

83
2ej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA



**ADSORCION DE BACTERIAS RUMINALES A
LA PARED CELULAR DE LOS FORRAJES, EN
PROCESO DE DEGRADACION: ESTUDIO
RECAPITULATIVO DE 1978 A 1988.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
MEDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA
P R E S E N T A
CARLOS ALBERTO GONZALEZ CASTRO

Asesor: M.V.Z. LUCAS MELGAREJO VELAZQUEZ

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	1
INTRODUCCION.....	2
1 . DESARROLLO DEL TEMA.....	4
1.1 Constituyentes de la célula vegetal	
1.2 Pared celular	
1.3 Epidermis	
1.4 Tejidos vasculares	
1.5 Tejidos fundamentales	
1.6 Desarrollo y maduración de las hojas	
1.6.1 Mesófilo	
1.6.2 Haces vasculares	
1.6.3 Composición química de la pared celular	
1.7.0 Degradación en el rúmen	
1.7.1 Degradación de la pared celular	
1.7.2 Adsorción de las bacterias ruminales a la pared celular del forraje	
1.7.3 Factores que afectan la adsorción	
2 . ANALISIS DE LA INFORMACION	27
LITERATURA CITADA.....	28
ILUSTRACIONES.....	32

RESUMEN

GONZALEZ CASTRO CARLOS ALBERTO. Adsorción de bacterias ruminales a la pared celular de los forrajes, en proceso de degradación: Estudio recapitulativo de 1978 a 1988 (bajo la dirección de Lucas Melgarejo Veldzquez).

En la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, se realizó un Estudio recapitulativo que incluye información relevante de los años 1978 a 1988 referente a la adsorción bacteriana ruminal sobre la pared celular de los forrajes, con el objeto de hacerla disponible a estudiantes y profesionales de la Medicina Veterinaria y Zootecnia.

Durante el curso de la digestión de los forrajes a nivel ruminal, los polímeros de los carbohidratos de las paredes celulares pueden ser completamente digeridos por las especies adsorbentes de bacterias ruminales. Este proceso depende del tipo de planta, maduración y propiedades físico químicas de los constituyentes celulares que determinan su mayor o menor digestibilidad la cual es el resultado de la interacción en el complejo ecosistema ruminal: microorganismos-adhesión-pared celular. Dentro de éstos microorganismos hay una gran cantidad de bacterias que degradan la mayor parte de las estructuras vegetales. Esta degradación está influenciada por la concentración, solubilidad, degradabilidad y disponibilidad de sustratos simples derivados de la misma actividad bacteriana sobre el tejido vegetal. La adsorción de las bacterias a los sustratos predomina en la epidermis, floema y esclerenquima de la planta y otras especies actúan sobre el mesófilo, aunque éstos tejidos (floema y mesófilo) pueden ser degradados sin adsorción. También las bacterias son capaces de producir enzimas extracelulares como celulasa y hemicelulasa. Esto indica que el mecanismo de degradación, varía de acuerdo a la especificidad enzimática sobre la pared celular. En estudios de microscopía electrónica se han cuantificado zonas de degradación muy importantes, que indican una fuerte acción sobre las paredes celulares por enzimas bacterianas con adsorción directa. Hasta éstos últimos años se ha venido estudiando éste fenómeno presentándose evidencia de la importancia que tiene en la degradación de los forrajes a nivel ruminal. Pocos investigadores, entre los que destacan Akin, Costerton, Cheng, Latham han trabajado en el tema. En nuestro país no se ha trabajado al respecto y concluimos que tiene gran importancia y aplicación en la alimentación de los rumiantes, recomendándose hacer investigación sobre el tema.

I N T R O D U C C I O N

La pared celular de los forrajes juega un papel importante en cuanto a la calidad del alimento para los rumiantes sobre todo en pastoreo. El forraje debe ser atacado, degradado químicamente y convertido en fuente de energía y proteína por los microorganismos del rúmen.

La población microbiana es diversa y en forma diferente ataca la pared celular del vegetal para su degradación, la organización y composición de la pared celular de la planta es el factor que mas influye en la digestibilidad de la fibra por los microorganismos (6). Bacterias, protozoarios, hongos y levaduras en el rúmen son indispensables para la digestión de la pared celular, que no puede ser atacada por enzimas de los mamíferos (31). En el rúmen hay una simbiosis entre los microorganismos y el animal y en éste compartimento ocurre gran parte de la digestión microbiana de los alimentos (29).

La diferente población microbiana, permite la formación de metabolitos, pudiendo haber alteraciones cuando cambia la proporción de forrajes y concentrados en la dieta (25,30). La mayoría de los carbohidratos que ingieren los rumiantes son polímeros como celulosa, hemicelulosa, pectina y almidón que por hidrólisis dan origen a mono, di, tri y oligosacáridos.

La glucosa es el principal producto de la degradación enzimática bacteriana. De los componentes de la fibra, las bacterias

son el grupo dominante en cuanto a la degradación de la glucosa (6). Para entender la digestibilidad de la celulosa son importantes sus propiedades intrínsecas, como la microestructura (cristalina o amorfa) y la asociación con hemicelulosa, lignina y sílice por ello es resistente a la degradación y contribuye a aumentar la rigidez y resistencia mecánica de las paredes celulares (43).

Con base en el proceso de degradación de la pared celular, se hará un estudio recapitulativo del fenómeno de la adsorción de las bacterias al forraje, dada la importancia de ésta estrecha unión sustrato-microorganismo, bajo los puntos:

Pared celular de la planta, aspectos en la degradación de la pared celular, adsorción de las bacterias ruminales a la pared celular y análisis de la información revisada.

El objetivo de éste estudio, es proporcionar información recopilada, reciente y relevante sobre el tema a los alumnos de Licenciatura y profesionales de la Medicina Veterinaria así como sentar un precedente para despertar interés de investigación al respecto.

1 . DESARROLLO DEL TEMA

1.1 Constituyentes de la célula vegetal

La célula vegetal está constituida básicamente por el protoplasto. Dentro de éste se localizan el núcleo, ribosomas, mitocondrias, dictiosomas o aparato de Golgi, vacuola central y plastidios (cloroplastos, amiloplastos y leucoplastos) (38).

Además tiene una membrana celular similar a las membranas animales en el modelo del mosaico fluido de naturaleza lipoproteínica (37). Rodeando a las membranas celulares se encuentran las paredes celulares que están constituidas por complejos grupos de polisacáridos estructurales.

1.2 Pared celular

La pared celular determina en gran parte la forma de la célula, tiene funciones protectoras y de sostén, el espesor varía según la edad y tipo de la célula, generalmente las más jóvenes tienen paredes más delgadas.

