oxaloacetato-succinato é a rota principal (BALDWIN et al., 1963).

A principal enzima envolvida na formação de propionato é a transcarboxilase-metilmalonil-CoA, a qual transfere o grupo carboxílico de metilmalonil-CoA para oxalacetato. Sendo que o valerato, AGV de cinco carbonos, é formado pela condensação de acetato e propionato (BERGMAN, 1990).

A síntese de butirato ocorre a partir de acetato ou a partir de compostos que dão origem ao acetil-CoA, tal como piruvato. Possivelmente existam duas rotas para a síntese de butirato em microrganismos anaeróbicos do rúmen. A mais importante parece ser aquela que envolve a formação do acetoacetil-CoA a partir de acetil-CoA, sendo o inverso da  $\beta$ -oxidação. A outra rota é a via do malonil, onde 2 moles de ATP são necessários para a formação de 1 mol de butirato a partir de 2 moles de acetato, enquanto no inverso da  $\beta$ -oxidação apenas 1 mol de ATP é necessário (COELHO da SILVA e LEÃO, 1979).

A inter conversão de acetato e butirato é possível em certas espécies de microrganismo. A formação de butirato a partir de acetato pode ter finalidade de oxidar fatores reduzidos para permitir continuidade no processo de fermentação na célula (COELHO da SILVA e LEÃO, 1979), e parece ser vantajosa para o metabolismo microbiano, já que há ganho líquido de 1 ATP (BERGMAN, 1990).

#### 1.4 - METANOGÊNESE

A produção de metano "CH<sub>4</sub>" entérico pelos ruminantes é dependente principalmente do tipo de dieta disponível aos animais e do nível de ingestão (ARCHIMÈDE et al., 2011), mas também pode ser influenciado pelo tamanho, idade e espécie do animal (ABDALLA et al., 2012).

A metanogênese é parte do processo digestivo normal dos ruminantes e ocorre principalmente no pré-estômago (rúmen). O metano (CH<sub>4</sub>) traduz-se em um coproduto da fermentação entérica dos ruminantes, pois a sua formação é utilizada como uma rota dissipadora do acúmulo de hidrogênio (H<sub>2</sub>).

Sendo que as espécies metanogênicas representam papel importante na fermentação ruminal. E os principais precursores da produção de metano são o CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub> e o formato. Entretanto, o metano não pode ser utilizado, mas favorece o ambiente ruminal, mantendo as concentrações baixas de H<sup>+</sup> no rúmen, e é perdido através da eructação e respiração, constituindo em perda de energia, estimada entre 6 a 17% da energia digestível (ED) disponível para o animal (VAN HOUTERT, 1993).

Durante a fermentação de hexoses a piruvato, NAD é reduzido para NADH. Este deve ser reoxidado para que continue o processo de fermentação. Dessa forma, bactérias metanogênicas consomem imediatamente o H<sub>2</sub> formado produzindo metano – CH<sub>4</sub> (MILLER, 1995).

Se a utilização do H<sub>2</sub> não ocorre, o NADH formado durante a glicólise será reoxidado com produção de etanol ou lactato. Dessa forma se não estiverem presentes bactérias metanogênicas no meio, o *Ruminococcus albus* (espécie celulolítica) irá produzir etanol, acetato, H<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub>, sendo que o H<sub>2</sub> vai inibir o mecanismo de ferredoxina oxidada a reduzida relacionada ao NAD. Se for incluído bactérias metanogênicas, teremos diminuição da formação de etanol, com concomitante formação de metano e acetato (MILLER, 1995).

Church (1988) cita que quando se compara equações de fermentação, resulta numa aparente relação inversa entre a produção de propionato e metano. Assim, a redução da produção de metano com objetivo de reduzir a energia perdida pelo animal foi acompanhada pela redução na relação de AGVs não gliconeogênicos e gliconeogênese, pela redução na produção líquida de células microbianas, dessa forma é explicado em parte porque não ocorre melhoras da produtividade a longo prazo (VAN HOUTERT, 1993).

