

# Las defensas físico-químicas de las plantas y su efecto en la alimentación de los rumiantes

## The physico-chemical plant defenses and its effect on ruminant feeding

Marco Antonio Camacho-Escobar<sup>1</sup> , Diego Arturo Ramos-Ramos<sup>2</sup> , Narciso Ysac Ávila-Serrano<sup>2</sup> , Edgar Iván Sánchez-Bernal<sup>3</sup>  y Serafín Jacobo López-Garrido<sup>2\*</sup> 

<sup>1</sup> Cuerpo Académico Ciencias Agropecuarias, <sup>2</sup> Posgrado en Producción y Sanidad Animal, <sup>3</sup> Instituto de Ecología, Universidad del Mar, Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Carretera Sola de Vega km 1.5 Puerto Escondido. 71980 San Pedro Mixtepec, Oaxaca, México.

\*Autor para correspondencia (serafin@zicatela.umar.mx)

### RESUMEN

Las plantas son consumidas por diversos organismos, esta situación pone en riesgo su sobrevivencia, por ello han desarrollado mecanismos de defensa que evitan su ingesta. Por ejemplo, adaptaciones anatómicas, defensas químicas o metabolitos secundarios. Estos fitoquímicos inhiben el ataque de patógenos, provocan irritación al contacto, afectan los sistemas cutáneo, gastrointestinal, cardíaco y nervioso de los herbívoros o pueden provocar la muerte. Los rumiantes tienen adaptaciones mecánicas, fisiológicas y etológicas para evadir las defensas vegetales: rechazo, regulación y biotransformación. Desarrollaron adaptaciones anatomo-fisiológicas para albergar simbiontes microbianos para degradar celulosa y toxinas vegetales. Algunos metabolitos secundarios pueden tener efectos benéficos en alimentación o medicina animal, pero se requiere de mayor estudio sobre el tema.

**Palabras clave:** *evolución planta-herbívoro, metabolitos secundarios, rumiantes.*

### SUMMARY

Plants are consumed by various organisms, this situation puts their survival at risk, so they have developed defense mechanisms that prevent their intake. For example, anatomical adaptations, chemical defenses or secondary metabolites. These phytochemicals inhibit the attack of pathogens, cause

contact irritation, affect the cutaneous, gastrointestinal, cardiac and nervous systems of herbivores or can cause death. Ruminants have mechanical, physiological and ethological adaptations to evade plant defenses: rejection, regulation and biotransformation. They developed anatomic-physiological adaptations to house microbial symbionts to degrade cellulose and plant toxins. Some secondary metabolites may have beneficial effects in food or animal medicine, but more study needed on the subject.

**Index words:** *plant-herbivore evolution, secondary metabolites, ruminants.*

### INTRODUCCIÓN

Las plantas son organismos autótrofos que transforman energía luminosa en energía bioquímica como la glucosa, mediante el proceso de fotosíntesis. Además, de su valor energético, su contenido de nutrientes las convierte en la base de la pirámide trófica del planeta (Azorín y Gómez, 2008). Su valor nutritivo favorece que sean consumidas por una gran cantidad de organismos, desde los unicelulares hasta los vertebrados.

Los organismos están en constante cambio y adaptación al ambiente. Entre las principales adaptaciones están la formación de diversas moléculas orgánicas (Hartmann, 2007), que no tienen una función directa con procesos del metabolismo primario como la fotosíntesis, respiración, asimilación y transporte

#### Cita recomendada:

Camacho-Escobar, M. A., D. A. Ramos-Ramos, N. Y. Ávila-Serrano, E. I. Sánchez-Bernal y S. J. López-Garrido. 2020. Las defensas físico-químicas de las plantas y su efecto en la alimentación de los rumiantes. *Terra Latinoamericana* Número Especial 38-2: 443-453.  
DOI: <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.629>

Recibido: 24 de agosto de 2019.

Aceptado: 27 de marzo de 2020.

Publicado como Ensayo en *Terra Latinoamericana* 38: 443-453.

de nutrientes, procesos anabólicos y catabólicos de aminoácidos y proteínas, azúcares simples y complejos, así como diferentes tipos de grasas y lípidos y, son conocidos como “metabolitos secundarios (Croteau *et al.*, 2000; Ávalos y Pérez-Urria, 2009).

La ubicación de los vegetales como productores primarios o autótrofos, dentro de la cadena trófica, es potencialmente peligrosa para el éxito biológico de las plantas; por ello, parte de la función de los metabolitos secundarios, es contener, reducir o modular la infestación por patógenos microscópicos como virus, bacterias y hongos (Wallace, 2004), de parásitos como protozoarios o nematodos (Wink, 2012); así como evitar su consumo total o parcial por un sin número de organismos pluricelulares como moluscos, artrópodos y vertebrados (Behmer *et al.*, 2002). Los metabolitos secundarios también pueden servir como filtro protector de los rayos ultravioleta del sol o les confieren herramientas para competir con otros organismos vegetales (Sepúlveda-Jiménez *et al.*, 2003).

Los mecanismos defensivos que las plantas han desarrollado, son muy variados y entre ellas están las adaptaciones físicas como las espinas o la síntesis de sustancias químicas que pueden inhibir el consumo por los depredadores y algunas con efectos antimicrobianos (Bennett y Wallsgrove, 1994).

Algunos metabolitos secundarios que producen las plantas, pueden afectar negativamente el consumo, la palatabilidad, la digestibilidad, la absorción de nutrientes o la salud del individuo (Ortiz *et al.*, 2014). En contraste, otros metabolitos secundarios son parte fundamental para la propagación y sobrevivencia de diferentes especies del reino vegetal, tal es el caso de los atrayentes de artrópodos, aves y mamíferos que funcionan como dispersores de polen y semillas (Cipollini y Levey, 1997); lo cual revela una interacción de la planta con su entorno y su adaptación al ambiente mediante el establecimiento de simbiosis con otros organismos (Sepúlveda-Jiménez *et al.*, 2003; Marienhagen y Bott, 2013). Actualmente es conocido que las especies vegetales sintetizan miles de compuestos bioquímicos procedentes de su metabolismo secundario, que pueden ser utilizados como defensa (Wink, 1988). El objetivo de esta revisión es relacionar diferentes adaptaciones anatómicas y metabólicas que han desarrollado las plantas como mecanismos de defensa y que pueden afectar negativamente la salud o eficiencia productiva de los rumiantes que las consumen.

## Las Plantas y sus Estrategias para Sobrevivir

Las plantas son organismos sésiles que desarrollaron mecanismos de sobrevivencia en su entorno, principalmente mecanismos de dispersión de su semilla y a de procesos de defensa contra los numerosos depredadores, (Wink, 2003). Durante el proceso evolutivo, todos los organismos han sido atacados por virus, bacterias y hongos; así también, son consumidos como fuente de nutrientes por diferentes animales y vertebrados herbívoros.

En respuesta a los factores externos que limitan el desarrollo normal de las plantas, éstas han desarrollado diversos mecanismos de defensa que van desde adaptaciones anatómicas hasta defensa química. Las transformaciones anatómicas están orientadas en modificar sus estructuras físicas y rediseñadas para disminuir o evitar su consumo. Tales estructuras anatómicas se presentan como espinas, espigas, tricomas y pelos glandulares (Figura 1). Entre la gran diversidad de defensa química de las plantas, se encuentran estrategias que reducen la calidad nutritiva o la palatabilidad, hasta estrategias de síntesis de metabolitos con actividad antimicrobiana, en contra de los microorganismos alojados en las cámaras de fermentación de los rumiantes (Croteau *et al.*, 2000).