Las paredes celulares están compuestas comúnmente de dos y a veces de tres capas distintas: 1) la lámina media que se forma durante la telofase de la mitosis (división celular) y actúa como una sustancia cementante entre células adyacentes; 2) la pared primaria

formada mientras la célula está en crecimiento activo y 3) en algunos casos, la pared secundaria formada por dentro de la pared primaria cuando la célula está cerca o ha alcanzado su tamaño máximo(26,41).

La lámina media es amorfa y coloidal y está compuesta principalmente por varias sustancias pécticas como el ácido péctico y pectato de calcio. En algunos casos la lámina media puede impregnarse de lignina o suberina. La lignina es una sustancia amorfa de alto peso molecular que representa el producto de condensación de uno o más hidrocarburos aromáticos, mientras que la suberina y la cutina son sustancias grasas constituidas por ácidos polimerizados, la lignina permite el paso del agua pero la cutina y la suberina son muy impermeables a la misma(39).

La pared primaria se encuentra presente en muchos tipos de células(parénquima, colénquima y elementos de los vasos cribosos). Químicamente la pared primaria está compuesta de celulosa, polisacáridos no celulósicos, hemicelulosa, sustancias pécticas y proteínas (fig 1). La lignina, cutina y la suberina a veces se encuentran como constituyentes de las paredes primarias(42).

Las células que están involucradas en la conducción del agua y en actividades de refuerzo usualmente tienen paredes secundarias. Dichas capas a menudo son bastante gruesas y en muchos casos consisten de lignina o suberina(26).

El cuerpo vegetativo de la planta superior lo constituyen

dos sistemas de órganos el sistema de la raíz y el sistema del brote. Además el sistema vegetativo del brote está compuesto de dos órganos el tallo y la hoja.

1.3 Epidermis

Se deriva de la protodermis y es la capa celular superficial o más externa del tallo, tiene la función primaria de una capa protectora. No hay espacios intercelulares entre células epidérmicas adyacentes, las paredes tangenciales y radiales externas de las células epidérmicas están impregnadas de una sustancia grasa llamada cutina. Además hay una capa de cutina cubriendo la superficie de la célula externamente formando una cutícula.

Las células estomáticas son bastante comunes y son células que delimitan ciertas aberturas en la epidermis llamados estomas (39).

1.4 Tejidos vasculares

Hay dos tejidos vasculares, el floema primario y el xilema primario. El floema está involucrado en el transporte de compuestos orgánicos elaborados en el cuerpo de la planta. El xilema transporta agua, sales inorgánicas y diversas cantidades de materiales orgánicos (26).

El tejido del floema está compuesto por lo común de cuatro

tipos de células: elementos de los tubos cribosos, células anexas, fibras y parénquima. El xilema a semejanza del floema también presenta cuatro tipos de células: elementos vasculares, traqueidas, fibras y parénquima (41).

1.5 Tejidos fundamentales

La corteza es el tejido localizado entre la epidermis y el anillo de haces vasculares. La corteza y la médula (tejido que ocupa el centro del tallo) a menudo son llamados colectivamente sistema fundamental. En general la corteza consiste de parénquima colénquima y esclerénquima.

Las células del colénquima son vivas y alargadas, con gruesas paredes primarias. Estas células dan resistencia a los tallos jóvenes y comúnmente están localizados en la corteza externa adyacente a la epidermis.

El esclerénquima está constituido de dos tipos celulares, los cuales se distinguen entre sí por la longitud de sus células. Tales células tienen paredes secundarias gruesas y lignificadas, las células del parénquima forman gran parte del tejido cortical y son evidentes muchos espacios intercelulares particularmente en la corteza interna. La médula también está formada predominantemente de células de parénquima (41, 42).

1.6 Desarrollo y maduración de las hojas

Este se efectúa simultáneamente con el desarrollo y maduración del tallo al que están asociadas, dando como resultado un complejo asociado tallo y hojas llamado brote. Las hojas se encuentran en los nudos del tallo, el segmento intermedio entre dos nudos sucesivos es el internudo(42).

Desde el punto de vista de su estructura interna, la hoja está constituida esencialmente de los mismos tipos de células del tallo sin embargo, como la lámina de la hoja es una estructura plana y horizontal orientada a la organización de los tejidos es algo diferente a la del tallo.

Una hoja dicotiledónea puede tener la siguiente organización de tejido: las superficies superior e inferior de la hoja consisten de capas uniseriadas de células epidérmicas cubiertas por una cutícula. La cutícula de la superficie superior a menudo es mucho más gruesa que la de la epidermis inferior, componentes comunes de las capas epidérmicas foliares son pelos epidérmicos y células estomáticas. Entre las dos capas epidérmicas se encuentran localizados el mesófilo y el tejido vascular(26).

1.6.I Mesófilo

Consiste de dos tipos de células parenquimatosas: el parénquima en empalizada localizado inmediatamente por debajo de la epidermis superior y consiste de una o dos hileras de células columnares unidas flojamente y con muchos espacios intercelulares y el parénquima esponjoso, localizado entre el parénquima en empali-

zada y la epidermis inferior. Consiste de células parenquimatosas esencialmente isodiamétricas dispuestas flojamente formando un tejido esponjoso también con muchos espacios intercelulares. Debe insistirse que el patrón de organización de tejidos en las hojas varía mucho entre un grupo de plantas y otro (26,41,42).

1.6.2 Haces vasculares

El tejido vascular, constituido por un elaborado sistema de venas y vénulas, se encuentra uniformemente distribuido en todo el mesófilo. Las venas más grandes tienen xilema y floema y pueden estar asociadas con variadas cantidades de fibras del tejido esclerenquimatoso.

Las venas casi siempre están rodeadas y cubiertas por vainas de células del parénquima. Las venas pequeñas y vénulas consisten de xilema únicamente, rodeadas por vainas de los haces de células parenquimatosas también (38).

1.6.3 Composición química de la pared celular

El grupo de los compuestos nutritivos llamados carbohidratos comprende los azúcares, almidones, celulosos, gomas y otras sustancias afines. Los carbohidratos constituyen gran parte del peso en materia seca de los vegetales en que se busca la alimentación de los rumiantes y son usados como fuente de energía en los

procesos vitales, deben su nombre al hecho de que contienen carbono en combinación con hidrógeno y oxígeno. La pared primaria se compone de un 90% de polisacáridos (microfibrillas de celulosa y hemicelulosa) y 10% de proteínas (fig 1) (22)

La mayoría de éstos polisacáridos están formados por cadenas de monosacáridos como las pentosas y hexosas unidos por enlaces que se les denomina glucosídicos (37). Al alcanzar su madurez la pared secundaria envuelve a la pared primaria aumentando la cantidad de celulosa, hemicelulosa y principalmente lignina (19). También se encuentra a la cutina que es un polímero complejo, el sílice que es un elemento traza y también una fracción proteica llamada extensina (37).