A menor emissão relativa de metano em forrageiras mais jovens normalmente é explicada pelos maiores teores de proteína bruta, carboidratos solúveis e do ácido linoleico e menores teores de carboidratos fibrosos (FDN). Dessa forma, a fermentação de plantas mais jovens levaria a maior produção de pro-

pionato e, conseqüentemente, menor produção de CH<sub>4</sub>. A melhoria da qualidade das forragens também pode aumentar o consumo voluntário dos animais e reduzir o tempo de retenção no rúmen, reduzindo a produção de metano (ECKARD et al., 2010). Entretanto, este efeito nem sempre é observado, pois o aumento da maturidade pode não causar mudanças drásticas na composição da planta a ponto de alterar a produção de AGV's e, conseqüentemente, a produção de CH<sub>4</sub> (PINARES-PATIÑO et al., 2003).

## 2 - ÁCIDOS GRAXOS VOLÁTEIS NO RÚMEN

### 2.1 - CONCENTRAÇÃO DE AGVs

As concentrações de AGVs no rúmen são altamente variáveis, embora a quantidade total presente usualmente esteja entre 60 a 150 mM (COELHO da SILVA e LEÃO, 1979, BERGMAN, 1990), sendo que essa grande variação ocorre em virtude da produção de AGV no rúmen, dependendo tanto da composição da dieta quanto do tempo após alimentação. Podem ocorrer valores excepcionalmente altos se elevando a 200mM quando animais pastam em grama fresca ou quando se alimentam de dietas ricas em amidos. Concentrações máximas usualmente ocorrem 2 a 4 horas após a alimentação (BERGMAM, 1990).

Resultados típicos de concentrações individual e total de AGVs no rúmen afetadas pela dieta são mostradas na Tabela 1. O acetato predomina sob a maioria das condições, mas quantidades substanciais de propionato e butirato são sempre presentes. Ácidos valérico e superiores usualmente constituem < 5% do total, na Tabela 1 (BERGMAM, 1990).

Dietas com maior proporção de concentrados, como por exemplo ricas em amido, favorecem a produção de propionato, e conseqüentemente diminui a proporção de acetato. Sendo que um maior suprimento de acetato maximiza a produção de gordura no leite; entretanto um menor suprimento de propionato limita a síntese de glicose e produção total de leite (WATTIAUX, 1994), porém tem efeitos positivos no conteúdo de proteína do leite (DIJKSTRA, 1994).

Devido a fermentação de carboidratos, somente pequenas quantidades de glicose são absorvidas a partir do trato gastrointestinal de ruminantes. Assim a gliconeogênese é uma atividade metabólica importante e continua. E o propionato é o único AGV que faz uma contribuição líquida significativa para a síntese de glicose e é quantitativamente o precursor individual mais importante de glicose (BERGMAM, 1990; FRANCE e SIDDON, 1993; DIJKSTRA, 1994).

Desta forma, parece que quantidades ótimas de propionato precisam ser produzidas para a economia global do animal e, no tocante, sabemos que consideráveis pesquisas foram realizadas sobre os efeitos da dieta e outros fatores que podem alterar a comunidade microbiana e assim influenciar as proporções molares dos AGV individuais no rúmen.

Bergmam (1990) cita que o uso de ionóforos (monensina) alteraram a fermentação do rúmen não por mudar a produção de AGVs total, mas pela seleção de microrganismos que produzem mais propionato e contra microrganismos que produzem mais acetato, butirato e os precursores de metano.

**TABELA 1** – Exemplos de concentrações de AGVs no rúmen

			Proporção molar de AGVs, %		
Dieta	Espécie	AGV total (mM)	Acético	Propiônico	Butírico
Feno	Ovelha	106	69	20	11
Grão	Ovelha	76	53	34	13
Capim	Vaca	148	70	19	11
Grão	Vaca	122	46	42	12

Fonte: BERGMAM, 1990.

