

63

2ej

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán



"MATERIAL BIBLIOGRAFICO PARA ESTU-
DIANTES DE LA CARRERA DE MEDICINA
VETERINARIA : MORFOFISIOLOGIA DEL
APARATO DIGESTIVO"

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
MEDICA VETERINARIA ZOOTECNISTA
P R E S E N T A
Alessandra María Parachini Willy
Director: M.V.Z. Carlos Manuel Appendini T.



**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Cuautitlán Izcalli, Estado de México 1990



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.

INDICE

	Página
I. Introducción y generalidades	1
II. Cavity bucal	5
A. Anatomía de labios, mejillas, encías y paladares .	6
B. Histología general de la boca	9
C. Dientes	
1. Anatomía	11
2. Histología	14
D. Lengua	
1. Anatomía	18
2. Histología	19
a. Papilas linguales	19
b. Glándulas de la lengua	25
3. Irrigación e inervación de la lengua	26
E. Glándulas salivales anexas	
1. Anatomía	27
2. Histología	29
F. Fisiología de la cavity oral	36
a. Estimulación nerviosa de las glándulas salivales	36
b. Control de la secreción salival	37
c. Generalidades	38
d. Digestión bucal	38
III. Faringe	
A. Anatomía	44
B. Histología	45
C. Fisiología	45

IV. Esófago	
A. Anatomía	46
B. Histología	47
C. Fisiología	50
D. Esfínteres esofágicos	51
V. Estómago	
A. Anatomía	54
B. Histología	55
C. Diferencias entre especies	
D. Fisiología de la digestión monocavitaria	67
A. Macromoléculas	
1. Enzimas	73
2. Factor intrínseco	73
3. Mucina	74
B. Componentes electrolíticos de la secreción gástrica	74
1. Secreción con ion H ⁺	74
2. Secreción de Cl	76
3. Secreción de K	77
4. Secreción de Na	78
C. Barrera mucosa gástrica	78
D. Control humoral y neural de la secreción gástrica	79
E. Flujo sanguíneo gástrico	82
F. Vaciado gástrico	82
G. Hambre y sed	84
VII. Compartimientos gástricos de rumiantes	
A. Introducción	84
B. Rumen	
1. Anatomía	86
2. Histología	88

C. Retículo	
1. Anatomía	91
2. Histología	92
D. Omaso	
1. Anatomía	93
2. Histología	94
E. Abomaso	
1. Anatomía	96
2. Histología	97
F. Fisiología de las dilataciones gástricas	99
1. Motilidad del rumen y retículo	
2. Motilidad del omaso y su función	103
3. Rumia	104
4. El eructo	106
5. La flora microbiana	157
6. Principales constituyentes de la alimentación y su degradación	111
a. Metabolismo de carbohidratos	112
b. Metabolismo de ácidos grasos volátiles . .	118
c. Metabolismo de lípidos	119
d. Metabolismo de proteínas	123
e. El amoníaco	131
f. Otros componentes	132

VIII. Intestino delgado

A. Duodeno	
1. Anatomía	134
2. Histología	136
3. Fisiología	151
a. Motilidad del intestino delgado	156
b. Digestión intestinal	158
b ₁ Digestión de carbohidratos	159
b ₂ Digestión de grasas	161
b ₃ Digestión de proteínas	162

IX.	Intestino grueso	162
	A. Ciego	163
	1. Anatomía	163
	2. Histología	164
	B. Colon	
	1. Anatomía	164
	2. Histología	166
	C. Fisiología de intestino grueso	167
	D. El agua y los electrolitos	170
	E. Recto y ano	170
	1. Anatomía	170
	2. Histología	171
	3. Fisiología	171
X.	Pancreas	174
	A. Anatomía	174
	B. Histología	176
	C. Fisiología	181
XI.	Hígado	189
	A. Anatomía	189
	B. Histología	194
	C. Fisiología	204
	1. Funciones metabólicas anabólicas	205
	2. Funciones metabólicas catabólicas	211
XII.	Vesícula biliar	
	A. Anatomía	221
	B. Histología	221
	C. Conducto colédoco o biliar común	223
	D. Fisiología de la vesícula biliar	223
	E. Funciones de la vesícula biliar	224

XIII. Absorción	225
A. Generalidades	225
B. Absorción de agua	228
C. Electrolitos monovalentes	229
D. Absorción de cationes divalentes	230
E. Absorción de carbohidratos	232
F. Absorción de protefnas	236
G. Absorción de grasa	240
H. Absorción de vitaminas	243

Esquemas:

1. Esquema histológico general del tubo digestivo	4
2. Esquema histológico del diente	15
3. Esquema histológico de las papilas linguales	20
4. Esquema de la histología del estómago	65
5. Distribución de regiones glandulares y aglandulares del estómago de diferentes especies	68
6. Mecanismo de secreción de ácido clorhídrico en la célula parietal	75
7. Control endócrino y neural de la secreción gástrica de ácido y pepsinógeno	80
8. Anatomía e histología de los compartimientos gástricos	85
9. Conversión de carbohidratos en el rumen	116
10. Origen y destino de los principales metabolitos del organismo	119
11. Digestión y metabolismo de los compuestos nitrogenados en el rumen	132

12. Estructura histológica de las vellosidades del intestino delgado	140
13.A. Metabolismo del pigmento biliar	179
13 B. Ácin glandular del páncreas	179
14. Esquema histológico del hígado	197
15. Metabolismo del pigmento biliar	209
16. Metabolismo de los lípidos	210
17. Metabolismo de las proteínas y amoníaco	211
18. Metabolismo de las vitaminas	213
19. Transporte y almacenamiento del hierro	214
20. Síntesis de los ácidos biliares	216

Cuadros:

1. Capas histológicas del aparato digestivo	3
2. Composición química de la saliva	43
3. Composición del jugo pancreático	185
4. Nombre origen y actividad de las principales enzimas	247-250

Símbolos y abreviaturas	251
-----------------------------------	-----

I. Introducción y generalidades.

Los animales domésticos presentan diferencias substanciales en cuanto a sus procesos digestivos y en cuanto a su organización morfofuncional, de aquí que para alimentarlos correctamente y obtener un mayor provecho de ellos es necesario conocer sus diferentes características. En el caso específico de esta obra nos ocuparemos de las características histológicas, puesto que el conocimiento de la organización celular permite entender el porqué y cómo de los procesos digestivos; dichos procesos serán estudiados con amplitud al igual que la anatomía y fisiología que se presentan como complemento a los conocimientos adquiridos.

El objetivo final es el enlace con otras asignaturas del plan de estudios de la carrera de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Se propone que el alumno de la carrera se sirva de este trabajo para complementar sus estudios y lo use como referencia. Con esto en mente, para no distraer la atención del lector el material bibliográfico consultado se citará al final del trabajo, y no se pondrán citas bibliográficas en el texto, como es la práctica común.

El mejor aprovechamiento de la aptitud zootécnica de los animales domésticos, como son la producción de alimentos, el trabajo, abrigo, protección, etc., está íntimamente ligado a la disponibilidad de nutrientes que llegan al organismo con los alimentos y son aprovechados a través de la digestión, absorción y distribución de los mismos.

El término DIGESTION, incluye todas las actividades del aparato digestivo y sus glándulas anexas, encaminadas a la preparación de los alimentos para su absorción, y la eliminación del material no digerido. Los alimentos sufren cambios más o menos laboriosos para poder ser absorbidos y estos cambios son de tipo físico, químico y biológico.

Los principales factores físicos o mecánicos de la digestión son: la masticación, la deglución, regurgitación, rumia, motricidad gastro intestinal y la defecación.

Los principales factores químicos involucran la participación del ácido clorhídrico y las enzimas que reducen el tamaño de moléculas complejas para permitir su absorción. Así mismo, diversas hormonas que regulan la secreción y motricidad del tubo digestivo.

Los factores biológicos se llevan a cabo en los compartimentos gástricos principalmente en el rumen retículo, omaso, abomaso, en el saco ciego y colon por bacterias y algunos protozoarios.

Desde el punto de vista morfofisiológico el aparato digestivo sufre cambios progresivos en sus diferentes porciones, desde la boca hasta el ano, sin embargo, a todo lo largo del mismo se encuentran cuatro capas o láminas, por cuyas diferencias es factible identificarlas. Estas capas quedan resumidas de la siguiente manera: (véase fig. # 1 y cuadro # 1).

CUADRO N° 1

Capas Histológicas de Aparato Digestivo

1.- MUCOSA

- a) Epitelio
- b) Lámina propia:
 - b.1. Glándulas*
 - b.2. Tejido linfático*
 - b.3. Fibras musculares*
 - b.4. Capilares y pequeños linfáticos
- c) Muscularis mucosae (muscular de la mucosa)

2.- SUB-MUCOSA

- a) Tejido conjuntivo colágeno.laxo con:
 - a.1. Glándulas*
 - a.2. Tejido linfático*
 - a.3. Plexo vascular submucoso
 - a.4. Plexo submucoso

3.- MUSCULAR*

- a) De fibras oblicuas*
- b) De fibras circulares*
- c) Tejido conjuntivo con el plexo mioentérico
- d) De fibras longitudinales

4.- ADVERTICIA O SEROSA*

- a) Tejido conjuntivo colágeno.laxo con:
 - a.1. Tejido adiposo
 - a.2. Vasos sanguíneos y linfáticos
 - a.3. Cubierta mesotelial*

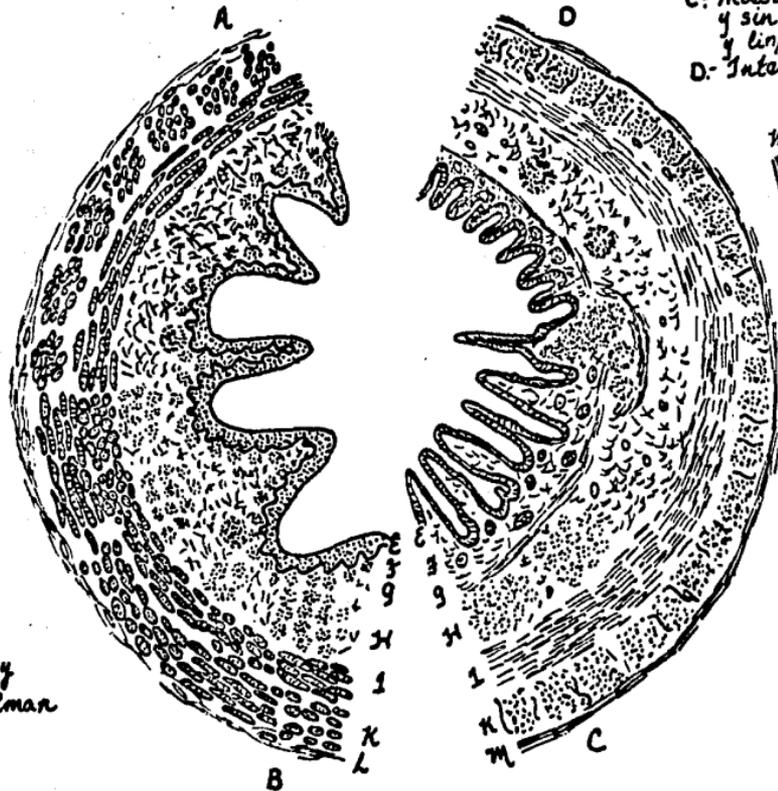
Las capas marcadas con asteriscos (*)- no son constantes.

Modificado de Garrit Bevelander, Outline of Histology, 1967.

A la porción tubular se asocian glándulas, las cuales pueden estar localizadas en las paredes del tubo mismo, o bien, fuera de él, pero comunicadas con éste por un conducto. Estas últimas son conocidas como glándulas anexas al aparato digestivo y son las siguientes: hígado, páncreas y glándulas salivales.

Esquema Histológico General del Tubo Digestivo

Figura 1



- A: Esófago sin glándulas en la su mucosa.
- B: Esófago con glándulas en submu.
- C: Intestino Delgado con glándulas y sin glándulas en la submucosa y linfonodos
- D: Intestino grueso

mucosa

- C: Epitelio.
- J: Lamina Propria
- g: Muscular de la Mucosa.
- H: Tunica Submucosa
- I: Lamina Muscular Circular.
- K: Lamina Muscular Longitudinal.
- L: Adventicia
- M: Serosa

Tomado de:
 Veterinary Histology
 Horst-Dieter Dellman
 Pg. 139, 1981

II. Cavidad Bucal

La boca es una abertura o cavidad especializada que se localiza en la parte rostral del sistema digestivo, y está asociada con la ingestión de alimento. La boca varía mucho en tamaño y morfología, en sus diferentes componentes, según la especie, y también existen diferencias muy marcadas entre razas. Esto depende en gran parte del tipo de alimentación y el medio en que se desarrolla cada animal. Este es un órgano altamente desarrollado, con sistemas complicados para la masticación, detección del sabor, e inicio de la digestión.

La cavidad bucal está limitada, en la parte rostral por los labios, los cuales son flexibles y musculosos, lateralmente por las mejillas, en la parte dorsal por el paladar duro, la parte ventral la limitan la mandíbula y la lengua; el límite caudal es la faringe (aditus faryngis). En esta zona el paladar duro se reemplaza por uno suave, sostenido de cada lado por un par de pilares musculares prolongándose a una estructura central llamada úvula. Las estructuras más prominentes de la boca son los dientes y la lengua.

La función principal de la boca es la de tomar el alimento, masticarlo reduciéndolo físicamente de tamaño y empezar la digestión de este. La masticación adecuada es particularmente importante para las materias vegetales, por su alto contenido de fibra cruda (celulosa, hemicelulosa, lignina y pectinas) en las paredes celulares, motivo por el cual son muy resistentes a los procesos digestivos.

La masticación, no es una función específica de los dientes, sino de toda la boca incluyendo la lengua, las mejillas y en general todas las partes de ésta.

II. A. Anatomía de labios, mejillas, encías y paladares.

Los labios orales son dos pliegues músculo-membranosos que circundan el orificio del vestíbulo oral. Sus ángulos (o ángulos orales) de unión están redondeados y situados cerca del primer molar. Cada labio tiene dos caras, la externa cubierta de piel con largos pelos táctiles. El labio superior presenta un surco medio (o philtrum). La cara interna está cubierta por una membrana mucosa (túnica mucosa oris). La irrigación de los labios la proporcionan ramas de la arteria labial y palatolabial, y la vena facial. La inervación es dada por el nervio facial. Los vasos linfáticos desembocan en los linfonodos mandibulares. En el ganado vacuno y el canino son menos móviles, por lo que utilizan la lengua para palpar y prender los alimentos.