Las sustancias químicas que producen las plantas como defensa, son muy variadas poseen diferentes funciones (Figura 2), inhiben la acción de agentes patógenos y evitan su ataque, otros provocan efectos negativos a distintos niveles del organismo (García *et al.*, 2005), como irritación al contacto, náuseas o alteraciones gástricas. Algunos de estos compuestos son las saponinas, compuestos fenólicos que incluyen los ácidos fenólicos y polímeros complejos como los taninos y la lignina (Ávalos y Pérez-Urria, 2009). Estos fitoquímicos tienen la capacidad de provocar efectos farmacológicos y toxicológicos en los animales. También tienen efectos bactericidas o bacteriostáticos en la microbiota ruminal, y actúan como inhibidores de la fermentación (Carmona, 2007).

De la misma manera como defensa contra el del daño ocasionado, los vegetales producen enzimas que lisan proteínas o fosfolípidos estructurales de las paredes celulares microbianas o inactivan toxinas de origen microbiano. Por otra parte, pueden presentarse alteraciones en la estructura bioquímica y la conformación espacial de los azúcares estructurales de las paredes celulares de las plantas, haciéndose más

rígida y menos digerible para los rumiantes (Sepúlveda-Jiménez *et al.*, 2003).

### Metabolismo de las Plantas

Las plantas destinan una cantidad importante de carbono asimilado y de energía a la síntesis de moléculas orgánicas que no tienen una función directa en el metabolismo primario, las cuales se denominan metabolitos secundarios (Ávalos y Pérez-Urria, 2009). Los metabolitos secundarios están relacionados con las interacciones ecológicas entre plantas y medio ambiente, sobre todo en defensa de la planta contra depredadores y patógenos, actúan como atrayentes o repelentes de animales (Sepúlveda-Jiménez *et al.*, 2003).

Los vegetales son capaces de sintetizar metabolitos únicos a cada grupo taxonómico conocidos como metabolitos secundarios (Piñol *et al.*, 2008). La mayoría de los metabolitos secundarios, se sintetizan a partir de metabolitos intermediarios del metabolismo primario, principalmente del ciclo de Krebs, la glucólisis y la vía

del Shikimato (Figura 3). Edwards y Gatehouse (1999) sugieren que existen procesos anabólicos específicos, así como productos químicos peculiares; en los diferentes tipos de células que conforman a la planta. Empero, son abundantes los metabolitos secundarios que son universales, es decir, que son producidos por cualquier tipo de célula vegetal y son almacenados en órganos especiales o son depositados en otro tipo de tejido que no es donde se sintetizan.

### Metabolitos Secundarios de las Plantas

Una definición de metabolismo secundario es el anabolismo y catabolismo de compuestos bioquímicos originados en el metabolismo primario y que poseen funciones especializadas dependiendo de su origen celular (Piñol *et al.*, 2008). La presencia de estos metabolitos secundarios conforma barreras bioquímicas que defienden a la planta contra el ataque de diversos patógenos microscópicos; y el consumo de sus diferentes estructuras anatómicas por parte de artrópodos y vertebrados herbívoros (Wallace, 2004).

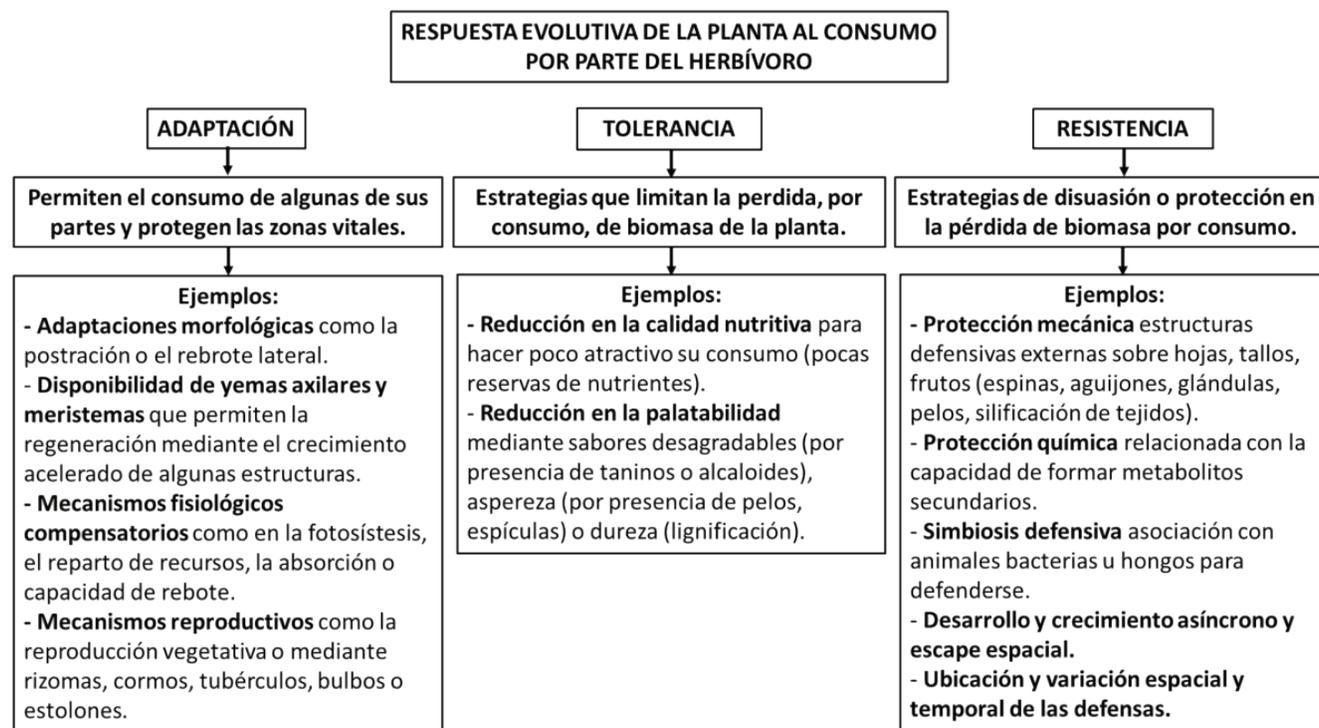


Figura 1. Respuesta evolutiva de las plantas frente al consumo por parte de los herbívoros (Azorin y Gómez, 2008).

Figure 1. Evolutionary response of plants against consumption by herbivores (Azorin and Gómez, 2008).