## 2.2 - TAXAS DE PRODUÇÃO E ABSORÇÃO DE AGVS

Taxas de produção e absorção de AGVs a partir do rúmen foram medidas ou preditas por uma variedade de técnicas. Bergmam (1990) citou o uso considerável de duas técnicas, que são: diluição de AGV marcado após infusão dentro do rúmen e análise de sangue arterial e portal junto com medicações de fluxo de sangue portal.

O procedimento de diluição de isótopos para cálculo das taxas de produção de AGV no rúmen depende de estimar a taxa de diluição de [14C] - ou [3H] – AGV continuamente infundidos (BERGMAM, 1990; DIJKSTRA, 1994).

As taxas de produção de AGVs no trato gastrointestinal de ruminantes também foram estimadas pela medição das quantidades de AGV diretamente absorvidos ou aparecendo no fluxo sanguíneo. Este tipo de experimento é feito multiplicando a taxa de fluxo de sangue arterial e portal.

Van Houtert (1993) cita que a difusão passiva é o maior mecanismo com que os AGVs são absorvidos do rúmen para o sangue.

A remoção-absorção dos AGV do rúmen-retículo ocorre por dois processos: absorção passiva, pela parede do órgão, e passagem com a fase fluída para o omaso (TAMMINGA E VAN VUUREN, 1988). Entretanto, se a taxa de produção excede a de remoção, existe acúmulo de AGV no rúmen, podendo desencadear distúrbios metabólicos, com efeitos negativos sobre o desempenho e a saúde dos animais (BARKER et al., 1995).

Segundo Bergmam (1990), deve ser ressaltado que as quantidades de AGVs aparecendo no sangue portal não são iguais as quantidades produzidas no rúmen. Isto se dá porque cada AGV é metabolizado em diferentes extensões pela mucosa durante o processo de absorção. Ademais, taxas de absorção para dentro do sangue portal incluem qualquer AGV produzido e absorvido no ceco e cólon.

A Tabela 2 mostra que todos os três principais AGVs

foram produzidos no rúmen de ovinos em taxas mais altas do que aquelas que aparecem no sangue portal. Ao grosso modo, 30, 50, e 90% do acetato, propionato e butirato, respectivamente não atingiram o sangue portal, pelo menos na forma de AGVs e assim devem ter sido metabolizados principalmente pelo epitélio do rúmen (BERGMAM, 1990).

**TABELA 2** – Comparação entre produção ruminal e absorção portal de AGVs e metabolismo do epitélio ruminal

		Ácidos graxos voláteis		
		Acético	Propiônico	Butírico
Ovinos alimentados com feno				
Produção	ruminal	3,30	0,90	0,60
		(mol/dia)		
Absorção	portal	2,30	0,44	0,05
		(mol/dia)		
Diferença (%)		30	50	90

Fonte: BERGMAM, 1990.

## 2.3 - TRANSPORTE E METABOLISMO EPITELIAL NO RÚMEN

Na Tabela 2 observamos que grandes quantidades de AGVs são metabolizados pelo epitélio do rúmen durante o processo de absorção e transporte para o fluxo sanguíneo.

Van Houtert (1993) cita que Dobson et al. (1956) demonstraram que os AGVs são absorvidos diretamente do rúmen para a corrente sanguínea, em virtude principalmente da elevada densidade de papilas e pregas nas quais existem muitas mitocôndrias, o que resulta em taxa metabólica relativamente elevada.

Esse mesmo autor após alguns estudos relata que a taxa de absorção de AGVs não dissociados foi maior com o aumento do comprimento da cadeia e que o inverso ocorreu para os ácidos dissociados.

