

## CAPÍTULO VIII

### SUPLEMENTACIÓN CON LÍPIDOS Y REPRODUCCIÓN EN VACAS DE CARNE

- I. INTRODUCCIÓN
- II. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS LÍPIDOS
- III. DIGESTIÓN, ABSORCIÓN Y METABOLISMO DE LOS LÍPIDOS
- IV. LA GRASA EN LA DIETA Y SUS EFECTOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO
- V. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA CONCENTRACIÓN DE LH Y LA DINÁMICA POBLACIONAL DE FOLÍCULOS Y CUERPOS LÚTEOS EN LOS OVARIOS
- VI. EFECTOS DE LAS GRASAS EN LA DIETA SOBRE LA OVULACIÓN
- VII. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA PRODUCCIÓN DE ESTEROIDES Y LA FUNCIÓN DEL CUERPO LÚTEO
- VIII. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA SÍNTESIS DE PROSTAGLANDINAS
- IX. CONCLUSIONES
- X. LITERATURA CITADA
- XI. LECTURAS RECOMENDADAS



## I. INTRODUCCIÓN

La nutrición es un factor importante que afecta el comportamiento reproductivo del ganado bovino. El consumo inadecuado de energía en la dieta y una pobre condición corporal del animal después del parto afectan la eficiencia reproductiva de las vacas debido a sus requerimientos nutricionales de mantenimiento, producción de leche y reinicio de la actividad reproductiva postparto. Desde que el éxito de las fincas ganaderas depende ampliamente del comportamiento reproductivo de sus vacas, ciertas estrategias nutricionales son necesarias para mejorar la fertilidad del rebaño. Algunos esfuerzos por resolver los problemas nutricionales de los bovinos se han orientado en reducir los costos de suplementación con el uso de grasas naturales o sus subproductos tales como la harina y el aceite de pescado, las sales de calcio de ácidos grasos de cadena larga (CaLCFA), la semilla de algodón, la harina y el aceite de soya y otros.

Los lípidos agregados a las dietas de ruminantes incrementan su contenido de energía, mejorando la disponibilidad de la misma y el consumo de calorías. La suplementación con grasas en los bovinos ha demostrado tener un efecto positivo sobre el crecimiento follicular y la función del cuerpo lúteo en los ovarios con una reducción de los intervalos postparto y mejora de las tasas de preñez. Esta revisión está enfocada hacia los efectos del consumo de grasas sobre la reproducción en vacas de carne.

## II. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS LÍPIDOS

Todo material biológico insoluble en agua y soluble en solventes orgánicos tales como el cloroformo y el éter es conocido como lípido, grasa o extracto etéreo. La combustión completa de un gramo de grasa produce alrededor de 9.45 kcal de energía neta comparado con 4.2 kcal de un carbohidrato típico, por lo tanto las grasas producen aproximadamente 2.25 veces más energía que los carbohidratos. Los lípidos son componentes importantes de los sistemas biológicos, los cuales incluyen las grasas verdaderas como los triglicéridos, los lípidos compuestos como los fosfolípidos, y los lípidos derivados como los ácidos grasos y el colesterol. Los ácidos grasos se almacenan en el tejido graso del animal en forma de triglicéridos. Los fosfolípidos forman parte de la membrana celular y son una fuente de ácidos grasos para la producción de ciertas sustancias estimuladoras e inhibitoras en el animal, tales como las prostaglandinas. Otro componente de la membrana celular es el colesterol, el cual es un precursor de la síntesis de hormonas esteroideas importantes en la reproducción.

Los ácidos grasos están compuestos de cadenas de átomos de carbono—2 a 24 o más C—con un grupo metilo al inicio y un grupo carboxilo al final de la cadena. Los ácidos grasos saturados son aquellos en los cuales cada átomo de carbono en la cadena—excepto el grupo carboxilo—tiene dos átomos de hidrógeno pegados. Por el contrario, los ácidos grasos insaturados tienen uno o más pares de átomos de carbono en la cadena unidos por doble enlaces habiendo sido removido un átomo de hidrógeno. Además, los ácidos grasos insaturados se clasifican den-

tro de diferentes familias de acuerdo a la posición del primer doble enlace en relación al grupo metilo terminal. Por ejemplo, el ácido linoléico posee 18 átomos de carbono y tres dobles enlaces—C18:3—con su primer doble enlace en la posición del tercer carbono a partir del grupo metilo terminal, siendo en consecuencia un miembro de la familia n-6. Por otra parte, el ácido linoleico pertenece a la familia n-6 con 18 carbonos, pero solo tiene dos dobles enlaces—C18:2. Adicionalmente, los ácidos grasos de una misma familia solo pueden ser convertidos por el metabolismo del animal a ácidos grasos de esa familia. La función de los ácidos grasos está determinada por su estructura, es decir, la longitud de la cadena, la cantidad de dobles enlaces, y el tipo de isómeros formados por cada doble enlace.

### III. DIGESTIÓN, ABSORCIÓN Y METABOLISMO DE LOS LÍPIDOS

Los lípidos importantes en la alimentación son las grasas y los aceites, los cuales se diferencian por su grado de solidificación. Las grasas son sólidas a temperatura ambiente, mientras que los aceites son líquidos a la misma temperatura. Las grasas se componen de ácidos grasos y una molécula de glicerol. Los aceites que se encuentran en las semillas de las plantas son generalmente triglicéridos. Los ácidos grasos esenciales—linoleico y linoléico—se encuentran en abundancia en la mayoría de las grasas y suplementos alimenticios. Por ejemplo, el maíz, el aceite de soya y las grasas animales son fuentes excelentes de ácido linoleico (C18:2, n-6) y ácido linoléico (C18:3, n-6).