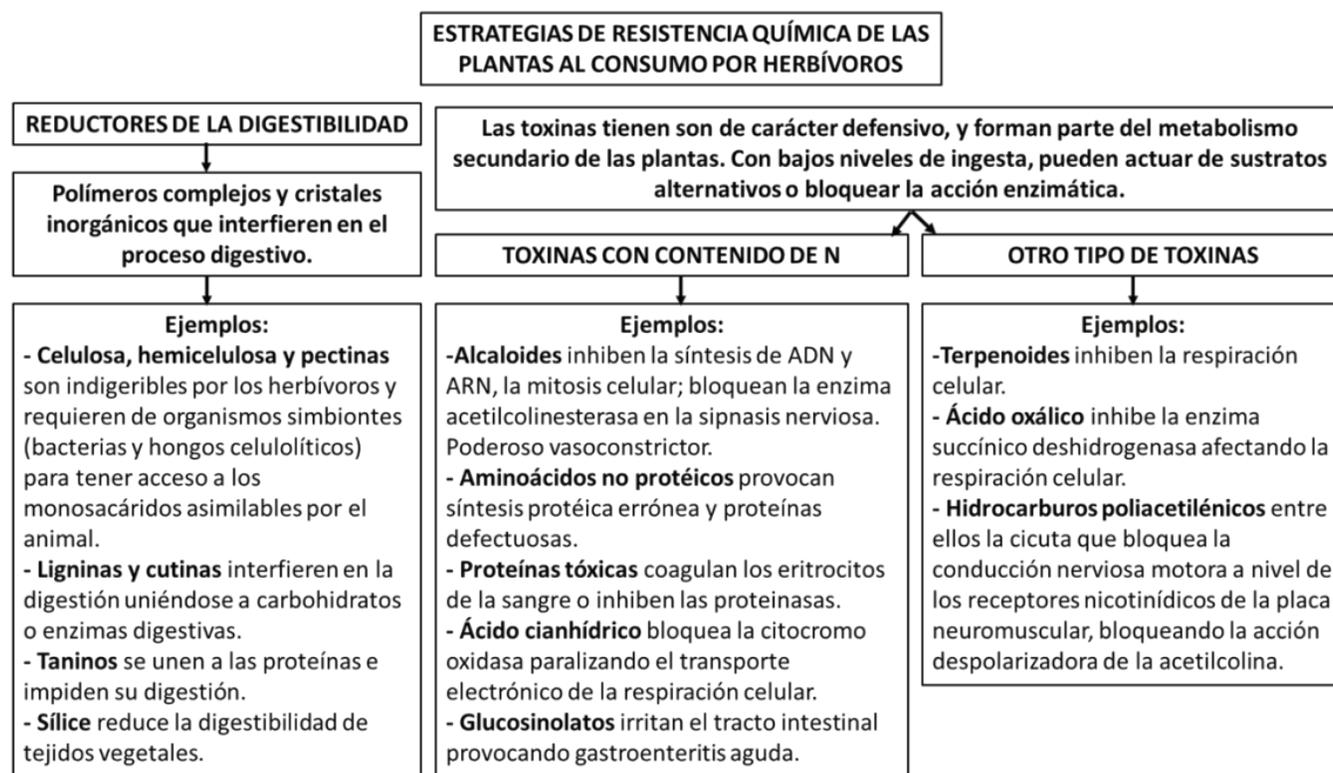


Figura 2. Defensa química de las plantas como respuesta adaptativa al consumo de los herbívoros (Azorin y Gómez, 2008).

Figure 2. Chemical defense of plants as an adaptive response to the consumption of herbivores (Azorin and Gómez, 2008).

La síntesis activa de metabolitos secundarios es inducida por la planta al exponerse a estrés ambiental, como: el ataque de organismos herbívoros, fitopatógenos, alta densidad vegetal, competencia con otros organismos por nutrientes falta o exceso de luz o cualquier otro tipo de condición que provoque estado de tensión en la planta (Sepúlveda-Jiménez *et al.*, 2003).

### Clasificación de los Metabolitos Secundarios de los Vegetales

Actualmente se han descrito más de 20 000 diferentes tipos de metabolitos secundarios, los cuales se agrupan por sus características bioquímicas en dos: los metabolitos nitrogenados y los metabolitos no nitrogenados. Entre los primeros están incluidos compuestos bioquímicos como alcaloides, aminoácidos no proteicos, aminos, glucósidos cianogénicos y glucosinolatos. En el grupo de los metabolitos no nitrogenados se encuentran los terpenoides, poliacetilenos, policétidos y fenilpropanoides

(Acamovic y Brooker, 2005). La diversidad en la conformación espacial para metabolitos secundarios pertenecientes al mismo grupo, se debe a variaciones en la estructura química básica, derivadas de reacciones bioquímicas (Wink, 1998). Ávalos y Pérez-Urria (2009) agrupan a los metabolitos secundarios en cuatro clases principales: *Terpenos*; en este grupo se pueden encontrar diversos tipos de hormonas lipídicas, pigmentos, ácidos grasos y aceites aromáticos. *Compuestos fenólicos*; entre los más importantes están las cumarinas, diversos flavonoides, azúcares estructurales lignina y taninos. *Glicósidos*; entre los más destacados se encuentran las saponinas, los diferentes grupos de glicósidos (cardiacos o cianogénicos), y finalmente está el grupo de los *Alcaloides*.

Dentro de los más conocidos se encuentran los taninos, las saponinas, flavonoides y los aceites esenciales. Químicamente los taninos están clasificados como polifenoles, normalmente poseen alto peso molecular y tienden a formar otros compuestos bioquímicos más complejos, particularmente tienen afinidad por las proteínas, dichos compuestos