Las mejillas forman las paredes laterales de la cavidad bucal, continuándose en los bordes alveolares de los huesos de las quijadas. Están compuestos de piel, músculo, glándulas y mucosa. El juego de las mandíbulas abre y cierra la cavidad oral. Los músculos involucrados en cerrarla son: el masetero, los temporales y los pterigoideos; se encargan de abrir la cavidad bucal los músculos digástrico, occipito mandibular y el esternomandibular. Las mejillas están irrigadas por las arterias faciales y buccinadoras, y por venas de los mismos nombres. Los vasos linfáticos

desembocan en los linfondos mandibulares. Los nervios sensoriales vienen del trigémino, y los motores del facial.

A continuación nombraremos los músculos más importantes relacionados con la cavidad oral y son: el orbicular de la boca que cierra los labios, el elevador naso-labial que eleva el labio superior y dilata los orificios de la nariz; elevador propio del labio superior, que también eleva el labio superior; el cigomático que retrae y levanta el ángulo de la boca; incisivo superior, es depresor del labio superior; incisivo inferior, eleva el labio inferior; mental, levanta y arruga la piel de la barba; depresor del labio inferior, deprime y retrae el labio inferior; buccinador, aplana las mejillas. Además también el cutáneo, el masetero, el temporal, pterigoideo y el occipito mandibular.

Las encías están compuestas de tejido conjuntivo colágeno denso que se halla íntimamente unido al periostio de las apofisis alveolares, y se fusiona en los bordes de los alveolos con el periosteo alveolar; éstos últimos fijan los dientes en sus cavidades. Están cubiertas por una membrana mucosa lisa desprovista de glándulas, muy poco sensible.

El paladar duro (palatum durum) está limitado en su parte rostral por los arcos alveolares, y caudalmente por el paladar blando. Su armazón es óseo, formado por los huesos: incisivo, maxilar y palatino.

Estos están cubiertos por una membrana mucosa lisa. Un rafé central divide la superficie en dos partes iguales, las cuales tienen crestas transversales. La extremidad dorsal comunica con la cavidad nasal en la parte rostral del meato nasal central.

Su irrigación es dada por arterias palatinas y la inervación viene por ramas del nervio trigémino.

El paladar blando es una cortina músculo-membranosa que separa a la cavidad bucal de la faringe, excepto durante la deglución. Esta cubierta por una membrana mucosa. A cada lado un corto y grueso pliegue baja al borde lateral de la lengua, éste constituye el pilar rostral del paladar blando. Su borde libre caudal está en contacto con la epiglotis de aquí se continúa con un pliegue de la mucosa que pasa a lo largo de la pared lateral de faringe y se une con el pliegue del lado opuesto, este pliegue se llama pilar caudal del paladar blando. Entre estos dos pilares se encuentran las tonsilas. Estas son compactas en todas las especies menos en el caballo, donde son una serie de masas de tejido linfoide y glándulas mucosas.

Los músculos del paladar blando son el palatino, el elevador del paladar y el tensor del paladar.

La irrigación del paladar blando viene de las arterias maxilar interna y facial, los vasos linfáticos terminan en los linfonodos faríngeos. La inervación la da el trigémino, el vago y el glossofaríngeo.

La parte ventral de la boca está compuesta de varias estructuras, con un armazón óseo llamado mandíbula, sobre ésta descansan los dientes inferiores y la lengua. La mandíbula está formada por dos ramas, unidas por una sínfisis en la parte rostral.

Existen en la mandíbula varios forámenes para el paso de los nervios y esta cubierta también por una membrana mucosa. Algunas estructuras importantes que se exponen según la posición de la lengua serían: los pliegues carunculares, la carúncula sublingual, pliegue mediano de la mucosa, (frenillo de la lengua, pliegue sublingual (plica sublingualis) y pliegue pterigomandibular (plica pterygomandibularis), músculo pterigoideo interno y el cuerno menor del hueso hioides, el hueso basihioides y, los músculos omohioideo y esternohioideo..

Su circulación está dada por la arteria facial, su innervación por ramas del nervio mandibular, principalmente el alveolar mandibular.

II. B. Histología general de la boca.

El epitelio que cubre la mucosa bucal es de tipo estratificado plano (escamoso), con o sin queratina, el cual descansa sobre una lámina propia de tejido conjuntivo colágeno laxo, separados por la membrana basal. La submucosa no se observa claramente separada de la lámina propia. Mucosa y submucosa presentan una irrigación sanguínea abundante, con vasos linfáticos bien desarrollados y se encuentran bien innervadas. Las fibras de la

submucosa son el medio de unión con la siguiente capa, que puede ser muscular, cartilaginosa u ósea, dependiendo de la zona de que se trate.

En los labios y carrillos se encuentra un buen ejemplo de la unión de la submucosa con músculo estriado.

La lámina propia presenta una serie de papilas, similares a las papilas secundarias de la lengua, con fibras elásticas muy finas principalmente hacia la superficie y cada vez más unidas y resistentes conforme se alejan de esta. Existe también en esta lámina, tejido linfóide distribuido irregularmente y en ocasiones forma folículos.

El epitelio a la altura de los carrillos, generalmente no está queratinizado; las células más superficiales presentan un aspecto transparente, ya que la unión entre ellas no es muy firme y su citoplasma se tiñe pobremente. La desembocadura de las glándulas salivales se encuentra en la porción más superficial del epitelio. Estas glándulas se encuentran en la submucosa y son en su mayoría de tipo mucoso. Por fuera del músculo estriado se encuentra la piel, misma que a la altura de la mucosa labial, presenta un cambio progresivo de piel a mucosa. El epitelio de los labios es queratinizado en los rumiantes y los equinos, y no queratinizado en los carnívoros y en los suinos.

En el paladar duro y en las encías, la submucosa descansa sobre tejido óseo. A esta altura, la mucosa presenta grandes diferencias de especie, condicionadas principalmente a los hábitos de alimentación.

En las encías no existen glándulas, y en el paladar única mente en su porción caudal, muy escasas y de tipo mucoso. En el suino estas glándulas no se observan. En la mucosa de la porción rostral del paladar, es factible observar algunas células adiposas.

En los puntos de mayor contacto con los alimentos, el epi telio muestra un estrato córneo, como es la parte dorsal de la lengua, el paladar, los carrillos y la placa dentaria de los bovi nos, caprinos y ovinos, que sustituye a los dientes incisivos superiores. En el hombre y en el canino se observa la menor cantidad de capa córnea, a diferencia de los rumiantes donde es la más gruesa y abundante.

Los vasos sanguíneos, se encuentran formando una abundante red en la submucosa y en menor cantidad en la lámina propia. Los nervios motores son más abundantes en la lengua y en los múscu los, las terminaciones sensitivas se sitúan al nivel del epitelio y las del sistema nervioso autónomo en las paredes de los vasos y en las glándulas.

II. C. Dientes

II. C. 1. Anatomía

Los dientes son formaciones duras implantadas en los alveolos dentarios de los huesos de la mandíbula y maxilares. Son papilas endurecidas, órganos de prehensión y masticación y pueden

servir como medios de defensa y ataque. Existen cuatro tipos de dientes: incisivos (I), caninos (C), premolares (P) y molares (M), según su forma y función. Los dientes están formados por una parte que sobresale de la encía llamada corona y otra hacia adentro del alveolo dentario, en forma de una o varias raíces. El punto entre corona y raíz se llama cuello.

Existen dos tipos de dentición, la primera, que es caduca, se llama decidua y la segunda es la permanente, la cual sustituye a la primera y permanece a lo largo de la vida. Los dos tipos de dientes presentan una organización similar.

El ligamento periodontal es el que fija al diente a su alveolo. Los dientes pueden ser simples o complejos. Los dientes braquidontos son simples y ya no crecen después de su erupción. Se dividen en corona, cuello y raíz definitiva. Los dientes hipsodontos (complejos) erupcionan constantemente y no poseen cuello, corona ni raíz definitivos. Se considera que solo están compuestos de raíz. Algunos ejemplos de este tipo de diente son los carrillos de los ruminantes, todos los dientes de los equinos y el diente canino de los suinos.

Los dientes incisivos están en posición rostral, le siguen los caninos, luego los premolares y al final los molares. Generalmente hay tres incisivos un canino cuatro premolares y tres molares, variando en cada especie. Las letras I, C, P y M son abreviaturas de incisivo, canino, premolar y molar respectivamente. La fórmula dentaria nos indica el número de dientes de cada tipo arriba y abajo y considerando sólo la mitad de la boca

(izquierda y derecha) por ser simétricas. De tal forma que $I\frac{0}{4}$ indica que hay cero incisivos arriba y cuatro incisivos abajo. Se multiplica por dos, por cada mitad de la dentadura, quedando así: $2(I\frac{0}{4})$. Al final de cada fórmula se indica el total de dientes presentes.

EQUINOS	2(I 3/3,	C 1/1,	P 3-4/3,	M 3/3) = 40-42
BOVINOS	2(I 0/4,	C 0/0,	P 3/3,	M 3/3) = 32
SUINOS	2(I 3/3,	C 1/1,	P 4/4,	M 3/3) = 44
CANINOS	2(I 3/3,	C 1/1,	P 4/4,	M 2/3) = 42
FELINOS	2(I 3/3,	C 1/1,	P 3/2,	M 1/1) = 30

Los dientes incisivos superiores y los caninos están ausentes en los rumiantes, siendo muy prominentes los últimos en los carnívoros. Los premolares y molares se presentan en todos los animales pero tienen diferencias morfológicas. En muchas especies es evidente el desgaste de los dientes y más en los molares y premolares. En los premolares este se va llevando a cabo de la parte rostral a la caudal. En cambio el último molar es el primer afectado. Zootécnicamente esto nos ayuda a detectar la edad del animal.

II. C. 2. Histología

Aunque existan diferencias macroscópicas sustanciales entre especies, los dientes poseen los mismos componentes. (véase figura 2).

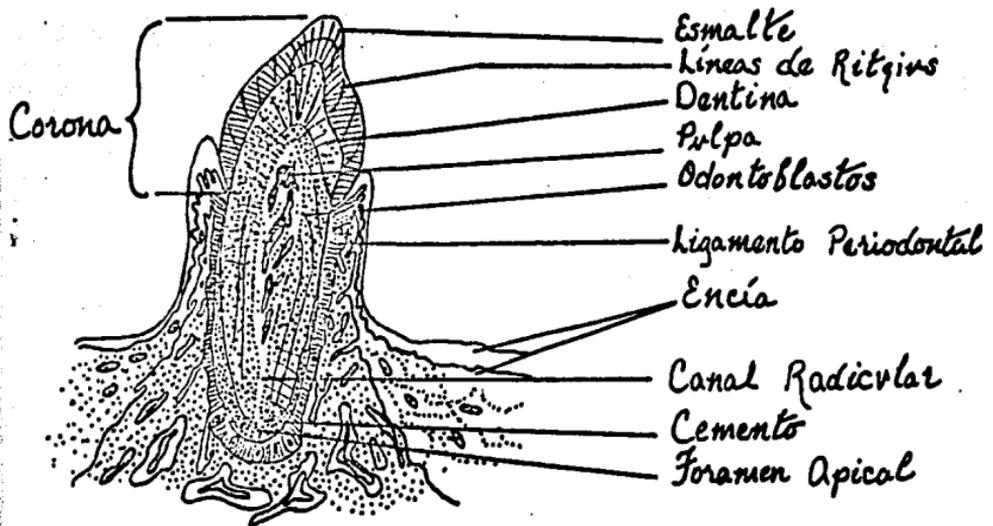
Cada diente se encuentra recubierto por el esmalte, en la porción de la corona, y una parte cubierta con cemento en la porción de la raíz, la línea de unión de estas dos partes es el cuello.

De adentro hacia afuera encontramos primero la pulpa. Esta porción del diente ocupa la cavidad pulpar formado por una masa gelatinosa que es tejido conjuntivo laxo mesenquimatoso con fibroblastos de forma estrellada principalmente. Tiene fibras colágenas orientadas en todas direcciones sin formar haces. Este tejido esta muy innervado y vascularizado. Los vasos penetran por un orificio en el ápice de la raíz y se ramifican profusamente. Algunas fibras nerviosas pierden su mielina, penetran algunos túbulos de la dentina por corta distancia acompañando en su trayectoria a las fibras de Tome (explicadas más abajo). Circundando la pulpa y separándola de la dentina existen grandes células columnares dispuestas en enpalizadas que son los odontoblastos.

La dentina es la siguiente capa, que forma el recubrimiento de la pulpa, es dura y de color blanco. Esta formada de un tejido calcificado semejante al hueso y es más duro por tener

Figura 2

Histología del Diente



Tomado de Junqueira Fig. 15-2 pg. 258 1977

gran cantidad de sales de calcio, su matriz contiene glucoproteínas y colágena, además de cristales de hidroxapatita. La matriz orgánica es sintetizada por los odontoblastos (que son similares a los osteoblastos). Cada una de estas células tiene una prolongación citoplásmica que penetra perpendicularmente en la dentina formando las fibras de Tome de dentina. Estas fibras se van haciendo más largas a medida que la capa de dentina aumenta de grosor.

La calcificación de la dentina comienza por áreas globosas que crecen y se fusionan, aunque el proceso muchas veces es imperfecto, resultando en áreas de matriz orgánica no calcificada conocidas como áreas interglobulares.

Esta área es la sensible a los estímulos como calor, frío, ácido, traumatismos, etc., esto es posible por las fibras de Tome. Cualquiera que sea el estímulo, siempre se percibirá como dolor. La destrucción del esmalte, provoca una reacción de los odontoblastos que reinician la síntesis de la dentina, aunque ésta presentará una estructura menos regular que la ya existente. Los odontoblastos son funcionales toda la vida.

El esmalte es un derivado epitelial calcificado del ectodermo, mientras que las otras estructuras del diente derivan del mesodermo. Se encuentra como la capa mas externa del diente en la porción de la corona. El principal componente del esmalte es un tipo de queratina que posee configuración molecular especial. El esmalte esta constituido por estructuras hoxagonales alargadas

(procesos de Tome). Estos prismas tienen un trayecto complicado dentro del esmalte. Durante la época de desarrollo del diente las células llamadas ameloblastos ayudaron a la formación de este esmalte gracias a su actividad secretora a través de procesos odontoblásticos llamados fibras de Tome. Estos ameloblastos se desintegran al terminar la formación del esmalte.

El cemento, es la substancia más externa a nivel de la raíz de los dientes, es la estructura más rica en calcio del organismo, contiene 97% de calcio y 3% de materia orgánica.

El cemento consiste de una capa ósea que recubre la dentina de la raíz y tiene estructura similar a la del hueso, pero sin osteones (sistemas de Havers) ni circulación. El cemento tiene mayor espesor en la región apical de la raíz, presentando en este punto células, con aspecto de osteocitos llamados cementocitos.

Estos están encerrados en lagunas y se intercomunican por canalículos y a través de los cuales se lleva a cabo la nutrición de estas células. El cemento es un tejido que reacciona con mucha facilidad, siendo resorbido cuando ocurren alteraciones en la membrana periodontal. En la extremidad de la raíz la producción de cemento es continua para compensar la erupción normal que el diente experimenta. Esto es importante para mantener el tamaño de la raíz y garantizar la fijación del diente.