La digestibilidad de las grasas es alta, excediendo un 80%. En rumiantes, los microbios del rumen son capaces de alterar los ácidos grasos de la dieta. Cuando los lípidos llegan al rumen, la flora ruminal rompe los enlaces ésteres de los triglicéridos, fosfolípidos y galactolípidos, liberando los ácidos grasos. Estos ácidos grasos insaturados libres son atacados por las bacterias anaeróbicas para la síntesis de ácidos grasos microbiales y fosfolípidos. Una gran proporción de los ácidos grasos insaturados son saturados—algunos de sus dobles enlaces son reducidos—y la orientación de los isómeros es cambiada en un proceso llamado biohidrogenación. Ese proceso disminuye en forma significativa la cantidad de ácidos grasos poli-insaturados (PUFAs) que llegan al intestino delgado. Si una cantidad anormal de grasa es ingerida, muchos de los ácidos grasos insaturados no serán saturados pudiendo resultar en una fermentación ruminal irregular. Adicionalmente, la fuente de grasa en la dieta afecta de forma significativa el grado de biohidrogenación -de 52 a 74%- de los ácidos grasos insaturados C18. Además, la biohidrogenación ocurre principalmente en los ácidos grasos más insaturados. La biohidrogenación ruminal conduce a la formación de isómeros geométricos de los ácidos grasos insaturados producidos por los mamíferos. Algunos de estos isómeros tienen propiedades anti-carcinógenas, como por ejemplo los isómeros del ácido linoleico simultáneamente llamados ácido linoleico conjugado. Las grasas que llegan al intestino delgado son digeridas parcialmente por las lipasas pancreáticas, enzimas que separan los ácidos grasos de la molécula de glicerol.

Como se señaló con anterioridad, la fuente de grasa que se encuentra en el suplemento afecta el grado de biohidrogenación de los ácidos grasos insaturados de cadena larga. Esto permitiría el pasaje de un 26 a un 48% de los ácidos grasos insaturados al duodeno, donde son absorbidos. Adicionalmente, las grasas de la dieta pueden ser protegidas de la acción de los microorganismos del rumen al tratarlas con aldehídos (formaldehído). Otra manera de proteger los ácidos grasos insaturados de la biohidrogenación en el rumen es cuando se suplementan grasas en forma de jabónes de calico. La suplementación con grasas protegidas resulta en el incremento en la cantidad de ácidos grasos insaturados en el intestino delgado y que en consecuencia serán incorporados al organismo del animal.

La absorción de los ácidos grasos es usualmente relativamente alta, dependiendo de su cantidad en la dieta. En general, los aceites son absorbidos mas completamente que las grasas altamente insaturadas. Los ácidos grasos libres que son absorbidos en el intestino se re-ensamblan en estructuras llamadas quilomicrones. Estas pequeñas unidades estan compuestas de fosfolípidos, triglicéridos, colesterol y proteínas, y raramente pasan directamente al sistema circulatorio sanguíneo; en cambio, se absorben dentro del sistema linfático para ser transportadas a los diferentes tejidos, en particular al hígado. Una vez en el hígado, son utilizadas en la síntesis de diferentes compuestos requeridos por el cuerpo, almacenados en el tejido adiposo o metabolizadas como fuente de energía.

Los ácidos grasos presentes en los mamíferos son adquiridos en la dieta o generados por el metabolismo (síntesis *de novo*) de los almacenados en el tejido adiposo. Los principales ácidos grasos sintetizados *de novo* son el ácido palmítico (C16:0) y pequeñas cantidades de ácido esteárico (C16:1). Todos los ácidos grasos en los tejidos pueden sufrir una de serie de cambios—elongación y desaturación—en el retículo endoplasmático de las células para producir ácidos grasos con diferentes propiedades bioquímicas. La elongación se produce en la mayoría de las células e implica la adición secuencial de dos unidades de carbono a una cadena de carbonos en crecimiento. Por otro lado, la desaturación es un proceso catalizado por enzimas—desaturasas—que colocan un doble enlace en la cadena. El símbolo delta describe la posición de los doble enlaces, indicando la ubicación de ellos en relación al grupo carboxilo terminal. Esa nomenclatura se aplica también a las enzimas. Por ejemplo,  $\Delta^6$  desaturasa coloca un doble enlace entre los carbono seis y siete a partir del grupo carboxilo. Las posibles posiciones para la inserción de doble enlaces son diferentes de acuerdo a los individuos. Las plantas son capaces de insertar doble enlaces en las posiciones  $\Delta^9$ ,  $\Delta^{12}$ , y  $\Delta^{15}$ . En cambio, la desaturación de los ácidos grasos en los animales no puede tomar lugar en posiciones mayores de  $\Delta^9$ . Los tejidos donde ocurre la desaturación son el tejido adiposo, el cerebro, el hígado, la glándula mamaria, las glándulas adrenales, los testículos y la placenta.