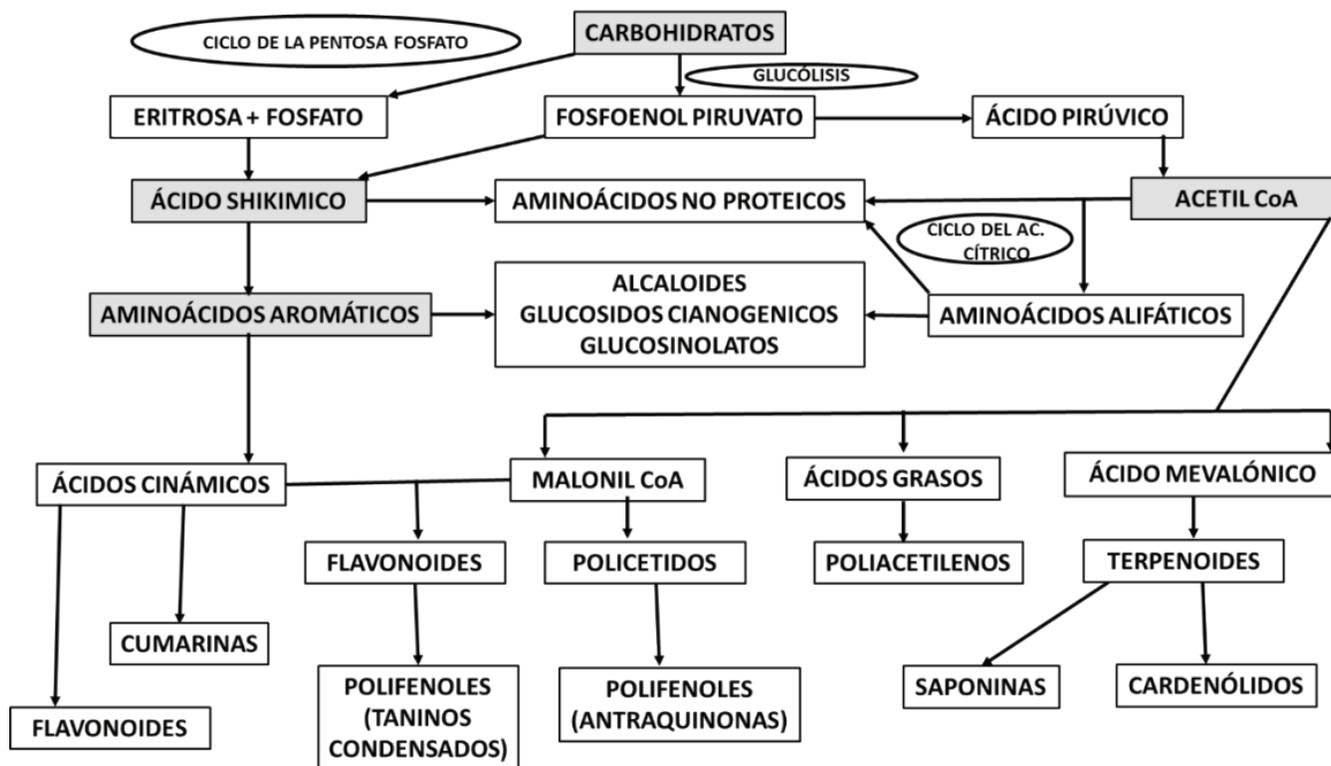


Figura 3. Metabolitos secundarios vegetales y sus rutas metabólicas. Se presentan sombreados los precursores provenientes del metabolismo primario de la planta (Adaptado de Lindroth, 1989).

Figure 3. Secondary plant metabolites and their metabolic pathways. The precursors from the primary metabolism of the plant are shaded (Adapted from Lindroth, 1989).

provocan disminución en la digestibilidad (Kamra *et al.*, 2006; Waghorn, 2008). Por su capacidad de hidrólisis, los taninos se pueden clasificar en hidrolizables y condensados. Barbehenn y Constabel (2011) mencionan que los taninos hidrolizables son ésteres que reaccionan ante gran variedad de reactivos ácidos, sales o enzimas; estructuralmente están conformados por un glúcido (casi siempre glucosa) enlazada a cantidades diversas de ácidos orgánicos (fenólico, gálico o elágico). Por el contrario, los taninos condensados no tienen la capacidad de hidrolizarse en presencia de ácidos orgánicos o complejos enzimáticos; contienen flavonoides, azúcares y cantidades menores de aminoácidos (Peña, 2007<sup>1</sup>).

El grupo de las saponinas está compuesto por glucósidos con alto peso molecular, están conformados por un segmento hidrófobo y un azúcar hidrofílica. La parte hidrófoba puede estar compuesta de

algunos sacáridos como glucosa, arabinosa, xilosa o galactosa. Sparg *et al.* (2004) clasifican en dos grupos a las saponinas con base a la estructura del segmento hidrófobo: esteroides y triterpenos, ambos son amargos, con solubilidad en H<sub>2</sub>O, así como con capacidad de saponificarse formando burbujas y espuma (Oleszek, 2002; Vincken *et al.*, 2007).

La principal característica de los aceites esenciales es que son compuestos provistos de sabor y aroma particular de cada planta incluidos flores, frutos y semillas (Losa, 2001). Dorman y Deans (2000) los describen bioquímicamente como hidrocarburos alifáticos de bajo peso molecular mezclados con diverso ácidos, cetonas, alcoholes, ésteres, éteres, aldehídos y cetonas. Los aceites esenciales con mayor actividad biológica son los monoterpenos, sesquiterpenos y fenilpropanoides (Castillejos *et al.*, 2007).

<sup>1</sup> Peña-Rodríguez, C. 2007. Caracterización y estudio de la reactividad de extractos tánicos condensados e hidrolizables. Análisis de las propiedades fisicoquímicas y mecánicas de resinas fenólicas de tipo novolaca modificadas con dichos extractos. Memoria para obtener el grado de Doctora en Ciencias químicas. Escuela Universitaria Politécnica. Departamento de Ingeniería Química y del Medio Ambiente. Donostia, San Sebastián. 221p.

## Las plantas como Alimento para los Animales Herbívoros

Las plantas tras ser ingeridas por animales herbívoros, pueden ser digeridas, absorbidas y utilizadas para la obtención de energía y diversos componentes químicos para la construcción de sus células y tejidos. Dentro de este concepto de alimento animal, se considera la hierba y el heno aunque no todos sus componentes sean digestibles (McDonald *et al.*, 2002).

Los herbívoros varían en tamaño y en preferencias alimenticias, pueden especializarse en ser foliófagos, xilófagos, nectívoros, frugívoros, granívoros, rizófagos, polinófagos, o de diversas partes de la planta.

Una estrategia común entre los rumiantes para evadir los efectos de los metabolitos secundarios de las plantas, es desarrollar adaptaciones para albergar simbiontes microbianos que les ayudan a aumentar la digestibilidad de una planta pudiendo degradar compuestos de la pared celular de las plantas o

ayudando a degradar las toxinas vegetales (Granados-Sánchez *et al.*, 2008) (Figura 4).

Los rumiantes se caracterizan por su capacidad para alimentarse de pasto o forraje y utilizarlo para la propia formación de músculo y leche, esta característica se basa en la posibilidad de poder degradar los carbohidratos estructurales propios del forraje, como celulosa, hemicelulosa y pectina. Los forrajes son de gran importancia en la producción animal puesto que pueden cubrir del 45 al 100% de una ración de los rumiantes dependiendo del tipo de explotación. Las hojas e incluso las vainas de plantas arbóreas y arbustivas de la familia de las leguminosas, como forraje, representan una estrategia de uso actual en la alimentación de rumiantes (Delgado y Chongo, 2007; Clavero, 2011).

## Uso de Plantas en la Alimentación de los Rumiantes

Muchas especies de árboles y arbustos en el trópico tienen buenas características forrajeras. Empero, una