La celulosa es el polisacárido más abundante de los que componen la pared celular, constituye el 20-40% de la materia seca (43). Las celulosas se pueden definir como polisacáridos de unidades B-D glucopiranosas enlazados por puentes de oxígeno en las posiciones 1-4, llamándose entonces B-1,4-glucano (37).

Se llama glucano a las cadenas de glucosa, éstas son fuertes y se alinean unas sobre otras para formar láminas las cuales se sostienen mediante puentes de hidrógeno (7) (fig 2) entre átomos de oxígeno e hidrógeno. Estos puentes le proporcionan una gran fuerza a la cadena y consecuentemente resistencia a la degradación (27)

Como hemicelulosas se conocen a un grupo de polisacáridos heterogéneos destacando las xilanas (arabinosa, galactosa y ácido

glucurónico)(43).

Las xilanas se consideran como las mas abundantes hemicelulas, se definen como B-1,4-xilanos con ramificaciones cortas de ácido glucurónico enlazadas como B-1,2. Se considera a la hemicelulosa como un polisacárido amorfo, incluye en sus cadenas cortas de glucanos polímeros de xilosa, arabinosa, ramnosa, galactosa y ácidos urónicos(10).

Las pectinas son polisacáridos complejos que contribuyen a la rigidez y estabilidad de las paredes vegetales, son polímeros cuyo esqueleto principal es el ácido galacturónico(37).

La lignina es el material de protección de las plantas, se sabe que es una mezcla de polímeros (fenilpropano), actúa como un material cementante de las otras estructuras de la pared. Si la presencia de lignina es alta es un indicador en el forraje de baja digestibilidad o de un estado de maduración(44).

Las cutinas son polímeros complejos de largas cadenas de ácidos grasos, alcoholes, aldehidos, cetonas etc, tiene también funciones de protección a la planta son muy resistentes a la digestión por microorganismos ruminales(39).

1.7.0 Degradación en el rúmen

Recordando su papel de animales con digestión pregástrica los rumiantes tienen un complejo sistema en el que la retención de la digesta es muy importante para lograr una eficiente ex -

-tracción de energía, en éste ecosistema hay una variedad de microorganismos muy relacionados entre si existiendo el comensalismo, mutualismo y también ocurre la predación y competencia. Como el grueso de la materia orgánica en las plantas terrestres está en forma de polisacáridos insolubles, es necesario que los alimentos ingeridos sean mezclados con las poblaciones microbianas residentes y permanecer un promedio de 8-10 horas(8). Durante éste tiempo las bacterias celulíticas, hidrolizan la celulosa, la celobiosa, la glucosa, etc(20).

Los azúcares sufren una fermentación microbiana con la producción de ácidos grasos volátiles fundamentalmente acético, propiónico y butírico y los gases dióxido de carbono y metano. Los ácidos grasos pasan a través del rúmen al torrente sanguíneo y son oxidados obteniendo así su principal fuente de energía(24,20).

El proceso de la digestión impone ciertos problemas de eficiencia de energía y proteína que afecta a los microbios del rúmen y al animal en sí, el crecimiento y buen funcionamiento de los microorganismos es entonces promovido por la calidad de su sustrato(45).

Los microbios del rúmen son predominantemente anaerobios aunque cierta cantidad de oxígeno es introducida del agua o alimento o puede difundirse a través de la pared ruminal, esas cantidades son rápidamente metabolizadas y sirven como donantes de electrones en la fermentación(44).

1.7.1 Degradación de la pared celular

En si, la degradación de la pared celular es un fenómeno muy relacionado a la estructura física de la misma. La bioquímica de sustancias orgánicas de la planta forrajera puede ser vista desde dos aspectos: la de la fisiología de la planta con énfasis en la biosíntesis y la del aspecto nutricional con énfasis en la biodegradación. Desde el punto de vista de la fisiología, los carbohidratos pueden encasillarse de varias maneras: como simples azúcares y sus conjugados activos intermediarios del metabolismo de la planta y otro como compuestos de reserva o almacenaje como el almidón, sucrosa, fructanas, etc (44).

Las enzimas de la planta, por su parte, sintetizan y degradan compuestos activos en el metabolismo y para el almacenaje, pero la degradación de los polisacáridos estructurales es una función de actividad microbiana (ver cuadro A).

Estudios microscópicos muestran que las paredes celulares varían su grado de digestión (2). La degradación de la celulosa es un proceso de rompimiento del polímero en pequeñas moléculas de diferente peso molecular como di, tri u oligosacáridos y el monómero glucosa, producción de alcoholes y ácidos grasos volátiles (7,37).

Hay enzimas encargadas de la función celulítica y microorganismos bacteriales que tienen también funciones celulíticas entre los principales se cuentan al Bacteroides succinógenes, Rumino

CUADRO "A"

ESPECIES DE BACTERIAS RUMINALES QUE DEGRADAN LA PARED CELULAR
DE POLISACARIDOS

Pared celular de polisacáridos	especies
celulosa	<u>Ruminococcus flavefaciens</u> <u>Ruminococcus albus</u> <u>Bacteroides succinógenes</u>
hemicelulosa	<u>Butyrivibrio fibrosolvans</u> <u>Butyrivibrio fibrosolvans</u> <u>Ruminococcus flavefaciens</u> <u>Ruminococcus albus</u>
sustancias pécticas	<u>Bacteroides ruminicola</u> todas las especies celulí- ticas y hemicelulífticas además: <u>Lachnospira multiparus</u> <u>Streptococcus bovis</u> <u>Succinivibrio dextrinosolvans</u>

(Latham, M.J.: Adhesion of rumen bacteria to plant cell walls.
In: Microbial adhesion to surfaces. Ed. by Society
of Chemical Industries. 342 Ellis Horwood, Ltd Pu-
blishers Chichester. 1980

-coccus flavefaciens, Ruminococcus albus, Clostridium lachheadii, Acetogenic rod, Cellulomonas fini, Cilliobacterium cellulosolvens y Butyrivibrio fibrosolvens todas ellas aisladas del rúmen de las cuales destacan B. succinógenes, R. albus y R. flavefaciens por tener enzimas que degradan las estructuras de los carbohidratos, como celulasas, endoglucanasas, exoglucanasas y celobiasas(3,4,6,9,36).