Los ácidos grasos de las familias n-3 y n-6—ácidos grasos esenciales—no pueden ser producidos por las células de los animales debido a que estos carecen de las enzimas  $\Delta^{12}$  y  $\Delta^{15}$ . Los ácidos grasos esenciales deben ser suplidos en la dieta como un requerimiento absoluto del animal, debido a que ellos son una parte integral de las lipoproteínas de las membranas celulares. Además, son impor-

tantes en la estructura de ciertas hormonas y de las prostaglandinas. El ácido linoléico (C18:2, n-6) es un ácido graso esencial requerido para la síntesis del ácido araquidónico (C20:4, n-6) y todos los demás ácidos grasos de la familia n-6. De igual manera, el ácido linoléico (C18:3, n-3) es el precursor de los ácidos grasos de la familia n-3—ácidos eicosapentaenoico (C20:5) y docosahexaenoico (C22:6)—que se encuentran en grandes cantidades en el cerebro, la retina y las glándulas.

Los animales pueden sintetizar grandes cantidades de grasa corporal aún si el consumo de grasas es algo bajo. Este es un mecanismo complejo, pero de una manera sencilla se puede decir que las unidades de acetilo son la base para la síntesis de la mayoría de la grasa corporal. Tales unidades pueden ser suplidas por el metabolismo de los carbohidratos o también por algunos de los aminoácidos.

#### **IV. LA GRASA EN LA DIETA Y SUS EFECTOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO**

En los últimos años se han realizado un número importante de experimentos orientados a estudiar los efectos de la grasa en la dieta sobre el comportamiento reproductivo de vacas lecheras lactantes. En dos diferentes revisiones bibliográficas [9, 10] relacionadas con la influencia de la suplementación con grasas sobre el comportamiento reproductivo de vacas lecheras, se refiere que la mayoría de estos estudios (11/20) reportan una mejora en la fertilidad. Esta mejora de la fertilidad pudiera ser parcialmente debida al incremento del balance energético de los animales, como resultado de la energía suplementaria que proveen las grasas.

Además de los efectos sobre el balance energético en el ganado, las grasas en la dieta pueden mejorar el comportamiento reproductivo a través de otras vías como son el incremento en la síntesis de esteroides propicios para mejorar la fertilidad, cambios en los niveles de insulina para estimular el desarrollo folicular en los ovarios y la inhibición de la síntesis y liberación de prostaglandina F<sub>2</sub> alfa (PGF<sub>2α</sub>).

En las vacas de carne, tanto los intervalos postparto como las tasas de preñez han sido relacionadas con el consumo de grasas, pero los resultados parecen ser contradictorios. Al compararse dos dietas con o sin jabones de calcio de ácidos grasos (CaLCFA) con igual concentración energética en vacas de carne [4] se encontraron que más vacas alimentadas con CaLCFA ciclaban entre 30 a 90 días postparto comparadas con las del grupo control (38% vs. 22%). Además, se reportó un mayor porcentaje de vacas preñadas en el grupo con CaLCFA (62%) que en el control (35.5%) [4]. En otro estudio, vacas Brahman mestizas alimentadas con dietas isoenergéticas con grasa agregada, exhibieron intervalos anovulatorios postparto más cortos que las que no fueron alimentadas con grasas [12]. Al comparar tres dietas conteniendo aceite de soya en novillas de carne, se reportó que las novillas alimentadas con lípidos concibieron más temprano que las de los demás tratamientos [13]. En vacas primíparas Brahman que recibieron grasa en la dieta después del parto se observó que la suplementación con lípidos no

afectó ni el intervalo al primer celo con ovulación, ni la tasa de preñez, ni el intervalo entre partos [3].

## **V. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA CONCENTRACIÓN DE LH Y LA DINÁMICA POBLACIONAL DE FOLÍCULOS Y CUERPOS LÚTEOS EN LOS OVARIOS**

El crecimiento y desarrollo folicular y la subsecuente ovulación durante el ciclo estral de la vaca son procesos que están controlados por las gonadotropinas FSH y LH liberadas por la glándula hipófisis. El crecimiento folicular comienza con folículos pequeños (< 4 mm de diámetro) inducidos por la estimulación de la FSH. Luego durante la onda de crecimiento folicular, un folículo continuará creciendo, el folículo dominante, que ovulará o sufrirá atresia. Los dos últimos procesos dependen de que ocurra o no la estimulación con la LH. El número de ondas de crecimiento folicular durante el ciclo estral de la vaca es con frecuencia entre dos y tres.

Los principales reguladores del comportamiento reproductivo de las vacas de carne son el consumo de alimentos y las reservas corporales de energía. La reducción del crecimiento folicular debida a la nutrición es el resultado de la disminución en la secreción de GnRH y LH. En las vacas de carne es común un estado de energía negativa severo en los primeros días de lactancia. Cuando comienza la lactancia después del parto, los requerimientos de energía para la producción incrementan. Durante las primeras semanas después del parto, las vacas más productoras de leche pueden necesitar tanta energía para la producción como la necesaria para el mantenimiento. En consecuencia, el estado energético individual del animal podría ser más importante que el nivel de energía en la dieta al determinar los efectos del consumo de alimentos sobre la reproducción. Un balance de energía negativo en la vaca ocasiona un cese del ciclo estral y la prolongación del anestro postparto debido a la reducción de la frecuencia de los pulsos de LH necesarios para el crecimiento de los folículos en el ovario. En vacas con nutrición restringida o vacas flacas, tanto la LH como el crecimiento folicular se reducen.