O fluxo saindo do rúmen para o omaso foi quantificado e foi calculado que aproximadamente 88% dos AGVs do rúmen eram diretamente absorvidos do rúmen e somente 12% foram para omaso

Devido aos AGVs serem ácidos fracos com um  $pK$  de  $\leq 4,8$  e devido ao pH do conteúdo do rúmen raramente cair para menos de 5,8, a maioria de cada AGV está presente no estado dissociado ou ionizado. Ao mesmo tempo, a absorção de AGVs a partir do rúmen é aumentada pelo decréscimo no pH de seus componentes, indicando maior permeabilidade do epitélio à forma não dissociada ou ácida do AGV. Na verdade, o epitélio parece ser quase impermeável à difusão passiva de forma dissociada ou aniônica. Entretanto, a despeito do fato de que os AGVs estão presentes principalmente na sua forma dissociada no pH usual do rúmen, os AGVs são rapidamente absorvidos no rúmen. Quantidades quase equimolares de íons de hidrogênio assim, precisam estar disponíveis para protonar os AGVs.

Ambos os autores Bergmam (1990) e Van Houtert (1993) relataram que quantidades substanciais de anidrase carbônica foi encontrada nas células epiteliais do rúmen e isto poderia estar envolvido numa liberação subsequente de bicarbonato para dentro do rúmen. A maioria do  $CO_2$  parece ser produzido pelo metabolismo intracelular epitelial embora  $CO_2$  também possa ser absorvido pelo lado do lúmen do epitélio para prover o ácido carbônico para doação de hidrogênio e íons bicarbonato.

Para AGV individual, a taxa de absorção do rúmen aumenta com o aumento no comprimento da cadeia do ácido ou acetato < propionato < butirato e isto está em concordância com suas solubilidades relativas em lipídios. Em contraste, as quantidades transportadas ou aparecendo no efluente venoso estão em ordem inversa, butirato < propionato < acetato. Assim, a proporção metabolizada tem que aumentar marcadamente com comprimento da cadeia, e isto é particularmente verdade para butirato (BERGMAM, 1990).

Van Houtert (1993) cita que relativamente pouco acetato é metabolizado no epitélio ruminal, principalmente devido à baixa atividade da enzima acetil-CoA sintetase neste tecido. Alguns estudos estimaram que de 1 a 4% do acetato é diretamente convertido em corpos cetônicos e pequena proporção é oxidado a  $CO_2$ , mas a maior parte passa

através do epitélio ruminal intacto e é absorvido no sangue portal.

O metabolismo de propionato pelo epitélio do rúmen dá origem a lactato e  $CO_2$ , mas também provavelmente a alanina e outros aminoácidos. Cálculos em ovinos indicam que o metabolismo ruminal de propionato é de aproximadamente 50% do propionato total produzido no rúmen. Estudos em bovinos não dão tais estimativas de perda de propionato durante a absorção pelo rúmen. Em experimento com bezerras e vacas adultas somente 3-15% do propionato do rúmen foi convertido a lactato (BERGMAM, 1990). Entretanto, a formação de corpos cetônicos ou oxidação de  $CO_2$  explica que a maior parte do butirato é metabolizado pelo epitélio do rúmen.

O butirato é metabolizado no epitélio ruminal e omasal em corpos cetônicos, como acetoacetato e  $\beta$ -hidroxibutirato. A acetona que é formada pela descarboxilação não enzimática do acetato, contribui somente com pequena fração do fluxo total dos corpos cetônicos. O epitélio ruminal é considerado o órgão cetogênico mais ativo em ovelhas alimentadas não gestantes, o contrário ocorre em não ruminantes onde o fígado é o único órgão cetogênico importante. Van Houtert, (1993) ressalta que o metabolismo do butirato em corpos cetônicos é o mecanismo que fornece ao epitélio ruminal a maior parte do seu requerimento de energia.

Os corpos cetônicos não são muito utilizados pelo fígado em ruminantes e, em consequência fornecem aos tecidos extra-hepáticos fonte adicional de energia.

### 3 - ÁCIDOS GRAXOS VOLÁTEIS NO CECO E INTESTINO GROSSO

Em todas as espécies estudadas os AGVs são prontamente absorvidos para o sangue a partir do intestino grosso do mesmo modo que no caso do rúmen.