II. D. Lengua

II.D.1. Anatomía de la lengua

Esta situada en el suelo de la boca, entre las ramas de la mandíbula. De manera general, consta de raíz, cuerpo, vértice y dorso. Su parte caudal se inserta en el paladar blando, faringe y hueso hioides. Su estructura consta de las siguientes partes: mucosa, glándulas, músculos, vasos sanguíneos y nervios.

Los músculos están divididos en dos grupos que son: intrínsecos y extrínsecos.

Los intrínsecos no son músculos bien diferenciados, sino fibras acomodadas longitudinal, vertical y transversalmente, entre los músculos extrínsecos. Los músculos extrínsecos son: el estilogloso, el hipogloso y el geniogloso principalmente, no hay diferencias dignas de mención entre las diferentes especies. Estos músculos son bilaterales. El estilogloso se encuentra en la parte lateral de la lengua y provoca la retracción unilateral de esta. El hipogloso es plano y ancho y se encuentra en la parte lateral de la base del cuerpo de la lengua cubriendo al estilogloso parcialmente. Retrae y baja la lengua. El geniogloso tiene forma de embudo y se encuentra en el plano medio de la lengua. Este músculo baja la lengua, cuando los dos actúan al mismo tiempo se forma un surco en el dorso.

La irrigación la dan las arterias lingual y sublingual y el drenaje a partir de la vena linguofacial. Los nervios senso-

riales son el lingual y el glosofaríngeo, y el motor es el nervio hipogloso.

II.D.2. Histología de la lengua.

(ver figura 3)

La lengua es un órgano muscular, cubierto por una mucosa modificada y adaptada para las sensaciones táctiles y del gusto.

Los diferentes músculos que la forman pertenecen a la variedad estriada esquelética, con una dirección que va en los tres planos del espacio, sus características son las típicas de la variedad a que pertenecen.

La mucosa recubre toda la superficie de la lengua excepto en su base, presenta para su estudio una cara superior o dorsal característica por la presencia de una serie de elevaciones o papilas linguales, cubiertas por un epitelio estratificado escamoso con queratina, por debajo de las papilas se encuentra la lámina propia de tejido conjuntivo colágeno laxo con papilas secundarias. La porción inferior o ventral, presenta un epitelio estratificado, rara vez queratinizado, que no presenta ningún tipo de papilas.

a) Papilas de la lengua

a₁ Yemas gustativas

Son formaciones especializadas para la percepción de los sabores. Se encuentran además de en algunas papilas de la lengua, en el velo plátino y en la epiglótis.

Figura 3
Papilas de la Lengua



Tomado de: Junqueira pag. 257 1977

Están formadas por dos tipos de células; unas específicas, sensitivas, y otras llamadas células de sostén. En los cortes teñidos con los métodos de rutina, se distinguen por tomar una coloración oscura y por su forma de huso, además el núcleo de las células de sostén se tiñe pálidamente y es de forma oval o redonda. Se les debe diferenciar de las papilas secundarias, que en ocasiones adoptan la misma forma de huso, pero en su centro únicamente se encuentran células y fibras de tejido conjuntivo colágeno laxo, sin células sensitivas y de sosten.

Dentro de epitelio de la lengua las yemas tienen forma oval y hacia la superficie de ésta se observa el poro gustativo, el cual es un pequeño orificio por donde penetran las substancias solubles del alimento para estimular a los procesos celulares de las células sensitivas. Las células encargadas de la percepción de los sabores son de tipo neuro-epiteliales, con el contorno celular y el núcleo en forma de huso. En su porción basal tienen contacto con terminaciones nerviosas y en la porción apical se observan los procesos celulares, que son prolongaciones que dan el aspecto de pequeños cilios.

Las células sensitivas y las de sostén, que se diferencian al microscopio óptico por su forma, parecen ser un sólo tipo celular, en diferentes estados funcionales. Al microscopio electrónico las células sensitivas maduras, presentan una prolongación apical con muchas microvellosidades, dentro de las cuales, y en todo el cuerpo celular se encuentran microfilamentos; el citoplasma contiene además lisosomas, retículo endoplásmico liso, ergastoplasma, centriolos y mitocondrias, con una distribución

regular por todo el éste. . . . Se ha observado también, en la porción apical, algunos gránulos densos, tal vez constituidos por mucopolisacáridos.

Las células sensitivas mueren dentro de las papilas gustativas, cambiando su posición de la periferia de la yema hacia el centro de la misma. Su ciclo vital es de aproximadamente 250 horas.

Se encuentran distribuidas en el epitelio principalmente en partes laterales de la base de la lengua. Son escasas en equinos y bovinos, y más numerosas en suinos y ovinos (donde son visibles macroscopicamente) y muy abundantes pero poco desarrolladas en caprinos. En el canino y felino son escasas pero de gran desarrollo.

a₂) Papilas Filiformes

Son las más numerosas, distribuidas en la porción rostral y dorsal de la lengua, cubriendo casi la totalidad de esta. Consisten en una elevación cónica de la lámina propia, cubierta por el epitelio escamoso, estratificado con queratina. La punta de la papila es la más cornificada, generalmente sobrepasa la altura del resto del epitelio, y lleva una dirección antero-posterior. La lámina propia presenta papilas secundarias poco desarrolladas, en el equino y suino, pero muy grandes en los rumiantes. En los carnívoros, ocasionalmente las papilas secundarias también sobrepasan la altura del epitelio.

En los mamíferos domésticos además de las papilas filiformes clásicas, existen otras similares, pero más desarrolladas en la porción caudal de la lengua.

a₃) Papilas fungiformes

Se encuentran distribuidas irregularmente entre las papilas filiformes y son más numerosas hacia las porciones externas (laterales) del dorso de la lengua. Son menos numerosas que las filiformes. Su superficie es plana e igual de amplia que la base de las papilas filiformes. Se encuentran "encajadas" en el epitelio, o sea, presentan un borde que las separa de las vecinas. El epitelio que las cubre es delgado, y sin capa córnea. Lo delgado del epitelio y una irrigación abundante, le dan un aspecto característico, o sea, rojizo, en el animal en vida. Las papilas secundarias son pequeñas. Estas papilas son numerosas en los ovinos, suinos, carnívoros y en los caprinos, mostrando en las dos últimas especies una gran altura, llegando a sobrepasar ocasionalmente el borde epitelial.

a₄) Papilas foliadas

En los mamíferos superiores las papilas foliadas son muy similares a las papilas fungiformes por lo que respecta a su borde liso y a los surcos laterales. Se distinguen de éstas porque se encuentran agrupadas hacia los bordes de la lengua y no están colocadas entre las papilas filiformes. Contienen abundantes yemas gustativas, aún sobre los surcos laterales, a los que se les llama también surcos gustativos. Presentan papilas secundarias

bien desarrolladas, ocupando tres cuartas partes de la papila primaria. En el fondo de las papilas foliadas, generalmente se encuentran glándulas de tipo seroso.

En los equinos se observa una cresta de epitelio entre dos papilas, y en estos y en el canino, además de las glándulas serosas, se encuentran otras de tipo mucoso que desembocan en los surcos gustativos.

En los rumiantes no existen papilas foliadas y en el felino son muy rudimentarias y carentes de yemas gustativas.

a_g) Papilas caliciformes o circunvaladas.

Son las más desarrolladas y menos numerosas. Cada una de ellas está rodeada por un surco profundo y tienen un epitelio delgado en relación con el tamaño de la papila, sobre todo en los surcos laterales. Presentan también yemas gustativas. La lámina propia es rica en tejido conjuntivo colágeno laxo, pero únicamente forma papilas secundarias a nivel del borde libre del epitelio. La mayor parte de las papilas caliciformes están rodeadas por una elevación epitelial que forma la pared del surco, esta elevación al unirse con la de la papila permite la salida a los ductos de las glándulas serosas (de Ebner).

En el equino, generalmente existen dos papilas, pero pueden existir tres o cuatro. En el asno siempre son tres. En los bovinos son muy cerca de treinta colocadas en una doble línea, en V, están muy desarrolladas; esto mismo sucede en los ovinos y caprinos. El canino presenta de cuatro a seis

colocadas también en forma de V, con el vértice hacia la base de la lengua. El suino presenta tres. En los animales vivos, son claramente visibles por su coloración rojiza.

b.) Glándulas de la lengua

Es necesario aclarar que la lengua no presenta una submucosa como tal, sino que se encuentra una formación característica formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, glándulas y músculo estriado. Existen tres tipos de glándulas intrínsecas: las serosas, las mucosas y las seromucosas.

b₁) Las glándulas serosas intrínsecas se encuentran en el fondo de las papilas foliadas, son las también llamadas glándulas de Von Ebner, cuyo conducto desemboca en el poro o surco circunvalado.

b₂) Las glándulas mucosas intrínsecas están finamente repartidas en la lengua, particularmente por debajo de las papilas foliadas, cerca de los bordes linguales, especialmente en los ovinos, caprinos y carnívoros.

b₃) Las glándulas sero-mucosas intrínsecas también conocidas como glándulas de Blandín o de Nuhn, se localizan en la cara ventral de la lengua, son voluminosas en los ovinos y caprinos, pero no se encuentran en el equino. Otras glándulas mixtas se observan en el borde de la lengua en los equinos, y en la base de la lengua en éstos y en los bovinos.

En la punta de la lengua, paladar duro y encías no se encuentran glándulas.

Lyssa

En la lengua de los carnívoros se localiza una estructura cordonal llamada Lyssa que se extiende en posición ventral dentro de las masas musculares y a lo largo de la lengua. Esta formada por una cápsula de tejido conjuntivo colágeno compacto irregular que rodea a algunas células musculares, y entre éstas se observa tejido adiposo, vasos sanguíneos y nervios. En el felino predomina el tejido adiposo, mientras que en los caninos el tejido muscular es más abundante. Esta estructura se ha descrito también en el suino y en el equino, en éste último hay además cartilago hialino.

3. Irrigación e inervación de la lengua.

A la lengua llegan dos arterias por cada lado, las linguales y las sublinguales, las cuales se resuelven en capilares hacia la lámina propia del epitelio y entre las glándulas y tejido muscular. Las venas son satélites de dirección contraria a las arterias, abandonan el órgano como venas linguales y sublinguales.

Los capilares linfáticos son abundantes en la lámina propia, se reúnen en varios troncos que van a la región de los linfonodos mandibulares.

Las dos terceras partes rostrales de la lengua están inervadas por la rama sub-lingual sensitiva del 5o. par nervioso o trigémino. La sensación del gusto se transmite por ramas del 7o. par y por el nervio lingual de la cuerda timpánica. La parte caudal de la lengua está inervada por el nervio glosó-faríngeo. Las ramas nerviosas más finas se distribuyen formando un plexo superficial en la lámina propia de la mucosa, con algunas fibras que terminan alrededor de las yemas gustativas, o dentro de ellas, en íntimo contacto con las células neuro epiteliales sensitivas de esta estructura. Otras fibras terminan a la altura de las células musculares formando la placa motriz.

II.E. Glándulas salivales anexas al aparato digestivo

II.E.1. Anatomía

En todas las especies son pares, y bien diferenciadas:

Existen dos tipos, las mayores: parótida, sublingual, cigomática y molar; y las menores: labial, lingual, bucal, y palatina. Las mayores son grandes y se localizan a distancia de la cavidad oral, por tanto sus conductos excretores pueden ser largos. Las menores son pequeñas y se localizan cerca de la cavidad oral.

Las glándulas salivales mayores son túbulo alveolares compuestas, pero tienen estructuras distintivas únicas como alveolos, conductos intercalados, y estriados, también denominados túbulos secretores. El orden en que vierten sus secreciones a la cavidad oral es como sigue: adenómero, (o acin) conducto intercalado, conducto

inter-lobulillar (túbulos secretores), conducto lobulillar, conducto inter-lobulillar, conducto lobular, conducto excretor. No todas las glándulas tienen todas estas estructuras en cada acin para que éste libere su producción.

Glándulas salivales mayores:

- a) La parótida: es la más voluminosa en el equino y tiene forma de triángulo, se encuentra principalmente entre la rama de la mandíbula y el ala del atlas, ésta es una glándula con secreción de tipo seroso. Su irrigación esta dada por ramas de las arterias carótidas y maxilares, y la inervación esta dada por ramas del trigémino facial y ramas simpáticas.
- b) La mandibular: Es más pequeña que la primera, en el equino no así en el canino y el bovino, donde es más grande. Se extiende desde la fosa del atlas hasta el hueso basihioides de modo que esta cubierta en parte por el tendón esternocefálico. La naturaleza de su secreción es de tipo seroso, (en roedores) mucoso en canino y felino, y seromucoso en equino, rumiante y hombre. La irrigación esta dada por las arterias occipital, carótida y facial y la inervación por la cuerda del tímpano y ramas simpáticas.
- c) La sublingual: Se localiza entre el cuerpo de la lengua y la rama mandibular, debajo de la membrana mucosa. En esta glándula predominan los alveolos mucosos en rumiante y suino, y seromucosos en equino y carnívoros pequeños. La irrigación esta dada por la arteria sublingual y la inervación por el nervio trigémino y ramas del simpático.

d) La Cigomática:

Es distintiva de carnívoros pequeños. Se localiza profundamente en el proceso cigomático del hueso maxilar. Sobre el paladar y junto a la órbita. Su secreción es principalmente mucosa, con algunas semilunas serosas.

e) La molar

Esta glándula de los felinos se encuentra cerca de la comisura de los labios y es muy parecida a las cigomáticas.

Glándulas salivales menores:

Las glándulas salivales menores se nombran según su localización y son formas diminutas de las glándulas salivales mayores.

Todas estas glándulas vierten su secreción llamada saliva, a la cavidad bucal. Esta saliva es la secreción mixta, serosa y mucosa de todas estas glándulas. La secreción se forma a partir de la sangre.

II.E.2. Histología

Todas las glándulas anexas son del tipo túbulo alveolar compuestas y están formadas por un estroma y un parénquima.

a) Estroma

El estroma lo forma tejido conjuntivo colágeno compacto irregular que forma una cápsula, la cual penetra al órgano en forma de trabéculas. Estas se subdividen para formar lóbulos y lobulillos, conduciendo a los vasos sanguíneos, nervios, vasos

linfáticos y la salida de los conductos glandulares que desembocan a la cavidad bucal. En los lobulillos, entre el parénquima se encuentra tejido conjuntivo colágeno laxo, formando una malla fina de fibras de colágena y reticulares, acompañada de capilares. En el tejido intersticial se encuentran fibroblastos, macrófagos y células adiposas aisladas ó en grupos, además de las fibras mencionadas. Es factible encontrar células plasmáticas y linfocitos pequeños.

b) Parénquima.