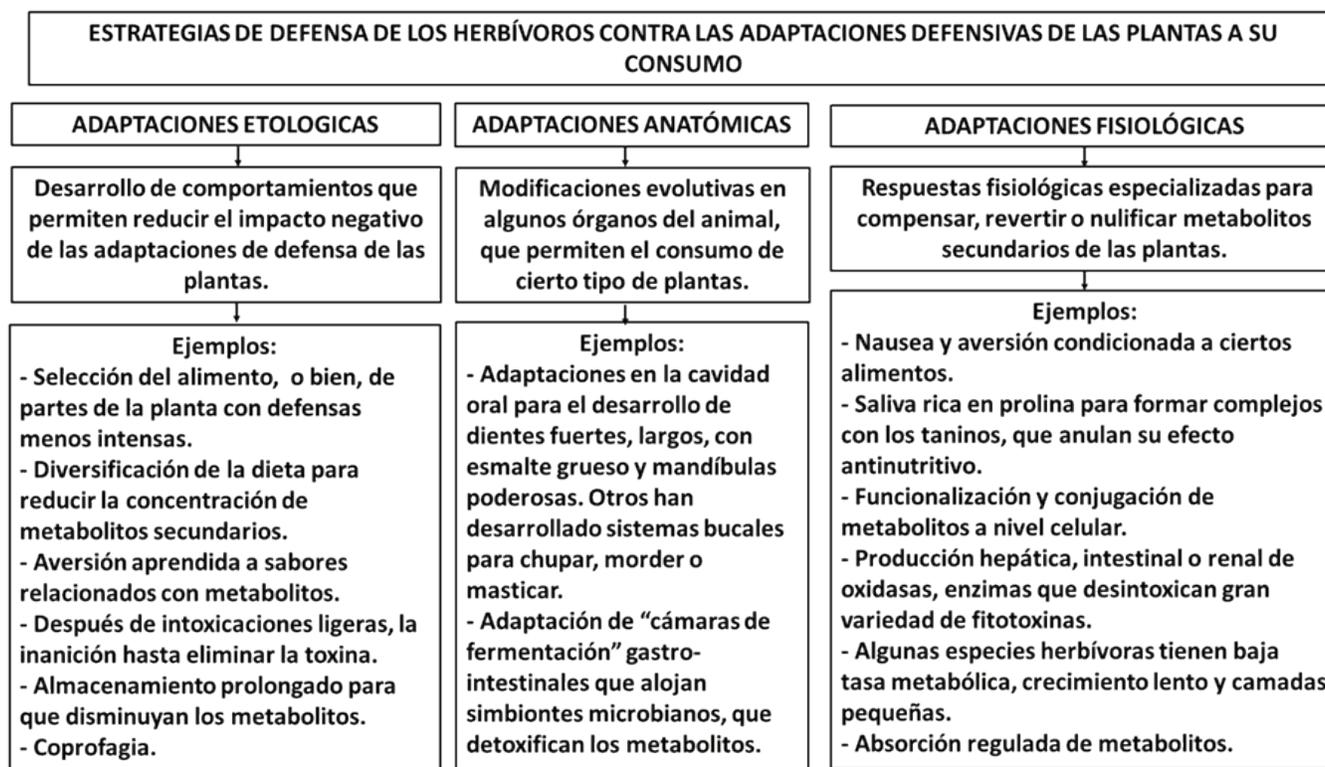


Figura 4. Estrategias de defensa de los herbívoros contra las adaptaciones defensivas de las plantas a su consumo (Adaptado de Freeland y Janzen, 1974; Bryant *et al.*, 1991; Ramos *et al.*, 1998; Dearing *et al.*, 2005; Ganados-Sánchez *et al.*, 2006).

Figure 4. Herbivorous defense strategies against defensive adaptations of plants to their consumption (Adapted from Freeland and Janzen, 1974; Bryant *et al.*, 1991; Ramos *et al.*, 1998; Dearing *et al.*, 2005; Cattle -Sánchez *et al.*, 2006).

desventaja evidente es que, con mucha frecuencia, los vegetales provenientes de regiones tropicales y subtropicales, son ricos en diversos metabolitos secundarios potencialmente dañinos para el ganado e incluso para los consumidores de los productos obtenidos de éstos (Ojeda, 1996). La presencia de metabolitos secundarios en las plantas de uso forrajero, también puede afectar negativamente la palatabilidad, la digestibilidad y absorción de nutrientes. Lo anterior limita el uso de diversos ingredientes de origen tropical en la alimentación de rumiantes, como lo pueden ser árboles, arbustos e incluso subproductos y desechos de productos agroindustriales (Ortiz *et al.*, 2014). El grado de afectación que presenten los animales individualmente estará relacionado con su capacidad enzimática, factores genéticos, estado de salud y nutricional del animal, así como la edad (McLean y Duncan, 2003). Existen limitaciones en el uso de plantas para la alimentación animal, por ejemplo, la plena utilización de *Leucaena leucocephala* y *Gliricidia sepium* se ve obstaculizada por la presencia de sustancias tóxicas como la mimosina y cumarina, respectivamente (Babayemi *et al.*, 2006).

### Presencia de Metabolitos Secundarios en Dietas para Rumiantes

Patra y Saxena (2010) mencionan que se han estudiado y reportado más de  $2 \times 10^5$  diferentes compuestos bioquímicos identificados como metabolitos secundarios; todos ellos conforman un grupo de muy alta heterogeneidad, la cual se explica por las diferentes condiciones físicas y edafológicas en las que se desarrollan las plantas. Actualmente se ha incursionado en la utilización de plantas arbóreas y arbustivas como fuente de alimento para el ganado productor de carne y leche, principalmente en las regiones tropicales; sin embargo, su uso se puede ver limitado debido a que poseen cantidades considerables de sustancias químicas naturales que son potencialmente peligrosas para la homeostasis de los animales. Entre los principales efectos negativos de los metabolitos vegetales en los herbívoros están la toxicidad, los efectos oxidantes o antioxidantes, inhibición de la digestibilidad, afectación en la degradación proteínica, diuresis, depresión de la actividad microbiana del rumen, alteraciones en el balance de sodio, además que es muy costoso energéticamente, la desintoxicación del metabolismo (Iason, 2005). Para mitigar lo anterior,

los animales en pastoreo, diversifican el consumo de especies vegetales con diferentes niveles de metabolitos secundarios tóxicos, de forma tal que les sea posible cubrir sus necesidades nutricionales, sin alcanzar niveles tóxicos por metabolitos vegetales (Distel y Villalba, 2007). Se ha demostrado que los herbívoros aprenden mediante ensayos de acierto-error que plantas deben evitar comer, o bien comerlas moderadamente (Iason y Villalba, 2006).

Un ejemplo de este tipo de plantas que frecuentemente están en las dietas del ganado es *Acacia* spp., la cual presenta en su composición química los siguientes niveles de metabolitos secundarios (presentados en porcentaje de materia seca): fenoles totales 1.53, taninos condensados 0.12, esteroides totales 3.76, alcaloides 0.19, terpenos totales 1.15, saponinas totales 2.79, compuestos amargos 3.89 (García *et al.*, 2008), debido a la adaptación de la microbiota del rumen (Ramos *et al.*, 1998), la presencia de éstos metabolitos secundarios pueden no causar problemas digestivos o de salud (Makkar, 2003).

Aunque el sabor desagradable de las plantas está relacionado con el contenido de metabolitos secundarios potencialmente tóxicos (Foley y Moore, 2005). En casos severos, de intoxicación se pueden presentar diversos daños en la fisiología y salud del animal (Figura 5).

### Efecto de los Metabolitos Secundarios en los Rumiantes

Algunos de los metabolitos secundarios de las plantas como las saponinas tienen efectos en la fermentación de los rumiantes, estas se unen a los azúcares conjugados forman espumas estables al entrar en contacto con el agua y el calor del contenido ruminal, confiriéndole potencialidad como factor timpánico, tienen un característico sabor amargo (Vélez *et al.*, 2014). Por su efecto irritante en la mucosa bucal y de la faringe, presentan una baja palatabilidad, lo cual provoca bajo consumo voluntario de las plantas que contienen estos compuestos. Las saponinas inhiben el crecimiento de la población de protozoarios ruminales y de bacterias celulolíticas, además, forman complejos insolubles con algunos minerales como calcio, hierro y zinc; haciéndolos indisponibles para el animal (Carro *et al.*, 2017). También las plantas sintetizan una gran variedad de compuestos fenólicos, estas sustancias derivan del fenol, un anillo aromático con un grupo

hidroxilo. Comprenden moléculas como los ácidos fenólicos y polímeros complejos como los taninos y la lignina (Ávalos y Pérez-Urria, 2009). La lignina limita la degradabilidad de la dieta, los isoflavones pueden tener actividad estrogénica en animales en pastoreo, estas sustancias pueden afectar la fertilidad de machos y hembras (Carmona, 2007).

La cumarina es otro metabolito secundario perteneciente al grupo de los isoflavones, que se encuentra ampliamente distribuida entre las leguminosas. Este compuesto se libera durante la fermentación en el rumen, se le atribuye efecto hemorrágico debido a su actividad específica antivitaminas K. Además, se ha reportado que la presencia de cumarinas en el follaje de las arbóreas afecta su palatabilidad. También tiene efecto anti fúngico que puede afectar la degradación de los carbohidratos estructurales de los forrajes (Vélez *et al.*, 2014).