Sendo que no rúmen a produção de AGVs é primariamente o resultado de fermentação microbiana anaeróbica de carboidratos. De 8 a 26% do carboidrato total da dieta chega ao intestino grosso em suínos e ovinos e, até 70% foram

calculados para pôneis.

Também são produzidos gases a partir da fermentação no intestino grosso e ceco e, como no rúmen, consistem principalmente de CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> e H<sub>2</sub>. Sendo que a fermentação intestinal em ovinos estimada prove aproximadamente 13% do CH<sub>4</sub> produzido no trato gastrointestinal todo.

Na Tabela 3 resume as estimativas obtidas em várias espécies para a contribuição de AGVs para os requerimentos de energia de todo o corpo.

**TABELA 3** – Estimativas da contribuição de AGVs produzidos em diferentes segmentos do trato digestivo de algumas espécies para o requerimento de energia corporal.

Espécie	Órgão	% do requerimento de energia
Ovinos	Rúmen	70
	Ceco	5
	Intestino	8
Bovinos	Rúmen	63
	Ceco	5
	Intestino	9
Rato	Ceco	5
Coelho	Ceco	12
	Intestino	30
Pônei	Ceco	30
Suíno	Intestino Grosso	11
	Intestino	25
Humano	Intestino	6-10
	Grosso	

**Fonte:** Adaptado BERGMAM, (1990).

Foram obtidos valores de 5 a 30%, todos foram mais baixos do que os obtidos para o rúmen. Porém, estão de acordo com as diferenças em dieta e morfologia do trato digestivo.

Os valores mais altos que 30% foram obtidos de coelhos e pôneis, sendo esperado pois eles são inteiramente herbívoros e são fermentadores do ceco. Suínos e humanos, onívoros, são comparáveis em vista de suas similaridades na morfologia do trato digestivo.

Cada AGV é prontamente absorvido no ceco e intestino

grosso, e esta absorção assemelha-se àquela que ocorre no rúmen.

Os AGVs também são metabolizados durante o processo de absorção e transporte para a corrente sanguínea e quantitativamente, pelo menos, o metabolismo de AGVs individuais lembra o que ocorre no epitélio do rúmen.

Exceto para os coelhos, propionato e butirato são metabolizados numa maior extensão durante a absorção do que o acetato.

O fígado remove grande proporção do propionato e butirato remanescente e uma menor proporção do acetato, que, em todas as espécies, é o principal AGV disponível para uso pelos músculos e tecidos adiposo.

#### 4 - CONSIDERAÇÕES

A produção, o transporte e a utilização de AGVs ocorrem-nas diferentes espécies mamíferas e deve ser considerado seu benefício para estas, principalmente relacionado ao requerimento de energia. Deve-se salientar, em ruminantes, suas diferenças em relação lipogênese e à gliconeogênese, comparados aos não ruminantes como grandes fermentadores no intestino grosso.

#### REFERÊNCIAS

- ABDALLA, A.L.; LOUVANDINI, H.; SALLAM, S.M.A.H. et al. In vitro evaluation, in vivo quantification, and microbial diversity studies of nutritional strategies for reducing enteric methane production. **Tropical Animal Health and Production**, v.44, p.953-964, 2012.
- ARCHIMÈDE, H.; EUGÈNE, M.; MARIE MAGDELEINE, C. et al. Comparison of methane production between C3 and C4 grasses .;and legumes. **Animal Feed Science and Technology**, v.166- 167, p.59-64, 2011.
- BALDWIN, R.L.; WOOD, W.A.; EMERY, R.S. **J. Bacteriol.**85;1346, 1963.
- BARKER, I.K.; VAN DREUMEL, A.A.; PALME, N. The alimentary system. In: JUBB, K.V.F.; KENNEDY, P.C.; PALMER, N. **Pathology of domestic animals**. 4.ed. San Diego: Academic, 1995. 574p.