En vacas lecheras es común la inclusión de lípidos en la ración para incrementar la concentración de energía en la dieta con un posible incremento en el consumo de energía y en la mejora del estado energético del animal. Sin embargo, el balance de energía pudiera permanecer sin cambios ya que la grasa en la dieta incrementa la producción de leche y reduce el consumo de alimentos.

Al igual que en las vacas lecheras, la suplementación con grasas se ha utilizado en vacas de carne para aumentar el nivel de energía en la dieta y mejorar el balance energético [2]. Sin embargo, la suplementación con grasas aparentemente mejora la reproducción postparto no sólo al incrementar el estado de energía del animal, si no por otros procesos—cambios en la concentración de metabolitos y de hormonas metabólicas en la sangre—independientes del consumo de energía [2]. Tales cambios en los metabolitos y hormonas metabólicas en el animal pueden tener un efecto sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas, mejorando el desarrollo folicular y la función del cuerpo lúteo en los ovarios [2].

Independientemente de los requerimientos de energía tanto en vacas lecheras como de carne, la cantidad de grasa total en la dieta no debe exceder del 6% del total de la materia seca en la ración. Un exceso en la ingestión de grasas puede producir una disminución en el consumo de alimentos y afectar negativamente la digestión de la fibra.

La suplementación con grasas puede reestablecer la secreción de LH en las vacas [9, 10], sin embargo, el efecto de la alimentación con grasas en vacas de leche no ha revelado un patrón claro de respuesta [9]. Por el contrario, los estudios en vacas de carne han mostrado un incremento en las concentraciones de LH [6]. La suplementación con grasas en vacas de carne no solo incrementa la concentración de LH sino el desarrollo, número y tamaño, de los folículos ováricos durante el período postparto temprano [8]. El reinicio del desarrollo folicular en el periodo postparto en estos animales se ha relacionado con cambios en los folículos más pequeños a folículos de mayor tamaño antes de la ovulación. En las vacas en anestro amantando su cría, la mayoría de los folículos son de mediano tamaño, 4.0 a 7.9 mm, con una menor proporción de folículos pequeños (1.0 a 3.9 mm) y folículos grandes (más de 8.0 mm). La suplementación con lípidos en vacas de carne, tanto *Bos taurus* como *Bos indicus* puras o mestizas ha mostrado tener una influencia importante sobre el tamaño de los folículos en los primeros días postparto, con un incremento de la población de folículos de tamaño mediano a grande [6, 8, 11, 12]. Teóricamente, las dietas altas en lípidos incrementan el número de folículos de los cuales un folículo preovulatorio es seleccionado, con una mejora potencial en el reinicio de los ciclos ovulatorios normales después del parto.

El consumo de grasas puede mejorar el desarrollo follicular de las vacas de carne a través de los efectos de los metabolitos y las hormonas metabólicas sobre el hipotálamo e inducir la secreción de GnRH. De igual manera, el desarrollo folicular puede ser afectado por la grasa en la dieta a través de los metabolitos y las hormonas metabólicas que actúan a nivel de los ovarios [2]. Los aceites vegetales tales como el aceite de soya y el aceite de la semilla de algodón tienen un perfil de ácidos grasos casi idénticos y ricos en ácidos oleico (C18:1) y linoleico (C18:2), los cuales han demostrado aumentar la glucogénesis en el hígado al incrementar la producción de propionato ruminal. Debido a este efecto, ocurre un incremento rápido en las concentraciones de insulina en la sangre y IGF-I en los folículos, las cuales estimulan la proliferación de las células de la granulosa. El colesterol también podría influir sobre el desarrollo folicular.

La ovulación de folículos más grandes puede resultar en la formación de cuerpos lúteos de mayor tamaño con una gran capacidad esteroideogénica. Sin embargo, un balance de energía negativo postparto retrasaría la formación del cuerpo lúteo.

## VI. EFECTOS DE LAS GRASAS EN LA DIETA SOBRE LA OVULACIÓN

El pico preovulatorio de LH es un evento importante para que ocurra la ovulación, ya que induce los cambios morfológicos y bioquímicos de las células de la teca y de la granulosa de los folículos en desarrollo [10]. Las vacas de carne ali-

mentadas con CaLCFA tienden a tener una mayor concentración media de LH en sangre con un mayor crecimiento folicular.

La ovulación puede ser afectada por los precursores de los esteroides en los folículos. Los andrógenos son precursores de la biosíntesis de los estrógenos en los ovarios y ellos pueden producir la atresia de los folículos. A pesar de que concentraciones elevadas de andrógenos en los folículos están relacionadas con su atresia, estas hormonas también juegan un papel importante en el desarrollo preovulatorio de los mismos. Una reducción en la producción de andrógenos en los ovarios debida a una inhibición farmacológica resulta en una consecuente disminución en la actividad de la aromataasa. Por el contrario, la actividad de la aromataasa incrementa cuando la concentración de andrógenos en el ovario se restituye. En vacas mestizas Brahman alimentadas con dietas ricas en lípidos durante el postparto se observa un incremento en la concentración de androstenediona en los folículos con una baja concentración de 17 estradiol, lo cual mejora el desarrollo folicular. Una explicación posible sería la estimulación de la biosíntesis de andrógenos en la teca interna y en las células intersticiales secundarias de los folículos al aplicar la dieta rica en lípidos, la cual promueve el desarrollo folicular. Un incremento en lipoproteínas y colesterol tanto en sangre como a nivel folicular se asocia también con un incremento en la biosíntesis de androstenediona y en la foliculogénesis. Esto podría asociarse con una eliminación de los cuerpos lúteos sub funcionales durante el postparto en vacas de carne suplementadas con grasas.