Existen estudios de microscopía electrónica para cuantificar la morfología de bacterias ruminales involucradas en la digestión inicial de la pared celular del forraje y determinar las especies dominantes que se adhieren a paredes específicas de diferentes especies forrajeras. Se indica que en la pared existen zonas de digestión por cocos encapsulados que sugiere una fuerte degradación de ellas por enzimas de la bacteria que manifiesta la importancia de la adhesión bacterial (figs. 3 y 4).

El ataque similar de la bacteria en otros forrajes de diferente digestibilidad indica que no siempre hay la misma facilidad para degradar la pared celular de determinados forrajes siendo, éstas variaciones inherentes a la disponibilidad de los constituyentes de dicha pared y a la manera en que se asocian las poblaciones microbianas del rúmen para su digestión(2) (figs. 5 y 6).

Hasta hace poco la bacteria celulítica había sido considerada como el principal agente en la degradación de la pared celular, éste concepto ha sido reconsiderado con la identificación de una flora fungal en el rúmen de ovejas y vacunos, tales hongos se encuentran asociados principalmente al tejido vascular de hojas y

tallos, éstos hongos muestran propiedades celulíticas y hemicelulíticas (19).

Después de 8-10 horas en que la hierba ha sido ingerida, empieza a convertirse en partículas pequeñas dentro del rúmen, debido ésto, mas a la masticación y a la propia rumiación, que a una acción directa de los microbios, reconociendo, claro está, que la actuación de tales microbios contribuye a incrementar la fragilidad de las partículas(19).

Varios microorganismos celulíticos no fermentan las pentosas liberadas por ellos mismos, éstos productos de la hidrólisis, son utilizados eficientemente por las bacterias no celulíticas para producir ácidos grasos volátiles, pequeños alcoholes, metano, bióxido de carbono y agua(20).

1,7,2 Adsorción de las bacterias ruminales a la pared celular del forraje

La pared celular primaria, es delgada y aumenta con el crecimiento de la planta. Estudios de secciones de la hoja muestran que células del mesófilo son las primeras en ser digeridas, seguidas del floema y epidermis(28,42). Se ha observado que las bacterias tienden inicialmente a colonizar las superficies interiores de la estructura del forraje(45).

Los sitios donde crecen los microorganismos ruminales son la pared del epitelio y los sólidos de la digesta.

Las propiedades particulares de la pared celular en los diferentes forrajes le dá diversidad a las superficies de adsorción por la bacteria para la degradación(35).La adhesión inicial del microorganismo parece que se debe a una capa de glicoproteína (19).

Un exámen directo de la bacteria en su ambiente natural ha mostrado que son usualmente rodeadas por estructuras extracelulares de varios tamaños que a menudo se adhieren a su superficie.De siete tipos de bacterias ruminales examinadas en cultivo puro sólo Bacteroides ruminícola tiene una cubierta globular extracelular, en los otros seis tipos observados, se vió que son rodeados por una capa fibrosa de carbohidratos (teñidas en rojo rutenio). Así el Bacteroides succinógenes presentó una delgada capa adherible espesa, viscosa y relativamente uniforme que tiñe gram negativo, en tanto que la capa de Butyrivibrio presenta una serie de espacios amplios en la superficie externa, teñida en gram positivo (13) .

Se tiene que establecer por ésto, que todas las bacterias ruminales producen estructuras celulares, la mayoría de las cuales se componen de carbohidratos fibrosos y adhesivos y es claro que la producción de éste material podría requerir de energía de mantenimiento(13).

Como el medio ambiente ruminal es un continuo cultivo patrón de bacterias y hay un elevado número de agentes antibacterianos que desaffan a las poblaciones, por ello las bacterias del rúmen

producen una variedad de estructuras extracelulares (carbohidratadas), que mediante la adhesión a las superficies, están bajo una medida de protección antibacteriana (13).

Bajo éstos conceptos se tiene que involucrar la formación del glicocólix, que se puede definir como polisacáridos contenidos fuera de la pared celular, compuesto por glicoproteínas globulares o fibras de polisacáridos. Es importante su papel en la adhesión de células "hermanas", que son células que permanecen juntas por una matriz común de fibras de glicocólix (18). Se desarrollan en microcolonias adherentes y confieren a la bacteria una útil protección de agentes antibacterianos como fagocitos, anticuerpos antibióticos etc, es importante su estudio para los fenómenos de adhesión, colonización de superficies e infección (17).

El glicocólix se puede subdividir de dos formas: capas compuestas por subunidades de glicoproteína en la superficie de la célula y cápsulas compuestas de una matriz fibrosa. También en la superficie de la célula es común que los compuestos de polisacáridos sean de polianión. Observaciones en microscopía electrónica (11), sugieren que las bacterias en estado natural son rodeadas por una densa, continua y ordenada matriz polianiónica, polisacárida hidratada, que influye en el acceso de moléculas y iones incluyendo protones a la pared celular y a la membrana citoplásmica (11,37).

La naturaleza química en sí del glicocólix se compone de una

variedad de monosacáridos (hexosas, doexihexosas), polioles, ácidos urónicos y amino azúcares predominantemente, pudiendo haber formaciones de fosfatos, piruvatos y succinatos(37).

La relación con la pared celular y el glicocólix es importante por su papel de unión divalente de los cationes, entre la capa de glicoproteínas y la pared celular(11).

En cuanto al fenómeno de adsorción, cuando el glicocólix se pierde, otros polímeros formados quedan expuestos y ligados a las células vegetales y tendrán propiedades de adhesión, de antigenicidad, de susceptibilidad antibiótica, etc que tiene poco en común con el glicocólix del que fué derivado(11).

En la observación en ecosistemas naturales, como el rúmen y uretra humana, se advierte el crecimiento del glicocólix y se ha visto que las células siempre están rodeadas por alguna forma de glicocólix. Largas extensiones hidrofílicas en la forma de fibras de glicocólix, tienden puentes entre la bacteria y la superficie a lo que se va a adherir y permite que fuerzas de atracción, como cadenas de hidrógeno, inicien la adhesión. Una vez adherida a la superficie, la bacteria se rodea con material glicocólix adicional y envuelta dentro de ésta matriz, forma una microcolonia adherente(11).

Muchas bacterias que digieren nutrientes orgánicos insolubles como la celulosa, tienen la habilidad de adherirse a sustratos nutritivos por medio de sus glicocalices y muchas de éstas

sustancias como la celulosa, almidón, aceite y pared celular de las plantas, son digeridas por las bacterias, en forma de microcolonias adherentes (figs. 7 y 8).