- BEAUCHEMIN, K. A. Effects of dietary neutral detergent fiber concentration and supplementary long hay on chewing activities and milk production of dairy cows. **Journal of Dairy Science**, v. 72, n. 9, p. 2288-2300, 1989.
- BERGMAM, E. N. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species. **Physiological Reviews**, v.70, n.2, p567-590, 1990.
- CERDÀ, A. R. Ruminal fermentation: degradation in calves in intensive bait: **University Autònoma de Barcelona**, 2003.
- COELHO da SILVA, J.F., LEÃO, M.I. Fundamentos de nutrição de ruminantes. Piracicaba: **Livroceres**, 1979. 380p.
- COSTA, S.F.; PEREIRA, M.N.; MELO; L.Q. *et al* Alterações morfológicas induzidas por butirato, propionato e lactato sobre a mucosa ruminal e epiderme de bezerros. II. Aspectos ultraestruturais. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec**, v.60, p.10-18, 2008.
- DEHORITY, B. A. Generation times of *Epidinium caudatum* and *Entodinium caudatum*, determined in vitro by transferring at various time intervals. **Cultures**, p. 1189-1196, 1998.
- DIJKSTRA, J. production and absorption of volatile fatty acids in the rumen. **Livestock Production Science**, v.39, p61-69, 1994
- FRANCE, J., SIDONS, R.C. Volatile fatty acid production. In: FORBES, J.M., FRANCE, J. (Ed.) Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolismo. Wallingford: UK. **CAB International**, 1993. P107-121.
- KOZLOSKI, G.V. **Bioquímica dos Ruminantes**. 2<sup>o</sup> edição. UFSM (ed.). Santa Maria, Rio Grande do Sul, p. 13-109, 2009.
- MILLER, T.L. Ecology of methane production and hydrogen sinks in the rumen. In: ENGELHARDT, W.V.; LEONHARD-MAREK, S.; BRAVES, G.; GIESECKE, D. (Ed.) Ruminant physiology: Digestion, metabolism, growth and reproduction. Stuttgart: **Ferdinant Enke Verlag**, p. 317-332. 1995.
- NOCEK, J.E. *In situ* and other methods to estimate ruminal protein and energy digestibility: a review. In: TEIXEIRA, J.C. (Ed.) **Digestibilidade em ruminantes** Lavras: FAEPE, 1997. p.197-240.
- PINARES-PATIÑO, C.S.; BAUMONT, R. and MARTIN, C. Methane emissions by Charolais cows grazing a monospecific pasture of Timothy at four stages of maturity, Canadian **Journal Animal Science**. v.89, p.409-413, 2003.
- RUSSELL, J. B.; O'CONNOR, J. D.; FOX, D. G.; SOEST, P. J. V.; SNIFFEN, C. J. A Net Carbohydrate and Protein System for Evaluating Cattle Diets : I. **Ruminal Fermentation**. **Journal of Animal Science**, p. 3551-3561, 1992.
- SUDWEEKS, E. M. .; ELY, L. O.; MERTENS, D. R.; SISK, L. R. Assessing Minimum Amounts and Form of Roughages in Ruminant Diets: Roughage Value Index System. *J. Anim. Sci.*, p. 1406-1411, 1981.
- TAMMINGA, S.; VAN VUUREN, M. Formation and utilization of end products of lignocelluloses degradation in ruminants. **Anim. Feed Sci. Tech.**, v.21, p.141-159, 1988.
- VAN HOUTERT, M.F.J. The production and metabolismo of volatile fatty acids ruminants fed roughages: **A review**. **Animal Feed Science and Tecnology**, v.43, p189-225, 1993.
- VAN SOEST, P.J. Nutritional Ecology of the Ruminant. 2nd ed. Cornell University Press, **Ithaca, NY**, p. 476, 1994.
- WATTIAUX, M.A., Energy and protein metabolismo. In: Nutrion and feeding. Madison: **Babcock Institute**. 1994. P33-43.
- WELCH, J. G.; SMITH, A. M. Forage Quality and Rumination Time in **Cattle**. **Science**, v. 6, n. 53, p. 797-800, 1970.