El parénquima lo forman los acinis glandulares (adenómeros) y los conductos de salida. Los acinis pueden ser de tipo seroso, mucoso o sero-mucoso, dependiendo de la glándula de que se trate.

b₁) Acinis mucosos

Las células mucosas de los acinis se disponen en una sola capa, constituyendo un epitelio simple, fijo en una membrana basal completa. El adenómero es globuloso, con un lumen amplio, dentro del cual las células adoptan una forma prismática, cuboidal o piramidal. Con técnicas de tinción especiales, como es el mucicarmin, las células presentan gránulos en el citoplasma, que corresponden a mucígeno; estos gránulos no se observan con los métodos de rutina, en vista de que los reactivos los disuelven, de ésta manera, el citoplasma se observa como vacuolado.

El núcleo se encuentra en posición basal, generalmente se encuentra anguloso, en virtud de la presión que sufre por el mucígeno acumulado. Cuando la secreción abandona la célula, ésta se colapsa, retiene pocos gránulos de mucígeno, y el núcleo se observa más o menos esférico, este hecho puede llevar a confundir con las células serosas, sin embargo, la ausencia de canaliculos de secreción permite confirmar el tipo celular observado.

Al microscopio electrónico presentan gran similitud con las células caliciformes del epitelio respiratorio. Se observan vacuolas grandes ópticamente vacías, el aparato reticular de Golgi bien desarrollado y cercano al núcleo. El ergatoplasma es desarrollado particularmente cerca del núcleo. Se encuentran ribosomas libres. Las mitocondrias y lisosomas son escasos y en posición basal. Hacia la superficie libre, la membrana celular se proyecta al lumen del acini, con muchas microvellocidades.

La mucina esta formada por proteínas, y polisacáridos. Es un material basófilo; metacromático, PAS positivo. Cuando la mucina se encuentra en la célula se llama mucoide o mucinógeno; es la que le confiere al citoplasma un aspecto espumoso.

b₂) Acinis serosos

El acin presenta la misma forma globosa que en las anteriores, pero sus células son de forma cuboidal y el lumen es más reducido.

El citoplasma presenta un aspecto homogéneo, con gránulos de secreción localizados entre el núcleo y la superficie libre apical; son los llamados gránulos de zimógeno. El núcleo es pequeño y esta en posición basal, es esférico aún cuando la célula se encuentre llena de zimógeno se tiñe fuertemente, y ocasionalmente es posible observar sus bordes irregulares. En la base de las células serosas, y ocasionalmente rodeando el núcleo existe una sustancia cromófila, que acepta la tinción de las nucleoproteínas, y con una distribución que da la apariencia de estriaciones o de láminas paralelas, entre las que se encuentran mitocondrias.

Con técnicas especiales se ha demostrado la presencia de gotas de grasa y gránulos de pigmento en este tipo celular.

En la superficie libre de las células serosas y sobre los bordes de contacto mutuo, se observan microvellosidades y unos pequeños canaliculos denominados de secreción.

Las células serosas no son funcionalmente iguales en las diferentes glándulas; algunas de ellas se tiñen ligeramente con el mucicarmin, por lo que se denominan mucoserosas, sin embargo, con los métodos de tinción de rutina se observan prácticamente iguales a las serosas puras.

Al microscopio electrónico, presentan las características propias de una célula secretora de sustancias protéicas. La secreción que producen es rica en agua y proteínas.

b₃) Adenómeros (o acín) de las glándulas seromucosas

En las glándulas denominadas seromucosas, los acinis glándulares presentan células de dos tipos, predominando cualquiera de ellos. En las glándulas en donde predominan las células serosas, algunos de los acinis son exclusivamente de este tipo, mientras que en los restantes, las células mucosas se intercalan entre las serosas. La diferenciación entre los dos tipos celulares se hace con base en las características morfológicas y tintoriales mencionadas.

Generalmente las células serosas se sitúan en las porciones profundas del adenómero y las células mucosas cerca del conducto de salida. Es necesario aclarar, que en ocasiones, las células mucosas pueden localizarse aún dentro del conducto intercalado y rara vez existe una separación clara entre las dos porciones. Es bastante probable que las células mucosas tengan su origen en la diferenciación de las células de los conductos intercalados.

En los acinis en que predominan las células mucosas, las serosas se sitúan en una especie de fondo de saco, dentro del adenómero ligeramente hacia afuera de las células mucosas, dando el aspecto de recubrirlas en forma de media luna; cuando este es el caso las células serosas reciben el nombre de semilunas serosas (de Giannuzzi-Ebner). Estas células son pequeñas, aplanadas, pareciendo formar parte del adenómero encajadas a manera de cuña entre las

células mucosas. Su secreción se vierte a través de los canalículos de secreción.

b₄) Células basales en cesto, o mioides, o mioepiteliocitos.

En todos los acinis glandulares, cualquiera que sea la glándula salival, entre las células epiteliales y la membrana basal del adenómero, se encuentran las células en cesto o mioepiteliales, de las cuales con técnicas de coloración de rutina únicamente es posible observar el núcleo.

Con técnicas especiales se observa el citoplasma, el cual emite prolongaciones muy finas que envuelven a las células epiteliales a manera de un guante y dentro de las cuales se observan filamentos (microfilamentos). Este tipo de células son llamadas mioepiteliales, y con sus contracciones ayudan a la secreción de los adenómeros. Este tipo celular también se encuentra en las glándulas mamarias y en las sudoríparas.

b₅) Conductos de las glándulas salivales

Incluidos en el parénquima encontramos todos los conductos excretorios de las glándulas. Son los siguientes: conductos intercalados, conductos secretores o estriados, y el conducto excretorio.

Conductos (o segmentos) intercalados.

Estos conductos se localizan comunicando a la unidad secretora (adenómero) y el conducto estriado, o bien el conducto excretor, en caso de no existir el primero. Su longitud es variable, se diferencia porque contiene un epitelio de tipo cúbico simple, ligeramente aplanado. Sus células no tienen características de secretoras. Entre estas células y la membrana basal pueden encontrarse células en cesto. Este conducto únicamente se observa en las glándulas salivales mayores y en el páncreas.

Conductos secretores o estriados.

Están formados por un epitelio simple de células columnares altas. El núcleo está en posición central, redondo, de cara abierta. En el citoplasma es característico observar una estriación basal, que al microscopio electrónico muestra invaginaciones de la membrana que contiene mitocondrias. La secreción que producen estas células se une a la producida en los adenómeros.

En las glándulas serosas puras ocasionalmente no se observan estos conductos. Se forman por la reunión de los segmentos intercalados y se localizan en el conjuntivo perilobulillar.

Conducto excretorio.

Únicamente se encuentran en las glándulas salivales mayores, están formados en su inicio por un epitelio simple columnar el cual rápidamente se transforma en pseudoestratificado y posteriormente en estratificado.

Membrana basal.

La membrana basal, se encuentra sosteniendo al epitelio en toda su longitud, desde los adenómeros hasta la desembocadura de los conductos en la boca, sin embargo sólo es fácilmente visible hacia el conducto excretor, al añadirsele fibras elásticas y miocitos no estriados, mientras que a nivel de los tubos secretores y adenómeros es muy delgada y está formada por fibras de reticulina.

Irrigación de las glándulas salivales.

Los vasos sanguíneos penetran a la glándula siguiendo el trayecto de los conductos glandulares, acompañados de tejido conjuntivo, terminan en capilares alrededor de los conductos y adenómeros, a esta altura, en ocasiones quedan separados de la membrana basal por capilares linfáticos. Los vasos venosos son satélites de curso contrario. Los linfáticos se inician en el tejido intersticial y ocasionalmente en el espacio perialveolar. Algunas veces existen pequeños ganglios linfáticos dentro de las glándulas.

II.F. Fisiología de la cavidad oral

a. Estimulación nerviosa de las glándulas salivales.

Cada glándula salival recibe una inervación eferente doble. Una serie de nervios correspondientes al sistema nervioso parasimpático y los otros son ramas del simpático. La inervación aferente (sensitiva) está contenida principalmente en los nervios trigémino y glosofaríngeo. Estos nervios conducen impulsos del gusto y de la musculosidad general de la boca. Los centros para la secreción salival están localizados en búlbo raquídeo.

La estimulación de las fibras del parasimpático, presentan secreción salival abundante, acuosa y rica en agua y sales, pero pobre en materias orgánicas. Si se estimula el simpático cervical, la saliva que se obtiene es escasa, viscosa, con inclusiones y material orgánico.

La secreción de las glándulas salivales está en estrecha relación con la inervación y con la cantidad de sangre circulante, sin embargo, no se conocen claramente los mecanismos de acción.

En resumen, la secreción es estimulada por la acción para simpática (colinérgica). La estimulación del simpático (adrenérgica) no causa secreción salival, pero actúa sobre las células glandulares aumentando la secreción de materia orgánica.

b. Control de la secreción salival

La regulación de la secreción salival, es un acto reflejo complejo, que comprende receptores sensoriales específicos, fibras nerviosas aferentes, centros secretores, nervios vasomotores, vasos sanguíneos, y células glandulares; bajo dos aspectos: el reflejo psíquico o condicionado y el reflejo químico.

En el reflejo psíquico o condicionado, se produce un aumento en la secreción salival, con el sólo pensamiento, vista u olor del alimento. Este reflejo se desarrolla a lo largo de la vida.

El reflejo químico lo produce una estimulación de los centros salivales por la acción del alimento sobre los receptores del gusto y sensitivos de la boca.

c. Generalidades

Los animales necesitan para el mantenimiento de su metabolismo, su crecimiento, y su multiplicación, de diversas sustancias encontradas en alimentos y forrajes. Estas sustancias no pueden ser absorbidas directamente, necesitan transformarse previamente a formas mas sencillas. Este proceso lo lleva a cabo el sistema digestivo mediante un conjunto de procesos, comenzando con la ingestión de alimentos, que se transforman a lo largo del tracto gastro-intestinal (con la participación de glándulas anexas), donde son absorbidas las sustancias desdobladas necesarias para el cumplimiento de lo mencionado y eliminados los residuos no absorbidos.

d. Digestión bucal.

La digestión bucal consta de varios pasos: prehensión, ingestión, masticación, insalivación y deglución.

La prehensión es el acto de recoger y llevar los alimentos a la boca. En cada especie presenta características particulares, pero en forma general utilizan para ello los labios, los dientes y la lengua.

Masticación es la reducción mecánica del alimento, con la finalidad de permitir una mayor superficie de contacto para la acción enzimática, y humedecer el bolo alimenticio.

Insalivación: como se mencionó, las glándulas salivales mayores son la parótida, la mandibular, la sublingual, la cigomática y la molar, todas pares; y numerosas glándulas pequeñas localizadas en la mucosa bucal y en la lengua. La función de todas estas es producir saliva.

La saliva lubrica y protege a la mucosa bucal, es un solvente del alimento, ayuda a la formación de bolo alimenticio dándole consistencia y humedeciéndolo para que pueda ser deglutido, especialmente en rumiantes donde se secreta en grandes cantidades y de manera constante; sirve como medio para la excreción de ciertas sustancias orgánicas, inorgánicas y tóxicas (mercurio, yodo, plomo, etc.); provee el medio adecuado para la acción de ciertas enzimas (como la ptialina), facilita la deglución, coadyuva en la regulación del pH del estómago o del rumen en su caso, disuelve los alimentos para permitir el acceso a las papilas gustativas e inicia la digestión de los almidones en los omnívoros, gracias a la ptialina: En los rumiantes además, tiene una gran capacidad tampón en contra de ácidos grasos volátiles, por su gran contenido alcalino.

La digestión comienza con el ingreso del alimento a la boca, después de haberse apreciado su calidad por medio de los órganos de los sentidos. La forma de prehensión de los alimentos va en relación directa con el tipo de alimento. Cada especie está adaptada para prehend^{er} su tipo de alimentación. Los alimentos sólidos son colocados para su masticación por medio de la lengua.

En los carnívoros el alimento o la presa, es detenida con los miembros anteriores y desgarrada. Esta es introducida a la cavidad oral por movimientos de la cabeza y mandíbulas.

El canino rara vez mastica su alimento, en cambio el felino realiza una masticación cuidadosa.

En los bovinos la lengua es muy importante. Esta es larga y móvil, toma los haces de hierba arrancándolos y los introduce lateralmente a la boca. Cuando el alimento está amarrado el animal separa un manojito con movimientos de la cabeza y la lleva a la cavidad oral, también por medio de la lengua.

Los caprinos y ovinos utilizan también el incisivo de la mandíbula para la prehensión del forraje. Los equinos utilizan los labios principalmente y la lengua sólo en caso de necesitarla. Los labios son fuertes, muy sensibles y sumamente móviles. El suino hoz^a el suelo con el morro, y con labios o dientes incisivos toma o corta el alimento. Se ayuda principalmente de la lengua para la prehensión.

Los líquidos, en todos los animales domésticos menos los carnívoros, se toman usando los labios. Estos acoplan, el labio superior sobre el inferior al mismo tiempo que forman una especie de vacío, bajando la mandíbula y retrayendo la lengua y de esta forma succionan. El canino en cambio, utiliza la lengua en forma de cuchara, toma el líquido y lo introduce a la cavidad bucal. El felino presenta una serie de papilas entre las cuales queda atrapado el líquido y así se introduce a la cavidad oral.

Ya introducido el alimento a la cavidad oral, se procede a la masticación, que es el acto reflejo que le sigue. Es controlado neuralmente por la corteza cerebral y puede interrumpirse en cualquier momento. La masticación tiene dos finalidades: la de fragmentar el alimento para aumentar su superficie y mezclarlo íntimamente con la saliva, así se prepara al alimento para su deglución.

Los carnívoros sólo cortan y trituran los alimentos, mientras que los herbívoros verdaderamente los muelen. Esto es de importancia para que les sea más fácil digerir posteriormente la celulosa y puedan deglutir el alimento.

Los dientes en cada especie están adaptados para que el rendimiento de la alimentación habitual del animal sea óptima. En los carnívoros todo el maxilar interactúa con la totalidad de la mandíbula. En los herbívoros sólo la mitad de la dentadura se utiliza a la vez. Estos cambian de lado irregularmente al masticar.

La duración de la masticación depende en gran medida de la intensidad de ésta y de la constitución del alimento. Entre más corrioso y menor contenido de agua contenga, más largo es el tiempo de masticación.

La saliva:

La saliva es el líquido producido por las glándulas mayores y menores anexas a la cavidad oral. Es insípida, incolora, inodora, más fluida en el canino y menos fluida en los herbívoros, con pH alcalino. Esta constituida en un 99 a 99.5% de agua, el porcentaje restante de compuestos orgánicos e inorgánicos.

Los inorgánicos son iones de cloruros, fosfatos, bicarbonato de potasio, sodio y calcio, y los compuestos orgánicos son proteínas, mucina y compuestos orgánicos de bajo peso molecular. Los rumiantes presentan algunas diferencias como puede ser el elevado contenido electrolítico. El 90% de los aniones contenidos en su saliva son bicarbonatos y fosfatos por lo que tiene una elevada capacidad tampón. También existe en éstos un alto contenido de nitrógeno, del cual gran parte esta en forma de urea, nada despreciable en el rumen. (ver cuadro No. 2).