La colonización inicial surge de una mezcla de poblaciones microbianas que colonizan un sustrato insoluble, de una microcolonia con glicocólix encerrado, a la cual una segunda cepa morfológicamente distinta ataca por medio de su glicocólix, para propagarse y predominar (18).

Exámenes directos en tejidos de plantas y animales cuya localización permite contacto con el ambiente, han mostrado la presencia de bacterias sobre la superficie del tejido y se vió que crecen en microcolonias encerradas en glicocólix y adheridas a la superficie del tejido (18).

Se aprecia colonización bacteriana de tejidos del tracto digestivo de varios animales, en el que se marcaron los exopolisacáridos. Se vió el modo de crecer de manera universal en los tejidos colonizados, con vastas microcolonias bacterianas (11).

La bacteria ruminal existe como célula sencilla, en libertad, como microcolonias, adheridas a partículas de alimento o al epitelio ruminal y sus glicocalices exopolisacáridos juegan un importante papel en su crecimiento (15).

Muchas de las bacterias efectúan funciones digestivas de adsorción dentro del sistema digestivo del animal, pero no son verdaderamente autóctonas, porque su presencia en el sistema depen-

-de de su continuo cultivo en un medio cambiante, debido a las dietas (Savage y col. 1968, citados por Cheng y Costerton (15).

Algunas partículas ingeridas son pobremente digeridas y pueden ser retenidas en el rúmen 4-5 días antes de que sean suficientemente pequeñas para poder salir del rúmen, esto significa que el crecimiento de poblaciones adsorbentes es independiente del grado de dilución de la fracción líquida y es sólo determinada por la disponibilidad de nutrimentos en la superficie del sustrato (35).

El fenómeno de adsorción es un factor de competencia y supervivencia de los organismos del rúmen que les permite efectuar dominio sobre el sustrato y el ambiente. Los organismos atacan la superficie disponible de las partículas grandes evitando que se hundan en el líquido asegurando así su sustrato que permita su desarrollo (12), el ataque ocurre con el glicocólix, éste con filamentos externos se adapta a la superficie del sustrato, puede éste servir como reserva nutricia para la bacteria (44).

La selección de los sitios de adhesión probablemente depende de la superficie a cargo del glicocólix y su afinidad por la correspondiente superficie del tejido de la planta expuesta, la adsorción a superficies es también el resultado de un reemplazo de células viejas por jóvenes, así que la superficie de la pared es el sitio más activo para el metabolismo y síntesis en la bacteria. Mas sustratos degradados significan una rápida desaparición de la

superficie vegetal y así la aparición de mas sustratos fermentables en salución que favorecen de ésta forma secreción de enzimas extracelulares y reproducción de bacterias sueltas que puedan fermentar la fibra(21,44).

A menudo la bacteria se adhiere fuertemente a la pared celular de la planta y degrada los carbohidratos estructurales, aparentemente por cadenas celulares de carbohidrasas. Existen diferencias en el morfotipo dominante de la bacteria adherente para los diferentes forrajes, los tipos encapsulados(cocos) y bacteria pleomórfica , juntas constituyen entre el 70-90% de la población adherente. También Dinsdale y col.(23) han observado estructuras elongadas que atacan la celulosa del algodón suspendidas en el rúmen .Ninguno de los organismos observados en éstos estudios pudieron ser identificados con certeza, pero comparaciones con trabajos ultraestructurales en cultivos puros (13), sugieren que el coco pertenece al género Ruminococcus, mientras que el pleomórfico elongado, pueden ser cadenas de Bacteroides succinógenes(35).

En un cultivo de Ruminococcus flavefaciens y Bacteroides succinógenes, R. flavefaciens predominó en la epidermis, floema y el esclerénquima de las paredes celulares, mientras que B. succinógenes, predominó sobre el mesófilo(33).

Otros trabajos(2) acerca de las poblaciones del rúmen muestran que no hay una preferencia de los morfotipos por adherirse

a tejidos específicos, pero tienen tendencia por el esclerénquima de las paredes celulares. Las paredes menos rígidas de los tejidos como el floema y el mesófilo, pueden ser degradados sin la adherencia directa de las bacterias ruminales, aparentemente por enzimas libres de la bacteria, aunque la bacteria está siempre cerca de las zonas degradadas. En pastos altamente digestibles, otros tejidos como el parénquima y partes dentro de la epidermis, pueden ser degradados por bacterias cercanas pero sueltas (2). Esas observaciones indican que la manera de degradación varía con la especificidad de la pared celular, en esto se debe tomar en cuenta que estructuras como la cutícula limitan la degradación de las hojas por los microorganismos (3,4).

Pettipher y Latham, en datos no publicados (1982) citados por Akin (6), han observado que la exposición de la pared celular de la planta a las enzimas (celulasa y hemicelulasa) puede constituir el factor más importante en los procesos de adsorción (6).

Latham y col. (32) observaron que Ruminococcus albus y Ruminococcus flavefaciens muestran gran extensión de superficie sintetizada por ambas especies de cocos celulíticos gram positivos, cuando hay carbohidratos solubles o celulosa insoluble. Hay tejidos de la planta que son degradados rápidamente sin el concurso de adherencia bacteriana indicando esto que carbohidratos libres de las superficies microbianas pueden ser importantes en este proceso. Akin y col. (5), informan que R. flavefaciens es la bacteria más activa y degradadora de los pastos Bermuda y Orchard, el microbio tuvo una distinta cápsula de adhesión a la fibra, especialmente la que fue

lentamente degradada y fué capaz de causar erosión y desorganización en las paredes más fácilmente digeridas aparentemente por enzimas extracelulares. Las paredes celulares mas digeribles fueron parcialmente degradadas por enzimas disociadas de bacterias celulfticas y no celulfticas, de acuerdo a la hipótesis de que plantas mas lentamente degradadas requieren un ataque en su pared celular. En orden de degradadoras siguen R. flavefaciens y R. albus. L. multiparus causó una pequeña pérdida en el peso del forraje examinado. R. albus, careció de una cápsula detectable, además éste microbio no se adhirió a la pared celular de la planta y no produjo zonas claras y definidas de erosión dentro de las paredes; el microscopio electrónico mostró la habilidad de B. fibrosolvens de solubilizar mas paredes celulares de la planta que R. albus confirmado éste, por los valores del peso en seco. Además resultados de éste estudio, refuerzan la opinión de otros que la presencia de una cápsula juega un importante papel en la digestión de la fibra, especialmente en plantas que son lentamente digeridas (1,5).