Otros metabolitos como los flavonoides son compuestos fenólicos que se encuentran en todo el reino vegetal, están presentes en altas concentraciones en la epidermis de las hojas y cascaras de las frutas, se ha determinado que los flavonoides reducen la producción ruminal de metano y estimulan el metabolismo microbiano en rumen (Patra y Saxena, 2010; Bodas *et al.*, 2012). También se ha reportado que mejoran la tasa de fermentación de la dieta, con un aumento en la liberación de acetato y propionato, reduciendo así las emisiones de metano; adicionalmente se ha reportado que tienen efectos antiinflamatorios, antivirales o antialérgicos (Martínez *et al.*, 2002).

Los taninos son otro grupo heterogéneo de compuestos fenólicos solubles en agua, estos compuestos se encuentran en arbustos y árboles forrajeros, leguminosas, frutas, cereales y granos, se han dividido en dos grupos con base a su origen químico: hidrolizables y condensados (Vélez *et al.*, 2014). Los taninos afectan la digestibilidad de la celulosa en rumen debido a la disminución de la actividad microbiana, también alteran la estructura de la celulosa, evitan la fijación de los microorganismos y el proceso fermentativo. El efecto inhibitorio de los taninos sobre la descomposición de la celulosa y la hemicelulosa en rumen se debe a la inactivación de las exoenzimas microbianas involucradas en el proceso de hidrólisis. Adicionalmente disminuyen la absorción de nutrientes, principalmente aminoácidos esenciales como metionina y lisina (Carmona, 2007). Los taninos también pueden formar complejos con otros

componentes de los alimentos (minerales, almidón y celulosa), por lo que pueden reducir la digestibilidad de la dieta (Carro *et al.*, 2017).

Estell (2010) reporta que los factores bióticos y abióticos presentes en donde se desarrollan las plantas, tienen efecto directo sobre el tipo y concentración de metabolitos secundarios. Entre los factores bióticos, Briskin (2000) y Marienhagen y Bott (2013) reportan que intervienen factores intrínsecos de las plantas como es el metabolismo y la capacidad de producción bioquímica de metabolitos; mientras que Pavarini *et al.* (2012) y Gershenzon *et al.* (2000) mencionan que entre los factores abióticos se encuentran las condiciones edafológicas, cantidad e intensidad de rayos ultravioleta, disponibilidad y calidad del agua, temperatura ambiental, entre otros.

Los microorganismos ruminales tienen la capacidad de transformar algunos compuestos secundarios, alterando con ello, su toxicidad. Se ha reportado que posterior a un período de adaptación, la microbiota ruminal es capaz de desnaturalizar y revertir los efectos tóxicos de metabolitos secundarios vegetales como el ácido oxálico (Duncan *et al.*, 1997), el ácido tánico (Skene y Brooker, 1995) y los taninos (Silanikove *et al.*, 1996).

Aunque anteriormente se consideraba a los metabolitos secundarios vegetales como factores anti-nutricionales, en la actualidad se ha demostrado que bajo ciertas restricciones algunos de ellos pueden llegar a tener efectos benéficos cuando se utilizan en la alimentación animal o como medicina (Makkar *et al.*, 2009). Se ha reportado que algunos metabolitos secundarios de las plantas, como los flavonoides, tienen una función importante en el proceso de degradación del alimento por microorganismos ruminales. Se ha reportado que al interactuar los microorganismos ruminales con las plantas, los metabolitos secundarios actúan como moléculas señal repelente de bacterias patógenas, o atrayente de bacterias benéficas; ello sugiere que son potencialmente útiles para la elaboración de suplementos alimenticios prebióticos para ser usados en nutrición animal (Galicia-Jiménez *et al.*, 2011). Los metabolitos secundarios de las plantas, ejemplo, los taninos, han sido empleados como aditivos naturales para manipular la fermentación ruminal pudiendo aumentar la cantidad de proteína mediante la formación de proteína sobrepasante en el rumen, mejorando la respuesta animal al consumo de forrajes (Makkar, 2003), o bien, disminuyendo

la producción de metano mediante el uso de saponinas (Wang *et al.*, 2000; Muetzel *et al.*, 2003; Patra *et al.*, 2006) a través de la inhibición de los protozoarios del rumen, o bien reducirlos en número y actividad (Patra y Saxena, 2010).

Así también se ha determinado que diferentes biomoléculas con capacidad de actuar biológicamente como antioxidantes, antiinflamatorias, anticoagulantes, antimicrobianas (Narayana *et al.*, 2001; Paladino y Zuritz, 2011; Wink, 2015); sin embargo, es necesario realizar un análisis de costo-beneficio del uso de los metabolitos secundarios como terapéuticos, debido a que pueden alterar las funciones digestivas y perjudicar la salud del animal (Athanasiadou y Kyriazakis, 2004).

## CONCLUSIONES

Las plantas y los rumiantes han evolucionado juntos, las características fotosintéticas de las plantas han provocado que sean la base de las cadenas tróficas, donde los rumiantes son quienes se alimentan de ellas. Como medio de defensa, las plantas han desarrollado diferentes estrategias para desincentivar, reducir o controlar su consumo por parte de los herbívoros. Entre las estrategias más efectivas está la formación de metabolitos secundarios, que permiten la supervivencia de las especies vegetales. Los rumiantes a pesar de haber desarrollado adaptaciones etológicas, anatómicas y fisiológicas para evadir a los metabolitos secundarios, con frecuencia presentan diferentes grados de intoxicación. Sin embargo, en últimas fechas, se ha identificado que los metabolitos secundarios, en dosis adecuadas pueden ser aliados que hacen más eficientes los procesos de nutrición animal, como ocurre con la mejoría en la digestibilidad de proteína, la reducción la producción de metano o el incremento de proteína de sobrepaso ruminal. Es importante conocer las especies vegetales con las que se alimentan los rumiantes para poder desarrollar una estrategia que permita la armoniosa coevolución de plantas y animales.

## LITERATURA CITADA

Acamovic, T. and J. D. Brooker. 2005. Biochemistry of plant secondary metabolites and their effects in animals. *Proc. Nutr. Soc.* 64: 403-412. doi: <https://doi.org/10.1079/PNS2005449>.  
 Athanasiadou, S. and I. Kyriazakis. 2004. Plant secondary metabolites: antiparasitic effects and their role in ruminant production systems. *Proc. Nutr. Soc.* 63: 631-639. doi: [10.1079/PNS2004396](https://doi.org/10.1079/PNS2004396).