En el suino existe una alfa-amilasa llamada ptialina que ayuda a desdoblar los almidones.

- En los rumiantes lactantes se produce una enzima llamada lipolítica que desdobla el 20% de la grasa láctea.

CUADRO N° 2

COMPOSICION QUIMICA DE LA SALIVA

pH 7.35

Densidad 1.005

Materia orgánica:

Mucina

Alfa-amilasa (ptialina) presente sólo
en el suino

Kalikreina

probablemente renina

Células epiteliales descamadas, leu-
cocitos, glucosa, urea, creatinina,
ácido, láctico, vitaminas, ácido
úrico, etc.

lipasa salival (bovinos).

Materia inorgánica:

Sodio 20-40 m. eq./lt. de agua

Potasio 15-25 m. eq./lt. de agua

Calcio 3-8 m. eq./lt. de agua

Cloro 20-40 m. eq./lt. de agua

Bicarbonato 10-20 m. eq./Lt. de agua

Fosfatos, bromo y fluor.

Otros factores:

Factores de crecimiento nervioso
(NGF)

Esteroproteasas

Lisozima

Inmunoglobulinas

III. FARINGE

III. A. ANATOMIA

La faringe es un tubo músculo-membranoso modificado para el movimiento voluntario e involuntario del bolo alimenticio. Es una estructura cavitaria de comunicación entre la cavidad oral y el esófago (orofaringe) así como entre la cavidad nasal y la laringe (rinofaringe). La limitan dorsalmente: la base del cráneo y los sacos gurgutales, ventralmente la laringe, lateralmente el músculo pterigoideo interno, el hasta mayor del hioides, o estilo-hioides, las arterias carótidas externas y la glándula salival mandibular, principalmente.

Presenta siete orificios:

Dos orificios nasales, . . . dos orificios timpánicos de las Trompas de Eustaquio, . . . comunicación a la boca, comunicación a la faringe, y comunicación al esófago.

Sus músculos principales son:

El Estilofaríngeo, el palatofaríngeo, el pterigofaríngeo, el hiolaríngeo y el tirofaríngeo.

Su irrigación la dan arterias que derivan de la carótida común, carótida externa y facial. Su inervación está dada por ramas del trigémino, glosolaríngeo y vago.

III. B. Histología

Esta formada por una mucosa con epitelio, estratificado escamoso en su mayor parte, pudiendo presentar también epitelio columnar simple. El epitelio se fija en una membrana basal y ésta a su vez descansa sobre una lámina propia rica en tejido linforreticular, con algunas glándulas mucosas y seromucosas. No tiene muscular de la mucosa, por lo que la lámina propia se continúa con el tejido conjuntivo elástico de la submucosa, y con los tejidos que rodean a la faringe.

III. C. Fisiología

(ver fisiología de la deglución cap. V).

IV. Esófago

IV. A. Anatomía

El esófago es un tubo largo, músculo-membranoso encargado de conducir los alimentos desde la faringe hasta el estómago, por medio de los movimientos de deglución; macroscópicamente presenta en su interior una serie de pliegues que aparentemente dejan cerrada la luz del tubo pero el esófago tiene un gran poder de dilatación para permitir el paso del bolo alimenticio.

Esta dividido en tres porciones: la cervical, la torácica y la abdominal.

Presenta en su trayecto algunos cambios de dirección:

La porción cervical, empieza en el plano medio encima del borde anterior del cartilago cricoides de la laringe y la parte media del axis. La tráquea se encuentra ventral al esófago cervical. En el suino presenta una dilatación. En el canino presenta una constricción llamada istmo esofágico.

La porción torácica incluye desde la abertura torácica hasta el hiato esofágico del diafragma cambia su posición hacia el lado izquierdo de la tráquea, siguiendo un trayecto paralelo a esta. En la bifurcación de la tráquea regresa nuevamente a la posición dorsal con respecto a esta y ventral a la 5a. o 6a. vértebra torácica, donde cruza el arco aórtico hacia la derecha del plano medio y continúa en el mediastino entre los pulmones, hacia atrás y algo dorsalmente e inclinándose poco a poco hacia la izquierda. Alcanza entonces el hiato esofágico del diafragma.

La porción abdominal, en el bovino y caprino no existe. El suino presenta una dilatación. En las demás especies pasa a través del hiato esofágico y se une al estómago inmediatamente a la izquierda del plano medio y ventral de la 11^{ava.} o 12^{va.} vértebra torácica. En el equino esta porción mide 2-3 cm.

Este órgano en el equino mide 1.25-1.50mts., es largo y delgado. En los rumiantes es más ancho y corto que en el equino. En el cerdo es curvo y casi recto. En el canino es dilatado y relativamente ancho.

La irrigación está dada por las arterias carótida común, bronco-esofágicas y ramas gástricas. La inervación por los nervios: vago, glossofaríngeo y ramas simpáticas.

IV. B. Histología

La pared del esófago está constituida por las cuatro capas comunes al aparato digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa.

La mucosa está constituida por un epitelio estratificado escamoso no cornificado, pero las células más superficiales contienen gránulos de queratohialina. En algunos animales como los herbívoros, el epitelio se encuentra cornificado. En otras especies la presencia de un estrato cornificado es el resultado de una respuesta de protección a determinados estímulos físicos irritantes o abrasivos, debiéndose considerar esta reacción en la mayoría de los casos como normal.

Generalmente la mucosa esta libre de glándulas, sin embargo, en dos pequeñas zonas, una a nivel del cartilago cricoides de la laringe y la otra a nivel del cardias, o esfinter de comunicacion con el estómago, se encuentran glándulas, a las que se denomina glándulas mucosas superficiales; éstas son tubulares ramificadas similares a las glándulas cardiales del estómago.

La lámina propia está integrada por tejido conjuntivo colágeno laxo con fibras elásticas abundantes a manera de red. Entre las células propias del conjuntivo se encuentran linfocitos aislados, abundantes, en ocasiones agrupados en nódulos, especialmente a la altura de los conductos excretores de las glándulas esofágicas.

La lámina muscular de la mucosa (muscularis mucosae) no existe en la primera porción del esófago, en su lugar, se observan fibras elásticas agrupadas en una lámina, separando mucosa de submucosa, no siempre es fácil observarla por ser muy delgada. Hacia el final del cuarto craneal del esófago se observan ya entre las fibras elásticas algunas células musculares, formando una lámina incompleta, en el resto del esófago sí se forma una muscular de la mucosa completa, cuyas fibras llevan una dirección longitudinal, agrupadas en haces. Al final del esófago ésta lámina no sólo es completa, sino que además, es proporcionalmente más gruesa que la de cualquier otro órgano del tubo digestivo. En los rumiantes, equinos y felinos, la muscular de la mucosa es completa desde la mitad caudal del esófago; en los suinos y caninos únicamente en el cuarto caudal muy cerca del estómago.

Submucosa

Esta formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, bien irrigado e inervado. Las arterias y venas son grandes y orientadas longitudinalmente. Presenta las glándulas esofágicas, de forma tubo alveolar ramificadas, que en el corte dan la apariencia de una pera, su secreción es de tipo seromucoso, predominando las células mucosas y con medialunas típicas. El epitelio a la altura de los adenómeros es simple, con células cilíndricas altas y anchas, epitelio que hacia los conductos excretores se vuelven más pequeñas conservando su estructura columnar. El conducto excretor atravieza las capas superficiales para abrirse en el lumen esofágico. En el canino, forman una lámina casi continua en la submucosa, a lo largo de todo el esófago; en el suino son abundantes y de regular tamaño en la mitad craneal del órgano, posteriormente son escasas y pequeñas. En el equino, ruminantes y en el felino se encuentran en el tercio superior.

Muscular

El estrato muscular forma dos capas principales, una interna con las células orientadas en dirección circular y otra externa de curso longitudinal; las dos capas, en el principio del esófago se entrecruzan oblicuamente. Es factible encontrar células en todas las direcciones, en láminas incompletas y poco desarrolladas.

En el tercio craneal del esófago, las células musculares pertenecen a la variedad estriada esquelética, poco a poco y de manera variable en las diferentes especies van siendo substituidas por miocitos no estriados. En el suino, los límites entre los dos tipos de músculo se encuentran cerca del cardias; en el equino y en el felino en el principio del último tercio; en los caninos y ruminantes, el músculo estriado se encuentra a lo largo de todo el esófago, además, en la canaladura esofágica y aún en algunas porciones del rumen. La capa interna del músculo se engruesa hacia el estómago en todas las especies animales, pero especialmente en los equinos.

Adventicia o serosa

Es la capa más externa del esófago, en su porción cervical se encuentra la adventicia, la cual se transforma en serosa a la altura de la cavidad torácica, debido a la presencia de la pleura. La adventicia consta de tejido conjuntivo colágeno laxo, con adipositos, vasos sanguíneos, linfáticos y nervios.

La serosa además de todos estos elementos, presenta una capa de células mesoteliales.

IV. C. Fisiología

(ver fenómeno de la deglución).

IV. D. Esfínteres Esofágicos

Los esfínteres esofágicos son válvulas localizadas en lugares estratégicos a lo largo de esta porción del sistema gastrointestinal, para impedir el reflujo del alimento. Son dos y se describen a continuación:

1. Esfínter faringo esofágico: la abertura entre la orofaringe y el esófago se encuentra siempre cerrada a menos que haya paso de alimento. Este esfínter está formado de varios músculos, como son: los crico-faríngeos y la parte caudal del tirofaríngeo; en su parte ventral lo forma el cartilago cricoides.

Su inervación la da el nervio glossofaríngeo y el nervio vago.

2. Unión gastro esofágica y orificio: es de los más importantes y previene la regurgitación gástrica al esófago. Esta unión mas que esfínter es un orificio circundado por una masa muscular que lo cierra, y en el equino tiene forma de corbata suiza la cual no le permite ni regurgitar ni vomitar. Se encuentra siempre después del diafragma, en la cavidad abdominal. Su inervación la dan principalmente ramas del vago.

V. Fisiología de la deglución:

La deglución de un acto reflejo complejo mediante el cual transporta el bolo alimenticio de la boca al estómago. Para su estudio se ha dividido en tres fases detalladas, estas son: la orofaríngea, la esofágica y la gastroesofágica. La fase orofaríngea a su vez esta subdividida en otras tres etapas: la etapa oral, la faríngea y la cricofaríngea.

La fase oral empieza cuando de manera voluntaria se toma el alimento y gracias a la interacción de los músculos de la masticación y de la lengua, que junto con el aparato hioideo mueven la ingesta hasta la base de la lengua, y así se reúne el bolo. El aparato hioideo actúa como columpio empujando la laringe rostralmente y hacia arriba, en dirección paralela a los movimientos de la lengua. Estimulada por el contacto del alimento, en un momento preciso, la faringe empieza una serie de reflejos secuenciales rápidos con dirección aboral proyectando el bolo hacia el esófago. Esta es la segunda etapa, la faríngea, de la fase orofaríngea.

Durante la etapa faríngea la nasofaringe, orofaringe y laringe se encuentran cerradas. La cavidad oral la cierra la lengua mediante una contracción hacia los paladares duro y blando. El impulso dorso caudal de la lengua ayuda a proyectar el bolo hacia atrás. La cavidad nasal se cierra mediante los arcos palatofaríngeos. La laringe se cierra por la oposición de la epiglottis sobre la glottis. El movimiento epiglótico se inicia por el

movimiento dorso craneal de la laringe, acompañado por un reflejo de cese de respiración.

El esfínter esofágico craneal (E.E.C.) se mantiene cerrado mediante una contracción tónica siguiendo la contracción faríngea craneal, el músculo cricofaríngeo se relaja para recibir el bolo en movimiento, permite su paso al esófago craneal, e inicia la tercera etapa, la cricofaríngea. El esfínter craneal queda abierto menos de un segundo, cerrándose inmediatamente después del paso del bolo. Queda muy poco o nada de alimento en la faringe relajada después de la fase orofaríngea. El diámetro dorsoventral de este esfínter es proporcional al tamaño del bolo. Entre más grande y poco maleable el material, más grande es la apertura.

Al recibir el esófago el bolo, empieza la fase faríngea. Una onda peristáltica primaria lleva el bolo hasta el estómago. Generalmente una onda es suficiente. Si queda bolo dentro del esófago, provoca una onda peristáltica secundaria.

La fase gastroesofágica, durante la cual el bolo pasa al estómago, es la fase final de esta secuencia. El esfínter esofágico caudal (E.E.Ca.) pierde tonicidad desde la fase orofaríngea, mucho antes que llegue a él la presión de la onda esofágica, y de hecho también mucho antes que llegue el bolo. Existe reflujó normal que es revertido con la onda normal. Al pasar el bolo ... aumenta, más que el lúmen gástrico, la tonicidad del E.E.Ca.

El cierre del esfínter previene el reflujó gastroesofágico.

VI. Estómago

VI.A. Anatomía

El estómago es un órgano musculoglándular con configuración sacular al contener alimento.

Esta dividido para su estudio en cinco regiones: cardias, fondo, cuerpo, antro y píloro. (Ver figura 5)

Este órgano se encuentra en plano transverso, un poco hacia el lado izquierdo del plano medio. La curvatura mayor va del cardias hasta el píloro, ventralmente y a la izquierda. La curvatura menor es la superficie gástrica de menor extensión, y va también del cardias al píloro, en dirección también cráneo dorsal y del lado derecho. La superficie parietal esta relacionada al hígado, en su parte ventro abdominal izquierda. La superficie visceral del estómago, que consta de una zona más pequeña está relacionada con el intestino, páncreas y riñón izquierdo, estructuras localizadas dorsalmente y a la derecha. El fondo se encuentra abajo de las costillas 11a. y 12a. El píloro se encuentra a la altura de la novena costilla y a la derecha del plano medio, esta relacionado con el páncreas y la fisura portal del hígado.

La irrigación del estómago está dada por ramas del tronco celiaco, la primera rama abdominal de la aorta. Las arterias gastropíloicas derecha e izquierda que corren a lo largo de la curvatura mayor en donde se anastomosan. En la curvatura menor corren, y se anastomosan también, las arterias gástricas izquierda

y derecha siendo ramas la primera del tronco hepático, y la segunda del tronco celíaco. Las venas principales son: la gastroesplénica del lado izquierdo, y la vena gastroduodenal del lado derecho. El drenado linfático va a los linfonodos hepáticos. La inervación esta dada por el nervio vago.

VI. B. Histología (ver figura 4)

El estómago, está formado por las cuatro capas comunes al tubo digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa. Son muy similares entre sí, en las diferentes regiones a lo largo del tracto gastro-intestinal, únicamente la mucosa presenta grandes cambios, por el tipo de estructuras que en ella se encuentran.