La mayoría de las celulasas producidas por las bacterias del rúmen son esencialmente celulasas asociadas y permite pensar que ésas enzimas se encuentran en las fibras del glicocódlx polisacárido y pueden ser estabilizadas por tal asociación. La asociación de celulasas y quizá amilasas con el glicocódlx bacterial permite conservar las enzimas, evitando que se pierdan por difusión (1).

Durante el curso de la digestión en el rúmen, algunos de los polímeros celulares de la planta, pueden ser completamente dige -

-ridos, liberándose en el fluido ruminal haciéndolos disponibles para la colonización bacteriana y digestión de polímeros específicos, éste sistema contiene un continuo cultivo en que las bacterias adherentes proliferan sobre un sustrato nutritivo, hasta que éstos sustratos de polímeros sean digeridos y entonces puedan liberarse en el fluido ruminal para quedar como inóculo de nuevo material alimenticio(14).

En cuanto a las células epiteliales que mueren en el rúmen, sirven como nutrimentos a las bacterias proteolíticas, pues la difusión de oxígeno y urea a través del tejido ruminal fomenta la proliferación de productos anaeróbicos y de ureasa. De modo que en una recolección por filtración de cultivos puros de asociación alimento-bacteria, se encuentran gran número de bacterias adsorbidas a esas partículas por medio de sus fibras de exopolisacáridos(14).

Estudiando la adsorción de Bacteroides succinógenes en cultivos puros y además en presencia de Ruminococcus flavefaciens (33), ésta adsorción ocurre primeramente en las paredes de las células epidermales. La gruesa capa de glicoproteínas extracelulares contenidas en el Ruminococcus flavefaciens, además de las finas fibras que se extienden desde la capa de Bacteroides succinógenes, parecen no tener suficiente fuerza para sostener a las bacterias al sustrato(34). Sin embargo, la aparente flexibilidad de la pared celular del Bacteroides, puede ser de gran importancia

para la adsorción, entonces puede habilitar el organismo a modificar la forma para adaptarse a la pared celular, ajustándose a la topografía del sustrato, creando con éso una gran área de contacto, de éste modo la adhesión parece ser mas ventajosa en la celulísis(34).

Hay preferencia de sitios de ataque o adhesión de B. succinógenes por las paredes celulares del mesófilo y predominancia de R. flavefaciens por las células epidermales (in vitro, pero se cree que ésto es similar in vivo). Hay duda de que la adsorción de bacterias celulíticas a la pared celular de la planta es esencial para una eficiente celulísis en vivo(33).

Con leguminosas seis especies de ellas fueron incluidas en un medio artificial ruminal. Inoculando las bacterias, se advirtió una proliferación de ellas en el estoma, la adhesión bacteriana invadió superficies dentro del espacio intercelular de la hoja y produjo extensas microcolonias de exopolisacáridos. Después algunas hojas de la leguminosa fueron digeridas por las bacterias, principalmente su parénquima y epidermis que fueron invadidos por bacterias con una subsecuente formación intracelular de microcolonias. Cuando hubo ocupación por colonias, ésta fué mixta morfológicamente aunque también hubo colonias sencillas(16).

Hay evidencia del concepto de predominio de bacterias donde dos especies combinadas acompañan a un complejo bacteria-sustrato en que la conjugación física de ambas colonias es de gran importancia para la degradación. La adsorción a las superficies

del sustrato favorece el crecimiento de las bacterias en muchos ambientes por lo que no es rara la extensa adsorción en el rúmen. La adsorción a las superficies por las bacterias ruminales para formar microcolonias, depende de las fibras de exopolisacáridos entre sus variados glicocalices(17).

Otro efecto que se observa es que una extensa matriz fibrosa se vé entre células hermanas en una microcolonia o entre células bacterianas y la superficie celular de la planta(17).

Kudo y col, mencionan que Kauri y Krusher(1985) demostraron que la degradación bacteriana de la celulosa no depende necesariamente del contacto célula-fibra de la bacteria(32). Akin ha sugerido que la adsorción directa de la bacteria del rúmen a ciertas paredes celulares (ejem. parénquima de las hojas del pasto Bermuda) requiere degradarse, mientras que otras estructuras aparentemente menos rígidas en su pared celular (ejem. mesófilo y partes de la epidermis) parecen ser disponibles a las enzimas producidas por bacterias cercanas (2).

Se piensa que la digestión bacteriana de estructuras con alta proporción de celulosa en la pared de ciertas plantas, puede requerir de adsorción directa bacteriana, mientras que estructuras con baja cantidad de celulosa no(2).

1.7.3 Factores que afectan la adsorción de bacterias ruminales .

Hay algunos factores que afectan la adsorción de las bacte-

-rias favoreciéndola o inhibiéndola. Sustancias como el NaOH aumentan los sitios disponibles de adsorción, si éste estímulo es relacionado para perder lignina. Hay inhibición por materiales absorbidos en la superficie de la célula de la planta. Suplementos de grasa en la dieta pueden reducir la digestión de la pared, actuando como una barrera física a la adsorción(35).

2 . ANALISIS DE LA INFORMACION

Esta revisión bibliográfica enfatiza la importancia de la adsorción bacteriana a los diferentes tejidos vegetales para aumentar la degradabilidad de los constituyentes celulares y hacerlos disponibles para el metabolismo del animal.

Cuando la adsorción no se realiza o bien ésta es mínima, la degradación de la pared celular está limitada por los factores extrínsecos que afectan determinantemente la actividad enzimática específica, tales factores pueden ser pH, proteínas enlazadas entre enzima y sustrato, adsorción competitiva, inestabilidad de los productos finales, tasa de recambio, presencia de cofactores y rendimiento bacterial.

El efecto de los factores anteriormente señalados disminuyen considerablemente cuando existe una buena adsorción bacteriana y protozoaria a las diferentes partículas del forraje presentes en el ecosistema ruminal .