Ávalos-García, A. y E. Pérez-Urria. 2009. Metabolismo secundario de plantas. *Reduca (Biología) Serie Fisiol. Veg.* 2: 119-145.  
 Azorín A., J. y D. Gómez G. 2008. Estrategias de las plantas frente al consumo de los herbívoros. pp. 189-203. *In:* F. Fillat, R. García-González, D. Gómez y R. Reiné (eds.). *Pastos del Pirineo*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. ISBN: 978-84-00-08614-5.  
 Babayemi, O. J., F. T. Ajayi, A. A. Taiwo, M. A. Bamiloke, and A. K. Fajimi. 2006. Performance of West African dwarf goats fed *Panicum maximum* and concentrate diets supplemented with *Lablab* (*Lablab purpureus*), *Leucaena* (*Leucaena leucocephala*) and *Gliricidia* (*Gliricidia sepium*) foliage. *Nigerian J. Anim. Product.* 33: 102-111.  
 Barbehenn, R. V. and C. P. Constabel. 2011. Review Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry* 72: 1551-1565. doi: [10.1016/j.phytochem.2011.01.040](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.01.040).  
 Behmer, S. T., S. J. Simpson, and D. Raubenheimer. 2002. Herbivore foraging in chemically heterogeneous environments: Nutrients and secondary metabolites. *Ecology* 83: 2489-2501. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2489:HFICHE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2489:HFICHE]2.0.CO;2).  
 Bennett, R. N. and R. M. Wallsgrove. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytol.* 127: 617-633. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02968.x>.  
 Bodas, R., N. Prieto, R. García-González, S. Andrés, F. J. Giráldez, and S. López. 2012. Manipulation of rumen fermentation and methane production with plant secondary metabolites. *Anim. Feed Sci. Technol.* 176: 78-93. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2012.07.010>.  
 Briskin, D. P. 2000. Medicinal plants and phytomedicines. Linking plant biochemistry and physiology to human health. *Plant Physiol.* 124: 507-514. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.124.2.507>.  
 Bryant, J. P., F. D. Provenza, J. Pastor, P. B. Reichardt, T. P. Clausen, and J. T. du Toit. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 22: 431-446. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.002243>.  
 Carmona A., J. C. 2007. Efecto de la utilización de arbóreas y arbustivas forrajeras sobre la dinámica digestiva en bovinos. *Rev. Lasallista Investig.* 4: 40-50.  
 Carro, M. D., C. Saro, I. Mateos, A. Díaz y M. J. Ranilla. 2017. Perspectivas y retos de los extractos vegetales como aditivos alimentarios en rumiantes. *Albeitar* 179: 4-6.  
 Castillejos, L., S. Calsamiglia, A. Ferret, and R. Losa. 2007. Effects of dose and adaptation time of a specific blend of essential oil compounds on rumen fermentation. *Anim. Feed Sci. Technol.* 132: 186-201. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2006.03.023>.  
 Cipollini, M. L. and D. J. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am. Nat.* 150: 346-372. doi: <https://doi.org/10.1086/286069>.  
 Clavero, T. 2011. Agroforestería en la alimentación de rumiantes en América Tropical. *Rev. Zulia* 2: 11-35.  
 Croteau, R., T. M. Kutchan, and N. G. Lewis. 2000. Natural products (Secondary metabolites). pp. 1250-1318. *In:* B. Buchanan, W. Gruissem and R. R. Jones (eds.). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Vol. 24. American Society of Plant Physiologists. Rockville, MD, USA.

- Dearing, M. D., W. J. Foley, and S. McLean. 2005. The influence of plant secondary metabolites on the nutritional ecology of herbivorous terrestrial vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36:169-189. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152617>.
- Delgado, D. C. y B. Chongo. 2007. Composición bromatológica y degradabilidad ruminal *in situ* de leguminosas tropicales herbáceas con perspectivas de uso en los sistemas productivos ganaderos. *Rev. Cubana Cienc. Agríc.* 41: 343-346.
- Distel, R. A. y J. J. Villalba. 2007. Diversidad vegetal, selección de dieta y producción animal. *Rev. Arg. Produc. Anim.* 27: 55-63.
- Dorman, H. J. D. and S. G. Deans. 2000. Antimicrobial agents from plants: Antibacterial activity of plant volatile oils. *J. Appl. Microbiol.* 88: 308-316. doi: [10.1046/j.1365-2672.2000.00969.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2000.00969.x).
- Duncan, A. J., P. Frutos, and S. A. Young. 1997. Rates of oxalic acid degradation in the rumen of sheep and goats in response to different levels of oxalic acid administration. *Anim. Sci.* 65: 451-455. doi: <https://doi.org/10.1017/S135772980000864X>.
- Edwards, R. and J. A. Gatehouse. 1999. Secondary metabolism. pp. 193-218. *In: P. J. Lea and R. C. Leegood (eds.). Plant Biochemistry and Molecular Biology.* John Wiley y Sons Ltd. Rockville, MD, USA.
- Estell, R. E. 2010. Coping with shrub secondary metabolites by ruminants. *Small Rumin. Res.* 94: 1-9. doi: <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2010.09.012>.
- Foley, W. J. and B. D. Moore. 2005. Plant secondary metabolites and vertebrate herbivores – from physiological regulation to ecosystem function. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 430-435. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.05.009>.
- Freeland, W. J. and D. H. Jansen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108: 269-289.
- Galicia-Jiménez, M. M., C. Sandoval-Castro, R. Rojas-Herrera y H. Magaña-Sevilla. 2011. Quimiotaxis bacteriana y flavonoides: perspectivas para el uso de probióticos. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 14: 891-900.
- García, D. E., M. G. Medina, M. Soca e I. L. Montejo. 2005. Toxicidad de las leguminosas forrajeras en la alimentación de los animales monogástricos. *Pastos y Forrajes* 28: 279-289.
- García, D. E., M. G. Medina, L. J. Cova, J. Humbría, A. Torres y P. Moratinos. 2008. Preferencia caprina por especies forrajeras con amplia distribución en el estado Trujillo, Venezuela. *Arch. Zootec.* 57: 403-413.
- Gershenson, J., M. E. McConkey, and R. B. Croteau. 2000. Regulation of monoterpene accumulation in leaves of peppermint. *Plant Physiol.* 122: 205-213. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.122.1.205>.
- Granados-Sánchez, D., P. Ruíz-Puga y H. Barrera-Escorcía. 2008. Ecología de la herbivoría. *Rev. Chapingo Serie Cienc. For. Amb.* 4: 51-63.
- Hartmann, T. 2007. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68: 2831-2846. doi: [10.1016/j.phytochem.2007.09.017](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.09.017).
- Iason, G. 2005. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: Ecological perspectives. *Procc. Nutr. Soc.* 64: 123-131. doi: [10.1079/pns2004415](https://doi.org/10.1079/pns2004415).
- Iason, G. and J. J. Villalba. 2006. Behavioral strategies of mammal herbivores against plant secondary metabolites: The avoidance-tolerance continuum. *J. Chem. Ecol.* 32: 1115-1132. doi: [10.1007/s10886-006-9075-2](https://doi.org/10.1007/s10886-006-9075-2).
- Kamra, D. N., N. Agarwal, and L. C. Chaudhary. 2006. Inhibition of ruminal methanogenesis by tropical plants containing secondary compounds. *Int. Congress Series* 1293: 156-163. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ics.2006.02.002>.
- Lindroth, R. L. 1989. Mammalian herbivore-plant interactions. pp. 163-204. *In: W. G. Abrahamson (ed.). Plant-animal interactions.* McGraw-Hill. New York, NY, USA.
- Losa, R. 2001. The use of essential oils in animal nutrition. pp. 39-44. *In: J. Brufau (ed.). Feed manufacturing in the Mediterranean region. Improving safety: From feed to food.* Zaragoza: CIHEAM (Cahiers Options Méditerranéennes; n. 54). 3. Conference of Feed Manufacturers of the Mediterranean, 2000/03/22-24, Reus (Spain). <http://om.ciheam.org/om/pdf/c54/01600009.pdf>.
- Martínez F., S., J. González G., J. M. Culebras y M. J. Tuñón. 2002. Los flavonoides: propiedades y acciones antioxidantes. *Nutr. Hosp.* 17: 271-278.
- McDonald, P., R. A. Edwards, J. F. D. Greenhalgh y C. A. Morgan. 2002. *Nutrición Animal.* Acriba, S.A. España.
- McLean, S. and A. Duncan. 2006. Pharmacological perspectives on the detoxification of plant secondary metabolites: Implications for ingestive behavior of herbivores. *J. Chem. Ecol.* 32: 1213-1228. doi: <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9081-4>.
- Makkar, H. P. S. 2003. Effects and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins, and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds: Review. *Small Rumin. Res.* 49: 241-256. doi: [https://doi.org/10.1016/S0921-4488\(03\)00142-1](https://doi.org/10.1016/S0921-4488(03)00142-1).
- Makkar, H. P. S., T. Norvsambuu, S. Lkhagvatseren, and K. Becker. 2009. Plant secondary metabolites in some medicinal plants of Mongolia used for enhancing animal health and production. *Tropicultura* 27: 159-167.
- Marienhagen, J. and M. Bott. 2013. Metabolic engineering of microorganisms for the synthesis of plant natural products. *J. Biotechnol.* 163: 166-178. doi: [10.1016/j.jbiotec.2012.06.001](https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2012.06.001).
- Muetzel, S., E. M. Hoffmann, and K. Becker. 2003. Supplementation of barley straw with *Sesbania pachycarpa* leaves in vitro: effects on fermentation variables and rumen microbial population structure quantified by ribosomal RNA-targeted probes. *British J. Nutr.* 89: 445-453. doi: [10.1079/BJN2002813](https://doi.org/10.1079/BJN2002813).
- Narayana, D. R., R. M. Sripal, M. R. Chaluvadi, and D. R. Krishna. 2001. Bioflavonoids classification, pharmacological, biochemical, effects and therapeutic potential. *Indian J. Pharmacol.* 33: 2-16.
- Oleszek, W. A. 2002. Chromatographic determination of plant saponins. *J. Chromatogr.* 967: 147-162. doi: [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)01556-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)01556-4).
- Ojeda, F. 1996. Factores antinutricionales presentes en los árboles forrajeros. Memorias de del Diplomado en Silvopastoreo. EEPF "Indio Hatuey". Matanzas, Cuba.
- Ortiz, D. M., S. L. Posada y R. R. Noguera. 2014. Efecto de metabolitos secundarios de las plantas sobre la emisión