En el estómago se diferencian tres regiones: una región cercana al cardias conocida como región cardial, una región muy grande que ocupa la región profunda del estómago o región fúndica, y la región pilórica cercana al piloro. Únicamente en los carnívoros y en el hombre se encuentra una mucosa glandular completa, ya que en los solípedos y en los suínos, en una zona (que correspondería a la región cardial de los carnívoros) se observa una mucosa tegumentaria, similar a la del esófago llamada región esofágica. En los rumiantes, antes del estómago glandular u abomaso, se encuentra la región aglandular gástrica, que consta de tres dilataciones llamadas: rumen, retículo y omaso. Estos también están cubiertos por una mucosa tegumentaria (ver abajo).

Mucosa.

La mucosa del estómago es glandular. En los carnívoros y en el hombre se diferencian tres zonas glandulares y en los solípedos y suinos se encuentra además la mucosa de tipo tegumentario o "pars esofágica", libre de glándulas y con características que recuerdan a la del esófago.

Microscopicamente el interior del estómago presenta una serie de rugosidades o elevaciones llamadas pliegues gástricos que involucran las capas de la mucosa y submucosa. Estos varían de tamaño y número de acuerdo con el grado de distinción del estómago, alcanzando el máximo cuando se encuentra en estado de vaciedad. Estas elevaciones están revestidas por un epitelio simple columnar, que se introduce en la lámina propia hasta la muscular de la mucosa, formando las fosetas gástricas que son el inicio de las glándulas. El cambio de epitelio tegumentario del esófago a simple columnar del estómago, se hace bruscamente, lo que se conoce histológicamente como transición de epitelio.

Los epitelios son generalmente de revestimiento pero pueden tener otras funciones también, como es el caso del estómago. Este presenta en su mucosa, como ya se dijo, glándulas. Estas glándulas constan de un adenómero, en la porción basal de la glándula, y un conducto excretor en la porción apical tienen forma de tubo por lo que se llaman tubulares.

Las glándulas llevan el nombre de la porción en que se encuentran existiendo entonces tres tipos: las glándulas cardiales, las fúndicas y las pilóricas. Dentro de estas glándulas encontramos

células especializadas con funciones específicas como son: células mucosas, epitelioцитos gástricos, exocrinocitos principales, exocrinocitos parietales, y endocrinocitos gastro-intestinales. Existen diferencias entre las glándulas y las células que las conforman en las diferentes porciones del estómago, éstas se explicaran posteriormente.

El lumen glandular es muy reducido, las células se agrupan en cordones epiteliales que descansan sobre una membrana basal característica. Por la vecindad de las glándulas entre sí, aparecen los cordones de las fostas vecinas muy juntos, sostenidos por escasa cantidad de tejido conjuntivo colágeno laxo perteneciente a la lámina propia, dando la apariencia de un epitelio estratificado. La glándula abarca casi todo el espesor de la lámina propia.

Glándulas cardiales

A nivel de la región cardial los pliegues gástricos se unen a las glándulas tubulares compuestas y simples de tipo mucoso. Las glándulas presentan en la porción superficial llamada cuello, y en las porciones profundas o cuerpo, un epitelio de tipo cúbico; en esta zona las células mucosas, que recuerdan, a las caliciformes, están intercaladas con escasos endocrinocitos gastrointestinales (células argentafines) (ver abajo). Las células mucosas son similares a la de las glándulas pilóricas y a las mucosas de las glándulas fúndicas. Las células mucosas producen moco y un poco de gastrina. Es factible encontrar también células productoras de pepsinógeno, llamadas exocrinocitos principales, o zimogénicas.

Endocrinocitos gastrointestinales o, células argentafines y sistema endocrino (enterocromofin)

Las células argentafines se encuentran repartidas en forma aislada entre las células zimogénicas, hacia la parte profunda de las glándulas fúndicas; no es su único sitio de localización, ya que también se observan en las glándulas cardiales y pilóricas del estómago, en las criptas intestinales, en el apéndice y en el colon, las cuales junto con las localizadas en el conducto pancreático, en el conducto biliar y en la vesícula biliar, forman el sistema enterocromafin, el cual vierte una secreción directamente al torrente sanguíneo, actuando como glándulas de secreción interna. El sistema enterocromafin está formado por lo menos por 10 tipos de células diferentes, de estructura básicamente similar, describiremos las cinco más importantes denominadas endocrinocitos gastrointestinales tipo 1,2,3,4 y 5.

El tipo 1 ó células argentafines, cuya localización fué mencionada al principio del párrafo anterior, es la célula endócrina más común en el aparato digestivo. Es una célula poligonal o aplanada, fija a la membrana basal y rara vez se extiende hasta la superficie del epitelio; en ocasiones, proyectan hacia la luz de la glándula, algunas microvellosidades. Su núcleo es central de forma irregular, en virtud de que su membrana presenta depresiones.

En el citoplasma se encuentran gránulos diversos, especialmente abundantes hacia la base de las células (gránulos argentafines);

Los gránulos están rodeados por la unidad de membrana y contienen serotina.

El aparato Golgiano se localiza cerca del núcleo, entre éste y la membrana basal existen vacuolas que contienen pequeños gránulos, con densidad variable llamados vacuomas que, tal vez sean los precursores de los gránulos argentafines. Se encuentran también algunas mitocondrias redondas y ovals, ergatoplasma y ribosomas libres. Las granulaciones argentafines en las tinciones especiales son capaces de reducir las sales de plata, sin tratamiento especial. Las granulaciones de las células tipo 2,3,4 y 5, también son capaces de reducir las sales de plata, pero es necesario tratarlas previamente con sustancias reductoras, por lo que se denominan gránulos argirofílicos.

El tipo 2, o células cromafines, se piensa que producen catecolaminas, que almacenan epinefrina; son similares a las que se encuentran en la médula adrenal. Están distribuidas por todo el cuerpo; además del tracto gastrointestinal, se encuentran en los ganglios nerviosos, ovarios, testículos, riñón, hígado, corazón y en los cuerpos carotídeo y aórtico.

Las células del tipo 3, producen glucagon, en forma similar a las células de los islotes pancreáticos; también se les llama células intestinales A. El glucagon es un polipéptido con efecto glucogenolítico, por el cual los niveles de glucosa en la sangre se aumentan.

El tipo 4, recuerda funcional y estructuralmente a las células delta de los islotes pancreáticos (que producen somatostatina, y potencialmente inhiben la secreción de insulina y glucagón); se les llaman células intestinales D.

Células tipo 5, se cree producen gastrina, un compuesto que estimula el flujo de los jugos gástricos. Se conoce que la célula se ve afectada por el ayuno y alimentación. Este tipo celular se ha encontrado en la región pilórica del estómago y menos comunmente en la región cardíal y en el duodeno. Las células son ovales abarcan toda la altura del epitelio, tienen una superficie delgada con microvellosidades, núcleo basal, con la cromatina condensada en la periferia del mismo. La mayor parte del citoplasma, contiene gránulos de secreción pequeños, rodeados por la unidad de membrana y con densidad variable. Existen ribosomas abundantes, ergatoplasma desarrollado con cisternas aplanadas y agrupadas principalmente alrededor del núcleo. Contiene también algunos haces de filamentos, mitocondrias y un aparato golgiano poco desarrollado.

Glándulas fúndicas

La porción fúndica es la que presenta mayor superficie. Las fosetas gástricas son similares en la observación macroscópica, pero no desde un punto de vista histológico. Son más profundas y presentan un sólo conducto de salida para varias glándulas (tubulares ramificadas). Las glándulas se subdividen en cuatro regiones: base, cuerpo, cuello e istmo. Están formadas por cuatro tipos diferentes de células:

- a) Epiteliocitos gástricos, antes conocidos como células mucosas superficiales ó del istmo y células mucosas del cuello.
- b) Exocrinocitos principales o células principales
- c) Exocrinocitos parietales o células parietales
- d) Endocrinocitos gastrointestinales o células argentafines.

a) Epiteliocitos gástricos

Son células que producen una secreción mucosa, similar a la de las glándulas cardiales y pilóricas, sin embargo, las que se localizan en las partes profundas del cuello, presentan en su citoplasma una ligera basofilia, debido a una mayor cantidad de retículo endoplásmico rugoso, según se ha comprobado por medio de la microscopía electrónica; el aparato golgiano también se observa bien desarrollado y los gránulos de secreción son ligeramente más grandes y esféricos, hacia la superficie libre de la célula se observan numerosas microvellosidades; estas estructuras permiten suponer una mayor actividad funcional. En las superficies laterales presentan interdigitaciones. Estas células producen moco, el cual previene la autodigestión del epitelio glandular; recubriendo la superficie epitelial y evitando la acción del jugo gástrico secretado por los otros tipos celulares. Las células superficiales producen menos moco que las profundas y este es menos soluble en agua.

- b) Exocrinocitos principales, o células principales o zimogénicas.

Son las más numerosas, se disponen en una sola lámina, extendiéndose desde la mitad o último tercio de las glándulas gástricas (el cuerpo) hasta el fondo. Generalmente es difícil hacer una buena observación de estas células, ya que inmediatamente después de la muerte del animal sufren cambios degenerativos, a menos que se efectúe una fijación sumamente rápida y se eliminen los líquidos de reacción ácida, que van a activar a las enzimas existentes dentro de las células. En los animales en ayuno, estas células están llenas de unos gránulos refringentes distribuidos en el citoplasma que es ligeramente basófilo, y que corresponden al pepsinógeno.

Algunos gránulos son densos, rodeados por un anillo claro. El núcleo es esférico, de cara abierta, pequeño, basal y con escasa cantidad de cromatina y un nucleolo visible. Con la ingestión de alimentos, la célula libera su secreción, conserva gránulos pequeños y disminuye el volumen celular.

Entre el núcleo y la membrana plasmática, se encuentra un retículo endoplásmico rugoso bien desarrollado, compuesto de cisternas tubulares ensanchadas, y ribosomas libres que le dan una basofilia distintiva. La superficie libre presenta microvellosidades escasas. El aparato golgiano, cercano al núcleo, presenta vacuolas cuyo contenido es similar al de los gránulos de zimógeno.

Estas células producen pepsinogeno que es un zimogeno que ayuda a la digestión.

Además el pepsinógeno activo, llamado pepsina, producido en las células principales activa la enzima prorenina a su forma activa: la renina.

c) Exocrinocitos parietales o células parietales.

Las parietales son células aisladas, escasas, grandes, de forma que varía de piramidal a esférica, localizadas ligeramente excéntricas hacia la base de las células principales en la zona del cuello hasta la base. Su citoplasma es fuertemente acidófilo (con hematoxilina-eosina), se ven de color rojo naranja. Se encuentran literalmente "metidas" entre las principales. El núcleo es esférico, ligeramente basal. En los diferentes estados fisiológicos de la digestión, no sufren cambios en sus características. Con métodos histoquímicos especiales, se ha encontrado cromatina intracitoplasmática.

Estas células contienen un gran número de mitocondrias pero no gránulos de secreción. Al microscopio electrónico se observa en la posición apical evaginaciones e invaginaciones de la membrana, a manera de canaliculos intracitoplasmáticos de secreción con microvellosidades dentro de ellas que sirven para transportar la secreción hacia afuera. Contienen anhidrasa carbónica, que forma ácido carbónico, el cual sale a los canaliculos, y el hidrógeno de éste se une al ion cloro, para formar así el ácido clorhídrico (HCL) fuera de la célula. Su secreción la vierten entre las células parietales. Los bordes laterales son relativamente lisos, y el polo basal contiene microvellosidades. La célula

también contiene una gran cantidad de túbulos y cisternas, que tal vez sean continuación de la membrana plasmática uniéndose al retículo endoplasmático liso. Las mitocondrias son relativamente anchas, ovales, con crestas abundantes. Se encuentran ribosomas libres en el citoplasma. El aparato Golgiano es pequeño, localizado entre el núcleo y el polo basal de la célula.

Glándulas pilóricas

Son tubulares ramificadas, constituidas únicamente por células mucosas muy similares a las superficiales de las glándulas cardiales y algunas células del sistema enterocromafín. Las células epiteliales de esta región producen la hormona gastrina que es la que estimula la secreción de las glándulas estomacales al llegar el bolo al estómago.

Membrana basal:

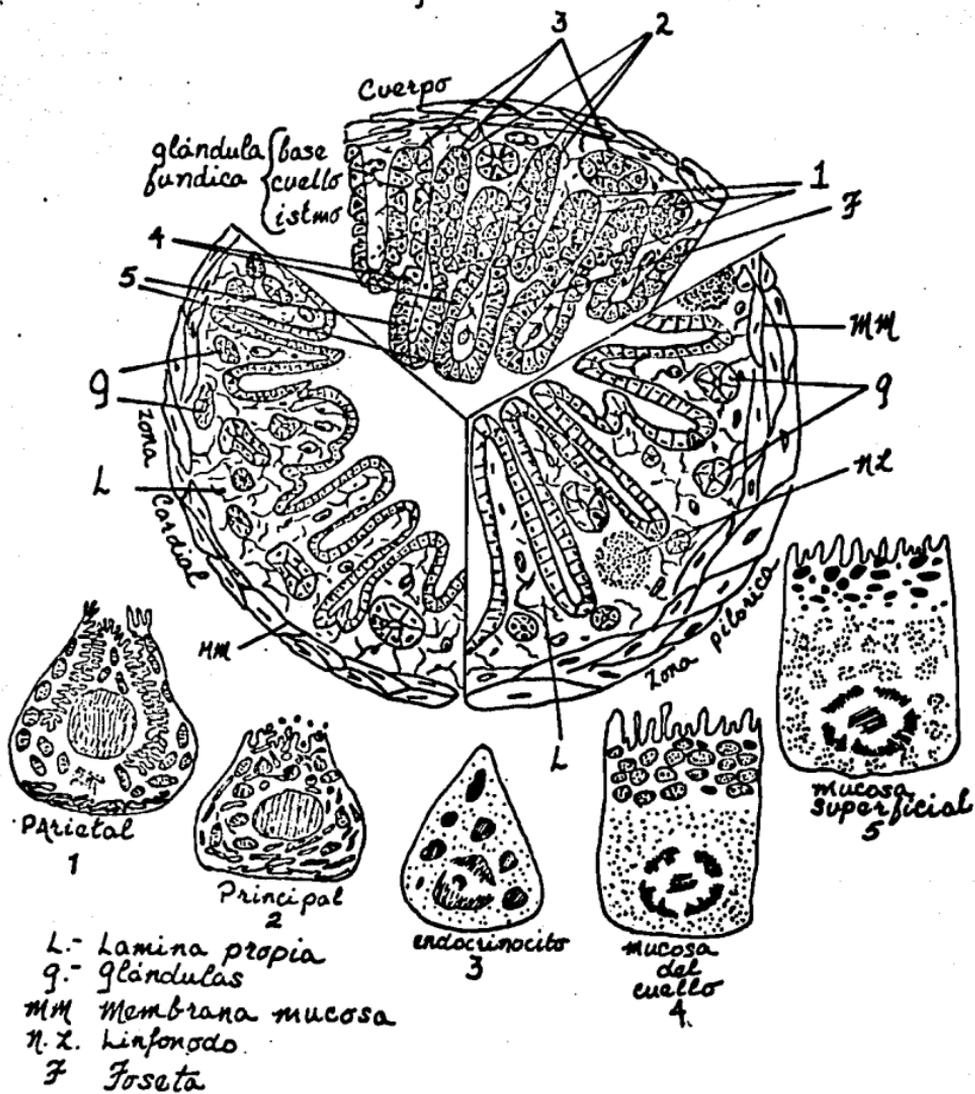
Sosteniendo a las células epiteliales superficiales, y a las de los tres tipos de glándulas, se encuentra una membrana basal, que además separa a estas células de la lámina propia.