LITERATURA CITADA

- 1.-Akin, D.E.: Ultrastructure of rumen bacterial attachment to forage cell walls. Appl. Environ. Microbiol., 31:562-568 (1976).
- 2.-Akin, D.E.: Evaluation by electronic microscopy and anaerobic culture of types of rumen bacteria associated with digestion of forage cell walls. Appl. Environ. Microbiol., 30:242-252 (1980).
- 3.-Akin, D.E.: Microbial breakdown of feed in the digestive tract In: Proceedings of an Internat. Symp. held at Sta. Lucía, Queensland, Australia, August 24th-28th 1981 Nutritional limits to animal production from pastures Edit. J.B. Hacker 201-223. Published on Behalf of CSIRO, Div. of Tropical Crops and Pastures by The Commonwealth Agriculture Bureaux, Farnham Royal, U.K.
- 4.-Akin, D.E. and Barton, F.E. : Rumen microbial attachment and degradation of plant cell walls. Fed. Proc., 42:114-121 (1983).
- 5.-Akin, D.E. and Rigsby, L.L.: Degradation of Bermuda and Orchard grass by species of ruminal bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 50:825-830 (1985).
- 6.-Akin, D.E.: Chemical and biological structure in plants as related to microbial degradation of forage cell walls In: Control of digestion and metabolism in ruminants. Edited by L.P. Milligan, W.L. Grovum, A. Dobson., 139-157. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey (1985-1986).
- 7.-Baldwin, E.: Dynamic Aspects of Biochemistry. 3rd Ed. Cambridge at the University Press, 1960.
- 8.-Brock, T.D., Smith, D.W. and Madigan, M. I.: Microbiología 4a. Ed. Prentice Hall Hispanoamericana, S.A. 1987.
- 9.-Bryant, M.P.: Symposium on microbial digestion in ruminants: Identification of group of anaerobic bacteria in the rumen. J. Anim. Sci., 22:801-813 (1963).
- 10.-Burdick, D. and Sullivan, J.T.: Ease of hydrolysis of the hemicellulose of forage plants in relation to digestibility. J. Anim. Sci., 22:444-447 (1963).

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- 11.-Costerton, J.W. and Irvin, R.I.: The bacterial glycoacalix in nature and disease. Ann. Rev. Microbiol., 35:299-324 (1981).
- 12.-Czerkawski, J.W.: Degradation of solid feeds in the rumen spatial distribution of microbial activity and its consequences. In: Control of digestion and metabolism in ruminants. Edit. by L.P. Milligan, W.L. Grovum, A. Dobson. 158-171 Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 1985-1986.
- 13.-Cheng, K. J., Akin, D.E. and Costerton, J.W.: Rumen bacteria interaction with particulate dietary components and response to dietary variation. Fed. Pro., 36:193-197 (1977).
- 14.-Cheng, K. J. and Costerton, J.W.: Adherent rumen bacteria, their role in the digestion of plant material urea and epithelial cells. Digestive physiology and metabolism. In: Proceedings of Internat. Symp. on ruminant physiology held at Clermont Ferrand on 3rd.-7th. Sept. 1979. Edit. by Y. Rukebush, P. Thivend. 227-250. MTP, Press Limited, Lancaster, U.K. 1979.
- 15.-Cheng, K. J. and Costerton, J.W.: The formation of microcolonies by rumen bacteria. Can. J. Microbiol., 26:1104-1113 (1980).
- 16.-Cheng, K. J., Fay, J.P., Howarth, R.E. and Costerton, J.W.: Sequence of events in the digestion of fresh legume leaves by rumen bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 40:613-625 (1980).
- 17.-Cheng, K. J., Fay, J.P., Coleman, R.N., Milligan, L.P. and Costerton J.W.: Formation of bacterial microcolonies on feed particles in the rumen. Appl. Environ. Microbiol., 41:298-305 (1981).
- 18.-Cheng, K. J., Irvin, R.T. and Costerton, J.W.: Autochthonous pathogenic colonization of animal tissues by bacteria. Can. J. Microbiol., 27:461-490 (1981).
- 19.-Chesson, A. and Orskov, E.R.: Microbial degradation in the digestive tract. In: Straw and other fibrous by products as feed. Edited by Elsevier Science Publishers, B.V., F. Sundstrol and Owen 14:305-339 1984.
- 20.-Church, D.C.: Digestive Physiology and Nutrition of Ruminants Vol 1 2th. Ed. Oxford Press Inc. Oregon, 1979.
- 21.-Dawes, I.W. and Sutherland, I.W.: Fisiología de los Microorganismos. 1a. Ed. Blackwell Scientific Publications H. Blume Ediciones, Madrid 1976.

- 22.-Dey, P.M. and Brinson, K.: Plant cell walls. In: Advances in carbohydrates chemistry and biochemistry. Edited by Tipson, R.S., Academic Press, New York 1984.
- 23.-Dindsdale, D., Morris, J.E. and Bacon, J.S.D.: Electron microscopy of the microbial populations present and their modes of attack on various cellulosic substrates undergoing digestion in the sheep. Appl. Environ. Microbiol., 36:160-168 (1978).
- 24.-Egan, A.R.: Host animal rumen relationships. Proc. Nutr. Soc., 39:79-87 (1980).
- 25.-Eldse, S.R. and Phillipson, A.T.: Ruminant digestion. Ann. Rev. Biochem., 17:705-726 (1948).
- 26.-Esau, K.: Anatomía Vegetal. 3a. Ed. Ediciones Omega, Barcelona. 1976.
- 27.-Fرتون, J.S.: General Biochemistry. 2nd. Ed. John Wiley & Sons Inc. New York 1958.
- 28.-Hacker, J.B. and Minson, D.J.: The digestibility of plant parts. Commonwealth Agricultural Bureaux. Vol 59, No. 9 452-482 (1981).
- 29.-Hobson, P.N. and Wallace, R.J.: Microbial ecology and activities in the rumen. 9(3):165-225 (1982). Crit. Rev. Microbiol.
- 30.-Huffman, R.F.: Ruminant nutrition. Rev. Biochem., 22:399-442 (1953).
- 31.-Hungate, R.E.: The rumen and its microbes. New York Academy Inc. (1966).
- 32.-Kudo, H., Cheng, K.J. and Costerton, J.W.: Electron microscopy study of the methylcellulose mediated detachment of cellulolytic rumen bacteria from cellulose fibers. Can. J. Microbiol., 33:267-272 (1987).
- 33.-Latham, M.J., Brooker, B.E., Pettipher, G.L. and Harris, P.J.: Adhesion of Bacteroides succinogenes in pure culture and in the presence of Ruminococcus flavefaciens to cell walls in leaves of Perennial ryegrass (Lolium perenne). Appl. Environ. Microbiol., 35:1116-1173 (1978).
- 34.-Latham, M.J., Brooker, B.E., Pettipher, G.L. and Harris, P.J.: Ruminococcus flavefaciens cell coat and adhesion to

cotton cellulose and to cell walls in leaves of Perennial ryegrass (Lolium perenne). Appl. Environ Microbiol., 35:156-165 (1978).