Las prostaglandinas  $E_2$  y  $F_{2\alpha}$  son mediadores vitales del proceso ovulatorio, aumentando significativamente su concentración en el líquido folicular antes de la ovulación. Por otro lado, experimentos hechos con ratas han demostrado que la liberación de GnRH está asociada con la activación de la producción de  $PGE_2$ . En vacas, la suplementación con dietas que contienen altas concentraciones de ácido eicosapentaenoico (C20:5, n-3) y de ácido docosahexaenoico (C22:6, n-3) pueden causar una reducción en la síntesis de  $PGE_2$  en el hipotálamo, la cual inhibe la liberación de GnRH y en consecuencia disminuye la tasa de ovulación [15].

Es necesaria mayor investigación para evaluar si las dietas altas en lípidos intervienen en la ovulación en las vacas ya que los resultados obtenidos hasta el momento son contradictorios. Por ejemplo, se ha observado que vacas mestizas Brahman alimentadas con dietas ricas en lípidos tienen una mayor concentración de progesterona y un cuerpo lúteo con una vida media mayor luego de inducirles la ovulación con el retiro del ternero y la aplicación de GnRH [14]. Además, la suplementación con CaLCFA en vacas de carne postparto resultó en más animales ciclando 30 a 90 días postparto y más vacas preñadas durante los primera mitad de la estación de monta [4]. Por otro lado, los días al primer celo con ovulación y la tasa de preñez no fueron afectados por la alimentación con ácidos grasos protegidos contra su degradación en el rumen en novillas de carne de primer parto [5]. De igual forma, el número de ovulaciones luego de la superovulación con FSH en novillas mestizas alimentadas con suplementos lipídicos no fué afectado por la dieta [11].

## VII. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA PRODUCCIÓN DE ESTEROIDES Y LA FUNCIÓN DEL CUERPO LÚTEO

Las dietas con alto contenido de lípidos en ganado de carne incrementan la concentración de colesterol en el suero sanguíneo y a su vez la concentración de colesterol y lipoproteínas de alta densidad en el líquido folicular. El colesterol es el precursor de la síntesis de estradiol y progesterona. La progesterona prepara al útero para la implantación del embrión y su mantenimiento dentro del mismo. El cuerpo lúteo es la fuente más importante de progesterona durante el ciclo estral y la gestación en la vaca.

El ganado de carne alimentado con diferentes fuentes de lípidos (semilla de algodón, CaLCFA) tienen una alta concentración de progesterona tanto en el suero sanguíneo como en líquido folicular; sin embargo, la alimentación con cascari-lla de arroz como fuente de lípidos en vacas Brahman no presentó efectos sobre la concentración de progesterona en suero sanguíneo [2]. Es posible que las propiedades de la cascari-lla de arroz en reducir las concentraciones de colesterol en sangre en ruminantes, sea la explicación de esos hallazgos. Por otro lado, el aumento en la concentración de progesterona con otras fuentes de grasas puede ser debido a un incremento en la tasa de secreción por las células luteales con una extensión de la vida media del cuerpo lúteo. El incremento de las concentraciones de progesterona circulante antes y después de la inseminación está relacionado con una mayor tasa de concepción en las vacas. A su vez, esa alta concentración de progesterona está asociada con el contenido de lípidos en las células luteales atribuible a la suplementación con grasas en el ganado de carne. Las células luteales evaluadas con microscopía electrónica muestran un mayor porcentaje de área esteroideogénica ocupada por lípidos en novillas alimentadas con CaLCFA. El incremento en los lípidos intracelulares proveen precursores para la biosíntesis de progesterona, ya que se piensa que esas gotas de lípidos son ésteres de colesterol.

En general, las vacas de carne alimentadas con dietas altas en lípidos presentan una menor concentración de estradiol. Una consecuencia de esa baja concentración de estradiol podría ser la de mantener el cuerpo lúteo recién formado sin sufrir una regresión temprana, ya que los estrógenos estimulan la secreción uterina de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  y hacen al cuerpo lúteo más sensible a los efectos de esa prostaglandina. Esto sugiere que si el tejido luteal es capaz de resistir la exposición a las prostaglandinas uterinas, entonces se explicaría esa mayor función luteal que se observa en las vacas alimentadas con dietas altas en grasas.

Las lipoproteínas de alta densidad se han relacionado con la síntesis de prostaciclina ( $\text{PGI}_2$ ), la cual es vasoactiva y estimula la función luteal al extender la vida media del cuerpo lúteo en las vacas. Además, el incremento de las lipoproteínas de alta densidad inducido por la dieta podría modificar indirectamente la función ovárica a través de los efectos vaso dilatadores y luteotrópicos de las  $\text{PGI}_2$ .