Lámina propia

Esta formada por una red de tejido conjuntivo, colágeno laxo con fibras de reticulina, de colágena y elastina, que ocupan los espacios existentes entre las glándulas y la muscular de la mucosa. Este tejido está constituido además de fibroblastos, linfocitos, algunas células plasmáticas, eosinófilos y células cebadas. En esta región, pero especialmente a la altura de las glándulas pilóricas,

Histología del Estómago

Figura 4



- L.- Lamina propia
- g.- Glándulas
- MM Membrana mucosa
- n.z. linfonodo
- F Foseta

Adaptado de Strombeck pg.82 y Junqueira pg.264.

se pueden encontrar algunas fibras de músculo liso y también pequeñas acumulaciones de células linfoides (nódulos libres no encapsulados).

Muscular de la mucosa:

Es una lámina completa de miocitos no estriados, en dirección circular y longitudinal con respecto al órgano, de las que parten fibras que se entrecruzan en la lámina propia, entre las glándulas (muy difícil observarlas), cuyas contracciones facilitan el vaciamiento de las mismas.

Submucosa

Esta formada de tejido conjuntivo colágeno laxo, con fibras elásticas y de colágena, entre las que se encuentran células cebadas; existen también linfocitos aislados y células eosinófilas. En esta lámina submucosa, se encuentra un plexo sanguíneo, que da ramas a la mucosa y al tejido muscular, además del plexo nervioso de Meissner o plexo submucoso, y de los ganglios autónomos (el tejido nervioso es muy difícil de observar con las técnicas de rutina).

Lámina Muscular

Esta formada por dos láminas de fibras musculares lisas, la interna de fibras de dirección circular, y la externa de fibras de dirección longitudinal. Entre estas dos capas, es posible observar una lámina de fibras oblicuas, que no es completa a lo largo de todo el órgano, y un plexo nervioso mioentérico, o plexo de Auerbach, también de difícil observación.

Serosa

Esta formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, y células adiposas en pequeña cantidad, cubierta por el mesotelio peritoneal, el que generalmente se destruye al hacer la preparación del tejido. A través de ella, corren los vasos sanguíneos mayores y los nervios, los capilares y fibras nerviosas.

c) Diferencias en las especies: (ver figura 5)

En los carnívoros, la zona cardial es muy limitada; predomina la región fúndica y pilórica. En el canino la región fúndica se subdivide en dos zonas: una clara, con pocas células parietales, y otra similar a la de las demás especies. En los suinos, la región cardial es amplia, y presenta además la zona esofágica, no glandular, con epitelio estratificado escamoso. En los equinos, la porción esofágica es muy desarrollada, mientras que la zona cardial es relativamente delgada.

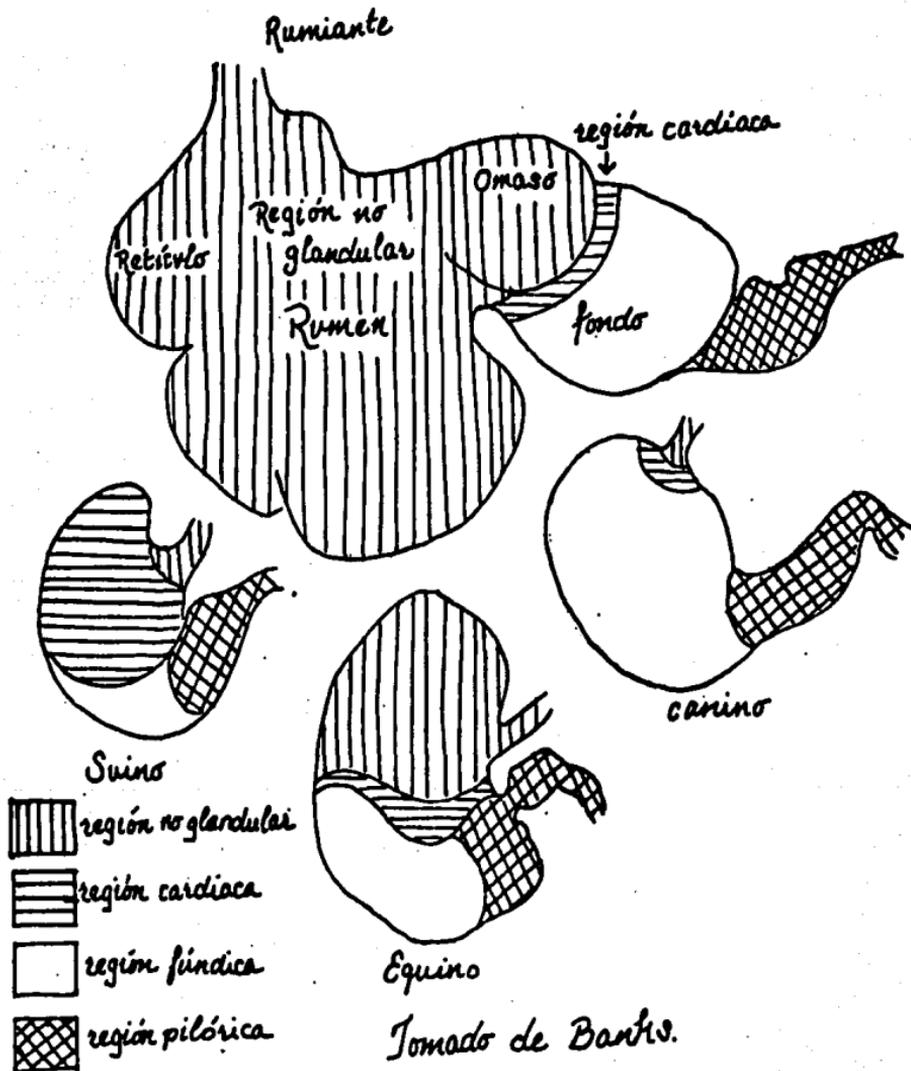
En los rumiantes, antes del abomaso o estómago glandular verdadero, se encuentran tres dilataciones del esófago: el rumen, el retículo y el omaso, cada una con sus características propias. Estas son regiones aglandulares y se denominan preestómagos o partes pre-gástricas.

VI. D. Fisiología de la digestión del estómago monocavitario.

Tras la deglución, llega el bolo al estómago y es sometido a la digestión gástrica: mezclado, macerado y desdoblamiento, químico y enzimático. Comúnmente se ha considerado al estómago

Figura 5

Distribución de las Regiones Glandulares y Aglandulares de al estomago de diferentes especies



como el órgano más importante del sistema digestivo, y en realidad no es tan importante en el proceso de digestión, sino por su papel como órgano de mezclado y homogenización de las sustancias que llegan a él. Dado que existen diferencias entre las salivas, los jugos gástricos, la población bacteriana y los tipos de alimentación, se encuentran necesariamente diferencias en la digestión gástrica entre las especies. Los carnívoros no tienen amilasa salival, y carecen casi por completo de flora bacteriana, por esto casi exclusivamente degradan proteínas en el estómago. El equino degrada celulosa, gracias a ciertas diastasas producidas por su flora bacteriana. Estas bacterias producen también ácido acético y butírico que junto con el ácido clorhídrico, acidifican el contenido estomacal. También degradan proteínas gracias a la pepsina producida por la mucosa gástrica. Los carbohidratos son hidrolizados al momento de llegar al estómago. En el suino se degradan los almidones por las mismas razones que en el equino y se lleva a cabo, al mismo tiempo, la degradación de las proteínas gracias a la pepsina.

El estómago tiene varias funciones, como el de ser un reservorio temporal del alimento, y controlar la entrada de éste al intestino delgado. Su función más importante es digerir el alimento, produciendo ácido clorhídrico y enzimas. Además, las masas musculares ayudan a revolverlo y a degradarlo. Estas funciones se llevan a cabo mediante dos mecanismos: los químicos y los mecánicos.

Fenómenos mecánicos

Los movimientos de las paredes estomacales son muy variados. Cuando el estómago está vacío se halla en estado de reposo. Al entrar el bolo al estómago, distiende las paredes, y esto desencadena consecuentemente los movimientos gástricos. Estos movimientos (ondas) estomacales que ocurren durante la digestión se originan en el fondo y se diseminan sobre todo el estómago finalizando en el píloro. Hay varios tipos de ondas estomacales: las peristálticas que son lentas y aparecen de manera continua, siendo un mecanismo que desenlaza y controla la aparición de las segundas ondas, que son las rápidas y de contracción muscular, llamadas sistólicas.

También se originan ondas independientes en el píloro que van hacia la válvula pilórica. Durante la digestión se pueden observar las tres diferentes ondas al mismo tiempo. El píloro se mantiene cerrado hasta que el alimento se encuentra totalmente preparado, entonces se relaja y permite que pequeñas cantidades de alimento (macerado) pasen al intestino delgado para las últimas fases de la digestión.

Esta motilidad puede dividirse en dos partes: la del estómago proximal y la de motilidad distal.

El área proximal tiene gran capacidad de llenado, está adaptada para esta función puesto que es la que recoge el alimento. Esto se lleva a cabo por un mecanismo llamado relajación receptiva,

mediante la cual disminuye su actividad motora y por tanto su presión durante la deglución para facilitarla. El fondo del estómago juega un papel importante en la digestión durante la cual la motilidad aumenta para mezclar el alimento y mover el contenido en la dirección adecuada.

En el área distal (donde se lleva a cabo la mayor parte del mezclado) la actividad motora es más frecuente y más vigorosa, en especial en el antro (más que en cualquier otra parte del estómago). Las ondas peristálticas se desplazan del fondo, hacia el antro haciéndose más fuertes, aquí se incluye el piloro que se contrae al mismo ritmo (a medida que el antro empieza a contraerse). El piloro, teniendo un lumen menor, se vacía primero cerrándose antes que el antro termine su contracción; se mantiene completamente cerrado durante el resto de la contracción antral permitiendo que el contenido no líquido, regrese con fuerza en dirección contraria, realmente ayudando a macerar el bolo.

Las funciones motoras estomacales son controladas por una serie de eventos perfectamente coordinados, regulados neural y hormonalmente.

La actividad motriz .. del estómago es regulada por el sistema nervioso autónomo, principalmente el vago, que estimula contracciones gástricas sobre la mayor parte del estómago.

Las hormonas gastrointestinales influyen la formación de ondas lentas. Su frecuencia es aumentada por la gastrina, en todas

partes del estómago menos el fondo donde las inhibe. Estas ondas son disminuidas también por la secretina (producida en el intestino delgado). La colesistoquinina tiene un efecto similar a la gastrina pero en menor grado. Las ondas rápidas son aumentadas por la gastrina y colesistoquinina (producida en el intestino delgado), y disminuidas por la secretina.

La temperatura aumenta la frecuencia de ondas lentas, y estas aumentan después de comer.

Fenómenos químicos.

Las secreciones gástricas juegan un papel muy importante en la iniciación de la digestión de proteínas y la absorción intestinal de Ca, Fe y vitamina B12, además de mantener una flora bacteriana normal en esta porción. Además de esto, las enzimas salivales, y las bacterianas coadyuvan en este proceso. Se degradan principalmente proteínas y carbohidratos. Las grasas atraviesan el estómago inalteradas.

Las secreciones del estómago en conjunto se denominan jugo gástrico, éste es un líquido transparente, incoloro, ácido y casi isotónico. La cantidad del jugo gástrico producido depende esencialmente del alimento pero también del tamaño del animal, oscilando entre 1.5 y 3 litros. El jugo gástrico esta compuesto de macromoléculas o componentes orgánicos como el pepsinógeno, el factor intrínseco, la mucina, y en el suino una lipasa. Contiene además componentes electro-líticos o inorgánicos como ácido clorhídrico, sodio, potasio, bicarbonato, fosfato, etc.

A. Macromoléculas:

1. Enzimas:

Pepsinógeno: El pepsinógeno es secretado por las células principales. Esta enzima es la precursora de la pepsina. El pepsinógeno se convierte a pepsina por acción de ácido clorhídrico. La pepsina inicia hidrólisis de las proteínas dividiendo sus enlaces peptídicos. Estas degradaciones producen principalmente polipeptidos. El pH óptimo para el funcionamiento de esta enzima es de entre uno y dos. La inhibe un pH neutro y este se produce después del vaciado gástrico.

Se sabe que se secretan también otras enzimas las cuales incluyen la lisozima, ureasa, neuraminidasa y anhidrasa carbonica. Ninguna de estas tiene gran importancia en las actividades gástricas normales. En el suino se producen grandes cantidades de una lipasa pero su acción se limita sólo a la porción del antro-pilórico, puesto que necesita pH alcalino para actuar.

2. Factor Intrínseco o hemopoyetina

El estómago secreta una mucoproteína llamada factor intrínseco. Este factor se ha encontrado en las células parietales u oxínticas, del asa fúndica del estómago, haciendo suponer que ellas lo producen. La vitamina B₁₂ (cianocobalamina) forma la mayor parte de una substancia llamada factor extrínseco que se une al factor intrínseco. Estos dos factores atraviesan la pared intestinal y van al

hígado donde forman un principio antianémico o hematopoyético. La ausencia de cualquiera de estos dos factores produce anemia perniosa. Este tipo de anemia no se ha visto en animales.

Mucina o mucus

La mucina es moco secretado por las células epiteliales. Contiene amino-azúcares, y las sustancias más abundantes en él, son glucoproteínas o mucoproteínas. También contiene mucopolisacáridos en menor cantidad. Su función es la de estabilizar el microambiente de la mucosa gástrica, además de protegerla contra los efectos del ácido clorhídrico y la digestión proteolítica. Se ha reportado que también forma una barrera para micro-organismos además de inhibir el efecto de toxinas bacterianas. Atendá los efectos de sustancias cáusticas. La secreción de mucina es independiente de la secreción de enzimas y agua.

B. Componentes electrolíticos de las secreciones gástricas:

El principal electrólito secretado durante la estimulación gástrica es el ácido clorhídrico. Existen además otros, en menor cantidad, pero siempre presentes: el sodio y el potasio. Estos varían dependiendo de la acidez. También hay pequeñas cantidades de bicarbonato, fosfato, calcio y magnesio.

1. El ácido clorhídrico (HCl)

La secreción de ácido clorhídrico puede verse en la figura número 6.