- 35.-Latham, M.J.: Adhesion of rumen bacteria to plant cell walls In: Microbial adhesion to surfaces, Edited by Society of Chemical Industries. 339-350. Ellis Horwood, Ltd., Publishers. Chichester 1980.
- 36.-Leatherwood, J.M.: Cellulose degradation by Ruminococcus. Fed. Proc., 32:1814-1818 (1973).
- 37.-Lehninger, A.L.: Bioquímica. 2a. Ed., Ediciones Omega, S.A. Barcelona, 1985.
- 38.-Martin, R.P.: La planta viviente. 2a. Ed. Cfa. Edit. Continental, S.A. México 1980.
- 39.-Northcote, D.H.: Chemistry of plant cell wall. Ann. Rev. Plant. Physiol., 23:113-132 (1972).
- 40.-Russell, J.B.: Ecology of rumen microorganisms: Energy use In: Aspects of Digestive Physiology in Ruminants. Congress of Internat. Union Physiological Science held at Cornell Univ. Ithaca New York July 21-23 1986. 74-98. Edited by A. Dobson and M. Dobson Comstock, Publ. Assoc. Press. Ithaca and London
- 41.-Salisbury, F.B. and Parke, R.V.: Las plantas vasculares: Forma y función. 1a. Ed. Herrero Sucs, S.A. México 1968.
- 42.-Theander, O. and Aman, P.: Anatomical and chemical characteristics. In: Straws and other fibrous by products as feeds. Edited by Elsevier Science Publishers B.V. F. Sundstrol and Owen, 14:45-77 Sweden 1984.
- 43.-Van Soest, P.J.: The uniformity and nutritive availability of cellulose. Fed. Proc., 32:1804-1808 (1973).
- 44.-Van Soest, P.J.: Nutritional Ecology of the Ruminant. 1a. Ed. Edited by O & B Books, Inc. Corvallis, Oregon 1982.
- 45.-Van Soest, P.J., Sniffen, C.J. and Allen, M.S.: Rumen dynamics. In: Aspects of Digestive Physiology in Ruminants Congress of the Internat. Union of Physiological Science. Held at Cornell Univ. Ithaca, New York. July 21-23 1986. 21-42. Edited by A. Dobson and M. Dobson, Comstock Publishers Assoc. Press. Ithaca and London.

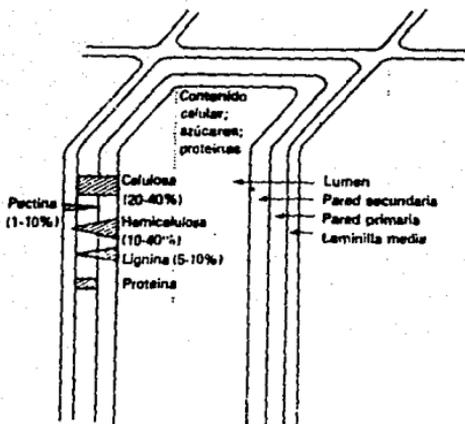


Fig.1 Representación esquemática de la estructura celular del forraje, que muestra sus capas componentes. Las cifras entre paréntesis son las cantidades que con frecuencia se encuentran en la materia seca del forraje. (Thender, O. and Aman, P.: Anatomical and chemical characteristics In: Straws and other fibrous by products as feed. Developments in Animal and Vet. Sci. Edited by Elsevier Sci. Pub. B.V. F. Sundstrol and E. Owen., 14:45-77. 1984

Esquema que representa los puentes de Hidrógeno.

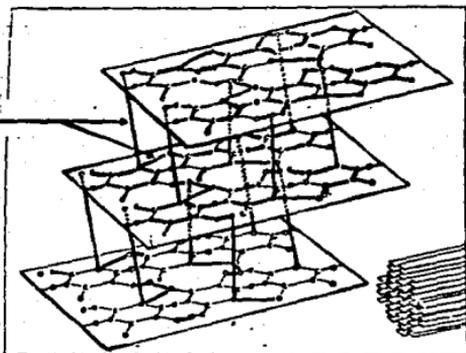


Fig.2 Esquema de las cadenas de D-glucano dentro de las microfibrillas de celulosa de la planta (pared primaria celular).
(Dey y Brinson, 1984. Advances in carbohydrates Chemistry and Biochemistry., 42:270-300).



Fig.3 Sección de parénquima de pasto Bermuda que muestra la degradación después de la adsorción por las bacterias. (Akin y Barton 1983.Fed.Proc., 42:114-121).

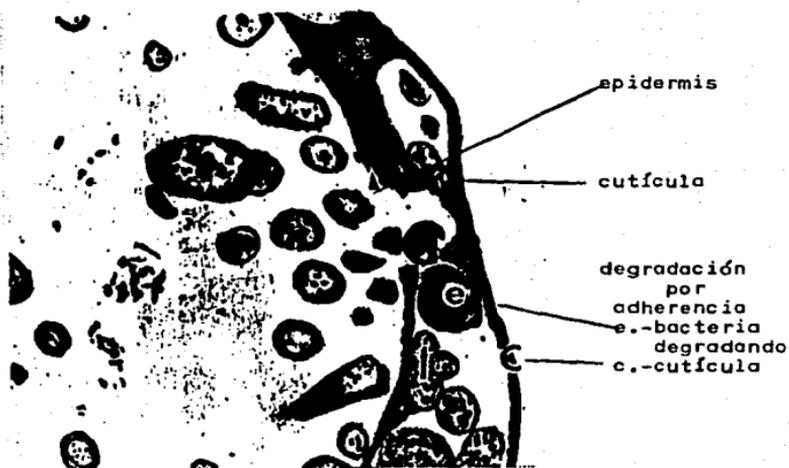


Fig.4 Epidermis de una hoja de pasto Bermuda degradada por adsorción, nótese la hendidura de la cutícula (Akin y Barton, 1983, Fed. Proc., 42:114-121).



Fig.5 Cepa de Bacteroides succinógenes, nótese el ataque a la fibra orientándose en la misma dirección de las subfibras de celulosa (Kudo y Cheng,1987. Can.J.of Microbiol.,33 :267-272).

Bacterias orientándose en dirección de las subfibras de celulosa.

Fig.6 Cepa de Bacteroides succinógenes, se advierten hendiduras formadas como resultado de la digestión de la celulosa. (Kudo y Cheng,1987. Can.J.of Microbiol., 33:267-272).



hendiduras formadas por la digestión de la celulosa.



Red de glicocólix.

Fig.7 Cepa de Ruminococcus flavefaciens se nota una gran secreción de glicocólix exopolisacárido, material fibroso en forma de red formado por éste microorganismo. (Kudo y Cheng, 1987. Can. J. of Microbiol., 33:267-272)



Fig.8 Red de glicocólix exopolisacárido, de cepa de Ruminococcus flavifaciens. (Kudo y Cheng, 1987. Can. J. of Microbiol., 33:267-272)