- entérica de metano en rumiantes. *Livestock Research for Rural Development*. Volume 26, Artículo #211. <http://www.lrrd.org/lrrd26/11/orti26211.html> (Consulta: septiembre 14, 2018).
- Oyama, K. y F. Espinoza. 1986. Herbívoros y plantas ¿cómo interactúan? *Ciencias* 9: 38-46.
- Paladino, S. y C. A. Zuritz. 2011. Antioxidant grape seed (*Vitis vinifera* L.) extracts efficiency of different solvents on the extraction process. *Rev. Fac. Cienc. Agr.* 43: 187-19.
- Patra, A. K., D. N. Kamra, and N. Agarwal. 2006. Effect of plant extracts on *in vitro* methanogenesis, enzyme activities and fermentation of feed in rumen liquor of buffalo. *Anim. Feed Sci. Technol.* 128: 276-291. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2005.11.001>.
- Patra, A. K. and J. Saxena. 2010. A new perspective on the use of plant secondary metabolites to inhibit methanogenesis in the rumen. *Phytochemistry* 71: 1198-1222. doi: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.05.010>.
- Pavarini, D. P., S. P. Pavarini, M. Niehues, and N. P. Lopes. 2012. Exogenous influences on plant secondary metabolite levels. *Anim. Feed Sci. Technol.* 176: 5-16. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2012.07.002>.
- Piñol, M. T., J. Palazón y R. M. Cusidó. 2008. Introducción al metabolismo secundario. pp. 323-348 *In: J. Azcón-Bieto y M. Talón* (eds.). *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw-Hill Interamericana de España, S.L. Madrid, España. ISBN: 978-84-481-9293-8.
- Ramos, G., P. Frutos, F. J. Giráldez y A. R. Mantecón. 1998. Los compuestos secundarios de las plantas en la nutrición de los herbívoros. *Arch. Zootec.* 47: 597-620.
- Sepúlveda-Jiménez, G., H. Porta y M. Rocha. 2003. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Rev. Mex. Fitopatol.* 2: 355-363.
- Silanikove, N., N. Gilboa, A. Perevolostky, and Z. Nitsan. 1996. Goats fed tannin-containing leaves do not exhibit toxic syndromes. *Small Rumin. Res.* 21: 195-201. doi: [https://doi.org/10.1016/0921-4488\(95\)00833-0](https://doi.org/10.1016/0921-4488(95)00833-0).
- Skene, I. K. and D. J. Brooker. 1995. Characterization of tannin acylhydrolase activity in the ruminal bacterium *Selenomonas ruminantium*. *Anaerobe* 1: 321-327.
- Sparg, S. G., M. E. Light, and J. van Staden. 2004. Biological activities and distribution of plant saponins. *J. Ethnopharmacol.* 94: 219-243. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.05.016>.
- Vélez-Terranova, M., R. Campos-Gaona y H. Sánchez-Guerrero. 2014. Uso de metabolitos secundarios de las plantas para reducir la metanogénesis ruminal. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 17: 489-499.
- Vincken, J. P., L. Heng, A. de Groot, and H. Gruppen. 2007. Saponins, classification and occurrence in the plant kingdom. *Phytochemistry* 68: 275-297. doi: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.10.008>.
- Wang, Y., T. A. McAllister, L. J. Yanke, and P. R. Cheeke. 2000. Effect of steroidal saponin from *Yucca schidigera* extract on ruminal microbes. *J. Appl. Microbiol.* 88: 887-896. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2000.01054.x>.
- Waghorn, G. 2008. Beneficial and detrimental effects of dietary condensed tannins for sustainable sheep and goat production-Progress and challenges. *Anim. Feed Sci. Technol.* 147: 116-139. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2007.09.013>.
- Wallace, R. J. 2004. Antimicrobial properties of plant secondary metabolites. *Proc. Nutr. Soc.* 63: 621-629. doi: <https://doi.org/10.1079/PNS2004393>.
- Wink, M. 1988. Plant breeding: Importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. *Theor. Appl. Genet.* 75: 225-233. doi: <https://doi.org/10.1007/bf00303957>.
- Wink, M. 1998. Introduction: Biochemistry, role and biotechnology of secondary metabolites. pp. 1-17. *In: M. Wink M.* (ed.). *Biochemistry of Plant Secondary Metabolism*. Annual Plant Reviews. Sheffield Academic Press Ltd. London, UK. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0018>
- Wink, M. 2003. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry* 64: 3-19. doi: [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00300-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00300-5).
- Wink, M. 2012. Medicinal plants: a source of anti-parasitic secondary metabolites. *Molecules* 17: 12771-12791. doi: <https://doi.org/10.3390/molecules171112771>.
- Wink, M. 2015. Modes of action of herbal medicines and plant secondary metabolites. *Medicines* 2: 251-286. doi: <https://doi.org/10.3390/medicines2030251>.