## VIII. EFECTOS DE LA GRASA EN LA DIETA SOBRE LA SÍNTESIS DE PROSTAGLANDINAS

Las prostaglandinas son reguladores locales, usualmente sintetizadas en las proximidades de las células en las cuales ellas tienen sus efectos, que desempeñan un amplio papel en la fisiología y el metabolismo de los mamíferos. En el ganado bovino, el tejido uterino es la fuente más importante de la serie F de las prostaglandinas (e.g.  $\text{PGF}_{2\alpha}$ ) durante las primeras semanas después del parto. Las concentraciones de 13, 14-dihidro-15-keto- $\text{PGF}_{2\alpha}$  (PGFM, metabolito de la  $\text{PGF}_{2\alpha}$ ) en el plasma, incrementan de una forma dramática a los 3 a 4 días después del parto, alcanzando unos 1800  $\mu\text{g}/\text{ml}$ . Ese aumento se asocia con la regresión del cuerpo lúteo al final de la preñez y durante la involución uterina postparto. En las siguientes semanas, la PGFM retorna lentamente a su concentración basal. Luego, el útero libera  $\text{PGF}_{2\alpha}$  de manera recurrente para inducir la regresión del cuerpo lúteo e iniciar un nuevo ciclo estral si la vaca no concibe. En caso de preñez, la secreción de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  por parte del útero se inhibe y el cuerpo lúteo se preserva para mantener la gestación. Así, la concentración de progesterona en plasma estará inversamente relacionada con la concentración de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  cuando la regresión del cuerpo lúteo tiene lugar al final del diestro. Sin embargo, la sensibilización del útero con progesterona es necesaria para estimular los lípidos uterinos para la síntesis de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ .

Algunos ácidos grasos poli-insaturados de cadena larga pueden ser usados como sustrato para la síntesis de prostaglandinas, o como inhibidores de las mismas. Los compuestos bioactivos derivados de los ácidos grasos de 20 carbonos, ácido dihomo linolénico (C18:3, n-6), ácido araquidónico (C20:4, n-6) y ácido eicosapentaenoico (C20:5, n-3), incluyen las series uno, dos y tres de las prostaglandinas respectivamente. El número de series corresponde al número de doble enlaces en la prostaglandina; por ejemplo, la  $\text{PGF}_{2\alpha}$  contiene dos doble enlaces. El ácido araquidónico (C20:4, n-6), principal sustrato para las prostaglandinas en los mamíferos, puede adquirirse en la dieta o puede ser sintetizado *de novo* a partir del ácido linoleico (C18:2, n-6) para la síntesis de la serie dos de las prostaglandinas. La conversión del ácido linoleico (C18:2, n-6) a ácido araquidónico (C20:4, n-6) implica dos pasos de desaturación en las posiciones 5 y 6, catalizados por dos enzimas desaturasas independientes, y la elongación de dos carbonos catalizado por una enzima elongasa. La formación de las prostaglandinas de la serie dos comienza con la liberación del ácido araquidónico (C20:4, n-6) de los fosfolípidos a través de la acción de la fosfolipasa  $A_2$  ( $\text{PLA}_2$ ). Para la producción de las prostaglandinas, la liberación del ácido araquidónico (C20:4, n-6) es procesada por el complejo enzimático PGHS. Este ácido graso es almacenado en los fosfolípidos de la membrana celular y su concentración es relativamente alta en el útero. El complejo enzimático PGHS tiene actividad ciclocoligenasa (COX) y peroxidasa la cual transforma el ácido araquidónico (C20:4, n-6) en  $\text{PGH}_2$ , y por diferentes prostaglandinas sintetetasas; éste último compuesto genera  $\text{PGD}_2$ ,  $\text{PGE}_2$ ,  $\text{PGF}_{2\alpha}$ , y prostaciclina ( $\text{PGI}_2$ ).

Aún cuando la síntesis de prostaglandinas depende de la presencia de ácidos grasos, los ácidos grasos de las familias n-3 y n-6 también pueden inhibirla.

Los ácidos grasos pueden inhibir la secreción de prostaglandinas en varios tipos de células cultivadas *in vitro*. Por ejemplo, el cultivo *in vitro* de células endoteliales de la arteria pulmonar de bovinos [7] y de células escamosas cancerosas de la mucosa oral [3] con la adición de ácido linoleico (C18:2, n-6) redujo su producción de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ . Además, cuando hay un exceso de ácido linoleico (C18:2, n-6), éste puede transformarse en ácido eicosadienoico (C20:2, n-6) en vez de ácido araquidónico (C20:4, n-6) y como consecuencia se reduce la síntesis de las series uno y dos de las prostaglandinas. Durante el reconocimiento de la gestación, el ácido linoleico (C18:2, n-6) es un inhibidor de la síntesis de prostaglandinas en el endometrio como una respuesta para que se mantenga la integridad del conceptus. El mecanismo por el cual la síntesis de prostaglandinas es inhibida por el ácido linoleico (C18:2, n-6) se considera que ocurre debido a que ese ácido graso compite con el ácido araquidónico (C20:4, n-6) por el sitio activo de la enzima ciclooxigenasa. Otros ácidos grasos como el araquidónico (C20:4, n-6), eicosapentaenoico (C20:5, n-3), y decosaheptaenoico (C22:6, n-3) también inhiben la actividad de la enzima ciclooxigenasa. Por otro lado, la enzima desaturasa (-6-desaturase) también puede inhibir la síntesis de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ , ya que el ácido  $\gamma$ -linolenico (C18:3, n-6) puede competir con el ácido *cis*-linoleico (C18:2, n-6) por la enzima  $\gamma$ -6-desaturasa y por lo tanto, se produce ácido eicosapentaenoico (C20:5, n-3) en vez de ácido araquidónico (C20:4, n-6). Además, el ácido eicosapentaenoico (C20:5, n-3) puede competir con el ácido araquidónico (C20:4, n-6) por el sitio activo de la prostaglandina endoperoxido sintasa por lo que la conversión del último ácido graso a la serie dos de las prostaglandinas se reduce.

El hecho de que la síntesis de prostaglandinas sea estimulada o inhibida depende de la cantidad de ácidos grasos específicos que lleguen al tejido. Vacas de leche lactantes suplementadas con harina de pescado tuvieron una pobre regresión del cuerpo lúteo inducida por la inyección de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  luego de la aplicación de GnRH el día 51 post-parto [1]. Como resultado, la proporción de vacas con progesterona en plasma  $>1$  ng/ml fue mayor en las alimentadas con harina de pescado que en las de dieta control. La harina de pescado tiene una concentración alta de los ácidos eicosapentaenoico (C20:5, n-3) y decosaheptaenoico (C22:6, n-3). Como ya se dijo con anterioridad, esos ácidos grasos compiten con el ácido araquidónico (C20:4, n-6) por el sitio activo de las enzimas desaturasas, y por lo tanto la conversión a la serie dos de las prostaglandinas. Además, el ácido eicosapentaenoico (C20:5, n-3) es el precursor del vasodilatador  $\text{PGI}_3$  por lo que el retraso en la regresión del cuerpo lúteo pudiera estar mediado por una neutralización parcial de la acción vaso constrictiva de la  $\text{PGF}_{2\alpha}$ . Finalmente, la alimentación del ganado de leche con dietas ricas en ácidos linoleico (C18:2, n-6), eicosapentaenoico (C20:5, n-3) y decosaheptaenoico (C22:6, n-3) reduce la secreción uterina de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  (PGFM) inducida por la inyección de estradiol y oxitocina al final del diestro.

Los estudios hechos en ganado de carne han demostrado que la suplementación con dietas altas en lípidos puede causar una mayor concentración de ácidos grasos circulantes en la sangre, lo cual incrementa las concentraciones de los precursores de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ , y por lo tanto de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  circulante en el post-parto temprano [2, 5, 8]. Al respecto, se ha reportado que el pico de PGFM en el plasma sanguíneo en

el post-parto temprano de vacas Brahman suplementadas con cascarilla de arroz, que tiene un porcentaje alto de ácidos linoleico (C18:2, n-6) y linolenico (C18:3, n-6), fué mayor que en los animales del grupo control [8]. Los mismos autores mostraron que las novillas de carne alimentadas con ácidos grasos protegidos contra la degradación ruminal tuvieron una mayor concentración de ácido linoleico (C18:2, n-6) en plasma y una producción mas alta de  $\text{PGF}_{2\alpha}$  (PGFM) en el periodo post-parto temprano [8]; sin embargo, la fertilidad de esas novillas en la estación de monta subsecuente no mejoró.

## IX. CONCLUSIONES

La suplementación con grasas en el ganado de carne incrementa el consumo y la disponibilidad de energía, con una influencia importante sobre la proporción de ácidos grasos insaturados y poli-insaturados. El consumo de grasa influencia de manera positiva la población de folículos y la dinámica follicular, la función del cuerpo lúteo y la secreción de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ . Sin embargo, la mejora en los intervalos post-parto y la tasa de preñez relacionada con el consumo de grasas en estos animales es aparentemente inconsistente. Los efectos de la grasa en la dieta sobre la actividad ovárica y el comportamiento reproductivo post-parto se han atribuido a los eventos que modifican la fermentación en el rumen, mejorando la síntesis de colesterol y afectando la secreción de los esteroides ováricos. Debido a que en el trópico existen fuentes importantes de lípidos que pueden ser utilizados en la alimentación animal, es necesario investigar más sobre los efectos de la grasa en la dieta, y en especial la composición de ácidos grasos, sobre la actividad ovárica y la secreción de esteroides, la función del cuerpo lúteo y la síntesis de  $\text{PGF}_{2\alpha}$ , todo relacionado con los intervalos post-parto y la fertilidad en ganado de carne.

## X. LITERATURA CITADA

- [1] Burke, J.M., Staples, C.R. Risco, C.A., De la Sota, R.L. and Thatcher, W.W. 1997. Effect of ruminant grade menhaden fish meal on reproductive and productive of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 80:3386-3398.
- [2] De Fries, C.A., Nevendorff, D.A. and Randel, R.D. 1998. Fat supplementation influences postpartum reproductive performance in Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 76:846-870.
- [3] Elattar, T.M. and Lin, H.S. 1989. Comparison of the inhibitory effect of polyunsaturated fatty acids on prostaglandin synthesis in oral squamous carcinoma cells. *Prostaglandins Leukotrienes Essent. Fatty Acids* 38:119-125.
- [4] Espinoza, J.L., Ramirez-Godinez, J.A., Jimenez, J.A. and Flores, A. 1995. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive activity in beef cows and growth of calves. *J. Anim. Sci.* 73:2888-2892.
- [5] Filley, S.J., Turner, H. and Stormshak, F. 1998. Plasma fatty acids, prostaglandin  $\text{F}_{2\alpha}$ , and fertility of postpartum heifers fed rumen by-pass fat. *J. Anim. Sci.* 76 (Suppl. 1):132 (Abstr.).
- [6] Hightshoe, R.B., Cochran, R.C., Corah, L.R., Kiracofe, G.H., Harmon, D.L. and Perry, R.C. 1991. *J. Anim. Sci.* 69:4097-4103.

- [7] Kaduce, T.L., Spector, A.A. and Bar, R.S. 1982. Linoleic acid metabolism and prostaglandin production by cultured bovine pulmonary artery endothelial cells. *Arteriosclerosis*. 2:380-389.
- [8] Lammoglia, M.A., Willard, S.T., Hallford, D.M. and Randel, R.D.. 1997. Effects of dietary fat on follicular development and circulating concentrations of lipids, insulin, progesterone, estradiol 17 $\alpha$ , 13,14-dihydro- 15-keto-prostaglandin F<sub>2 $\alpha$</sub>  and growth hormone in estrous cyclic Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 75:1591-1600.
- [9] Mattos, R., Staples, C. and Thatcher, W. 2000. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. *Rev. Reprod.* 5:38-45.
- [10] Staples, C.R., Burke, J.M. and Thatcher, W.W. 1998. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. *J. Dairy Sci.* 81:856-871.
- [11] Thomas, M.G. and Williams, G.L. 1996. Metabolic hormone secretion and FSH-induced superovulatory responses of beef heifers fed dietary fat supplements containing predominantly saturated and polyunsaturated fatty acids. *Theriogenology* 45:451-458.
- [12] Thomas, M.G., Bao, B. and Williams, G.L. 1997. Dietary fats varying in their fatty acid consumption differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. *J. Anim. Sci.* 75:2512-2519.
- [13] Whitney, M.B., Hess, B.W., Burgwald-Balstad, L.A. and Tsopito, C.M. 1998. Effects of supplemental soybean oil on productivity and blood metabolites of developing beef heifers. *J. Anim. Sci.* 76 (Suppl. 1): 373 (Abstr.).
- [14] Williams, G.L. 1989. Modulation of luteal activity in postpartum beef cows through changes in dietary lipid. *J. Anim. Sci.* 67:785-793.
- [15] Zhang, Z., Benson, B. and Logan, J.L. 1992. Dietary fish oil delays puberty in female rats. *Biol. Reprod.* 47:998-1003.

## XI. LECTURAS RECOMENDADAS

- [1] Hawkins, D.E., Niswender, K.D., Oss, G.M., Moeller, C.L., Odde, K.G., Sawyer, H.R. and Niswender, G.D. 1995. An increase in serum lipids increases luteal lipid content and alters the disappearance rate of progesterone in cows. *J. Anim. Sci.* 73:541-545.
- [2] Lucy, M.C., Staples, C.R., Michel, F.M. and Thatcher, W.W. 1991. Effect of feeding calcium soaps to early post-partum dairy cows on plasma prostaglandin F<sub>2 $\alpha$</sub> , luteinizing hormone, and follicular growth. *J. Dairy Sci.* 74:483-489.
- [3] Ponsart, C., Khireddine, B., Humblot, P., Ponter, A.A., Jeanguyot, N., Mialot, J.P. and Grimard, B. 1998. Effect of energy restriction on follicular development and steroid intrafollicular concentrations in postpartum anoestrus beef cows. *J. Reprod. Fertil. Abstract Series* 22: 10. (Abstr.).
- [4] Ryan, D.P., Spoon, R.A., Griffith, M.K. and Williams, G.L. 1994. Ovarian follicular recruitment, granulosa cell steroidogenic potential and growth hormone/insulin-like growth factor-I relationships in suckled beef cows consuming high lipid diets: effects of graded differences in body condition maintained during the puerperium. *Dom. Anim. Endocrinol.* 11:161-174.

- [5] Ryan, D.P., Bao, B., Griffith, M.K. and Williams, G.L. 1995. Metabolic and luteal sequelae to heightened dietary fat intake in undernourished, anestrous beef cows induced to ovulate. *J. Anim. Sci.* 73:2086-2093.
- [6] Sklan, D., Kaim, M., Moallem, U. and Folman, Y. 1994. Effect of dietary calcium soaps on milk yield, body weight, reproductive hormones, and fertility in first parity and older cows. *J. Dairy Sci.* 77:1652-1660.
- [7] Thatcher, W.W., Moreira, F., Staples, C.R., Risco, C., Díaz, T., Ambrose, D. and Adams, A. 1997. Fisiología y endocrinología de la reproducción para mejorar la eficiencia reproductiva en el ganado bovino. In: C. González-Stagnaro, N. Madrid-Bury, E. Soto-Belloso (eds.). *Mejora de la ganadería de doble propósito* pp. 444-480. Ed. Astro Data S.A. Maracaibo, Venezuela.
- [8] Wettemann, R.P., Bossis, I., Looper, M.L., White, F.J., Cicciolo, N.H. and Ridgway, T.D.. 1999. Nutritional regulation of ovarian function in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 77 (Suppl. 1):122 (Abstr.).
- [9] Williams, G.L. and Stanko, R.L. 1999. Dietary fats as reproductive nutraceuticals in cattle. *J Anim. Sci.* 77 Suppl. 1): 126 (Abstr.).