Mecanismos de Secreción de HCl. Célula Parietal

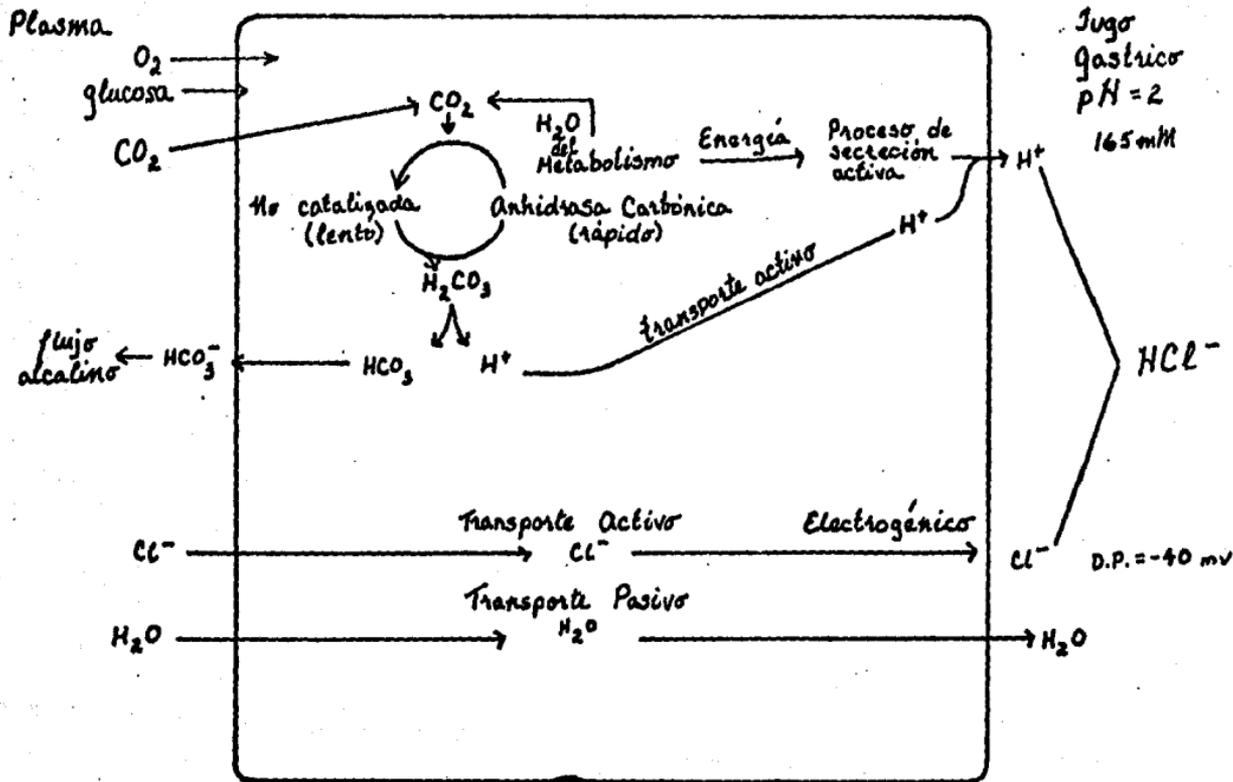


Figura 6

El ácido clorhídrico es secretado por los exocrinocitos parietales (células parietales u oxínticas). Se secreta cuando hay un pH de 2. El hidrógeno se toma a partir de la circulación y se lleva a través de los exocrinocitos parietales, de una concentración en el plasma de 5×10^{-5} mEq/l a una concentración de 160mEq/l en la secreción primaria. Este transporte se lleva a cabo en contra del gradiente de concentración y toma una gran cantidad de energía. Se cree que este mecanismo se lleva a cabo por medio de ATP, que se forma por un mecanismo metabólico oxidativo en las mitocondrias de las células parietales. Se hace uso de oxígeno, aunque sí se puede formar un poco de ATP por medio del metabolismo anaerobio de la glucosa. El hidrógeno se produce por una hidratación del dióxido de carbono, formando ácido carbónico, y esta reacción la cataliza la enzima anhidrasa carbónica. Por esta razón existen grandes cantidades de esta enzima en la célula parietal. Se producen bicarbonato e hidrógeno al ionizarse el ácido carbónico. También se forma H^+ en pequeñas cantidades sin el uso de la enzima. El hidrógeno sale de la célula por el proceso de secreción activa. El exceso de bicarbonato (por el cambio de gradiente al salir el H^+) difunde al fluido extracelular y al plasma. Se le llama flujo alcalino porque aumenta el pH de la sangre durante la secreción gástrica de ácido clorhídrico.

2. Secreción de cloro:

Este es llevado a través de la superficie apical de la célula parietal por medio de transporte activo. No hace uso de tanta energía como en el caso del H^+ . Siempre existe mayor cantidad de

iones cloro en la superficie de la mucosa. Esto causa que esta región sea eléctricamente negativa con respecto a la superficie de la serosa. Esta diferencia potencial es mayor en el cuerpo del estómago.

3. Secreción de potasio.(K):

Este se mueve a través de la célula parietal dependiendo del gradiente de concentración. La diferencia de potencial tan grande es la que causa que grandes cantidades de potasio crucen hasta las secreciones gástricas.

4. Secreción de Sodio (Na):

La concentración de Na varía inversamente a la concentración de H^+ . El Na pasa por difusión, de mayor a menor gradiente de concentración. También la concentración de Na depende de la rapidez con que se secreta el ácido clorhídrico, y el tiempo que este permanezca en los ductos de las glándulas gástricas. Esto da más o menos tiempo para que haya difusión de Na.

C. Concepto de la Barrera mucosa-gástrica.

La barrera mucosa separa y forma en compartimentos a los jugos gástricos y el fluido intersticial. La barrera tiene tres componentes fisiológicos. 1) Es una membrana semipermeable muy especializada que controla el grado de movimiento de los iones y el agua. Su restricción sobre el hidrógeno y el sodio es muy importante para el funcionamiento digestivo normal del estómago.

2) Forma una barrera al movimiento de elementos sanguíneos como eritrocitos. 3) Ayuda a minimizar pérdidas sanguíneas al jugo gástrico, como serían proteínas plasmáticas.

Mecanismos de control sobre la secreción glandular del estómago: (ver figura 7)

1. Activación de las células parietales:

Existen tres receptores que reciben estímulos en las células parietales para la formación de ácido hidroclorehídrico. Son receptores para la gastrina, histamina, y acetilcolina. La gastrina actúa sobre su propio receptor pero no puede estimular a la célula, a menos que la histamina y la acetilcolina estén en su sitio receptor al mismo tiempo. Las células parietales tienen receptores H_2 (son diferentes a los H_1 existentes en el resto del organismo). Estos receptores no se bloquean por los antihistamínicos. Si existen sustancias que los bloquean como la cimetidina y la metiamidina. El tercer receptor es para la acetilcolina o cualquier colino-mimético, que estimulan la secreción. La atropina causa bloqueo de la secreción, incluyendo la de gastrina e histamina. Es evidente que el inhibir a cualquiera de los receptores disminuye considerablemente la secreción.

Las proteínas en el estómago estimulan directamente las células mucosas.

Algunas sustancias como la colesistoquinina se unen al sitio de acción provocando un poco de secreción. A veces se quedan en el

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

sitio de estimulación, evitando que otras sustancias actúen, inhibiendo así su acción.

Las prostaglandinas inhiben a las células parietales con gran eficacia.

D. Control humoral y neural de la secreción gástrica:

La secreción gástrica es regulada por un mecanismo muy complejo neuronal y humoral. Existe poco estímulo durante el período de descanso y mucho estímulo durante el período de digestión. El estímulo de la secreción gástrica está dividida en tres fases: cefálica, gástrica e intestinal.

1. Fase cefálica:

Esta fase se inicia con la estimulación de anticipación, sabores, olores, visualización, y masticación de los alimentos. Es una respuesta refleja, mediada por las áreas corticales altas del cerebro, el camino eferente o motor al estómago está dentro del nervio vago. Las fibras terminan en las células que secretan gastrina, las parietales, y las principales. La actividad parasimpática estimula la secreción de pepsina, gastrina, y el ácido clorhídrico. Esta fase es más o menos resistente a la inhibición por la atropina.

2. Fase gástrica:

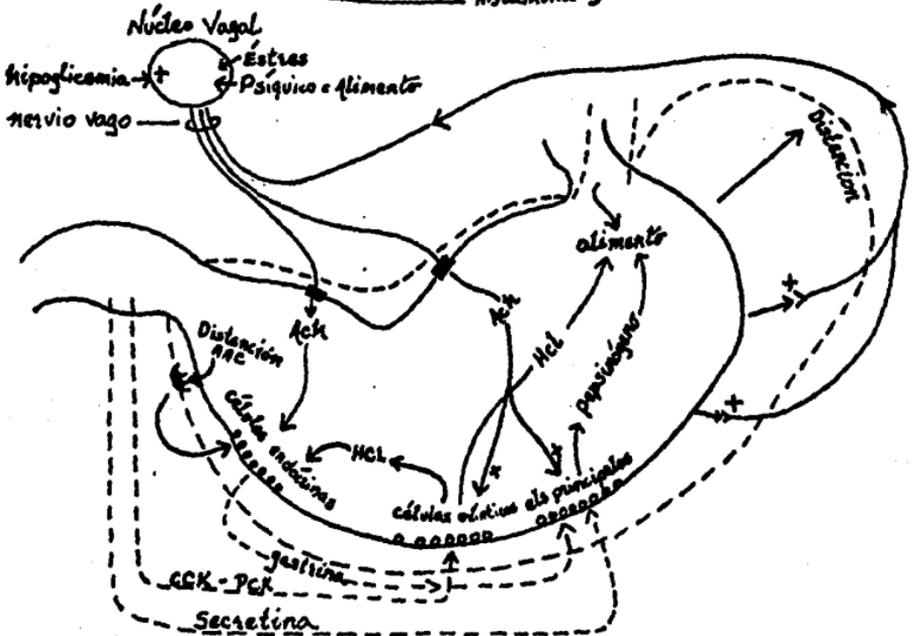
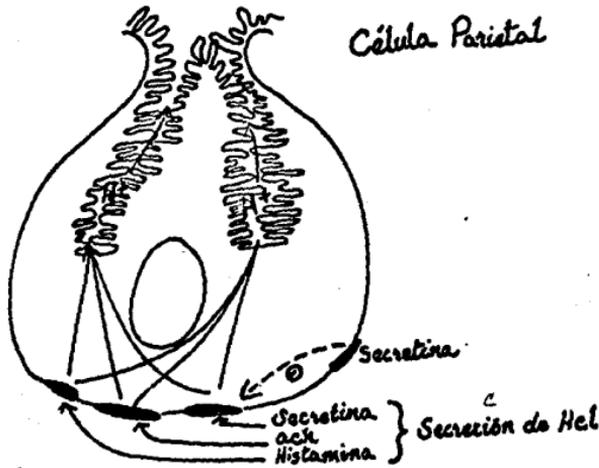
El factor más importante en esta fase es la liberación de la gastrina que es estimulada por factores químicos y mecánicos. Los estímulos mecánicos son la distensión de la mucosa gástrica

Figura 7

Lumen

Célula Parietal

Tomado de:
Strombeck pg. 16



Control endócrino y neural de la secreción gástrica
de ácido y pepsinógeno.
Strombeck pg. 94.

1979

(reflejo-oxíntico-pilórico) y la de la mucosa antral (reflejo piloro-pilórico). También existe el reflejo oxíntico-oxíntico por el cual la distensión del cuerpo estomacal estimula directamente a las células oxínticas (parietales). Estos reflejos tienen dos caminos, el largo (reflejo vago-vagal) y el neural intramural.

No es suficiente el estímulo mecánico para producir las grandes cantidades de jugos que se producen. La estimulación química es la más importante y es producida en principio por la mecánica, al empezar la degradación de proteínas. Las proteínas como carne y sus extractos, son los más potentes estimulantes de la secreción. Verosímilmente la gastrina se produce en el antro pilórico y ejerce su efecto por vía sanguínea incrementando la secreción de las glándulas fúndicas.

3. Fase intestinal:

En el intestino delgado la presencia de alimento causa la secreción de entero-oxitina. Su secreción no depende del vago sino de la estimulación mecánica del quimo al empezar a pasar al intestino. El 45% del estímulo lo produce el estómago, el otro 55% lo produce el intestino, por esto se llama fase intestinal. La cantidad y calidad del jugo gástrico depende de la naturaleza de la alimentación.

La formación de jugo gástrico se inhibe por varias razones: un pH gástrico menor a 3.1 (que protege al estómago de un exceso de secreción), una hipoxia, presencia de alimentos aborrecibles, angustia, contrariedad, dolor, soluciones de bicarbonato, soluciones con

contenido alto de azúcares, los anestésicos locales, y los anticolinérgicos. Además, la entero-gastrona es una potente inhibidora de la secreción.

E. Flujo sanguíneo gástrico:

Durante el proceso de digestión, aumenta el flujo sanguíneo al estómago, en especial a la mucosa. El aporte sanguíneo al tracto gastro intestinal está diseñado para poder dirigir el mayor flujo sanguíneo a la zona donde se necesite según avance el proceso digestivo. (Strombeck pgs. 87-96).

F. Vaciado Gástrico

La regulación del vaciado gástrico se determina mediante un balance entre factores estimulantes e inhibidores de la motilidad gástrica. Los reflejos enterogástricos, mecanismos para inhibir motilidad antral, se estimulan por eventos en el intestino delgado, sus receptores responden a estímulos mecánicos (distensión), físicos (hipertonidad), y químicos (ph de menos 3.5). Como ya se mencionó la secretina disminuye el vaciado gástrico y como ésta todas las hormonas de esta familia, tienen la misma propiedad. No se conocen hasta ahora los mecanismos precisos de como funcionan los sistemas mencionados arriba. Tampoco se conoce con exactitud el funcionamiento del piloro.

Si se sabe que el vaciamiento gástrico se lleva a cabo a través de éste. Es un fenómeno continuo mediante el cual el quimo pasa en pequeñas cantidades hacia el duodeno. Esto ocurre de forma rítmica, mediante movimientos cíclicos producidos por el antro. Cada onda peristáltica alcanza la región pilórica impulsando con

fuerza el quimo. Una vez bien fluidificado éste, pasa una pequeña cantidad a través del esfínter, que en ese momento se encuentra relajado y, antes de que se contraiga al llegar a él la onda peristáltica.

La rapidéz del vaciamiento gástrico obedece a la naturaleza del alimento ingerido. Este vaciamiento empieza cuando el bolo está lo suficientemente fluidificado para poder franquear al píloro.

En la inhibición del vaciamiento gástrico participan varios factores. La disminución de tono muscular por estímulos químicos precedentes del duodeno provocan la desaparición de actividad peristáltica. La presencia de grasas en el mismo estómago, duodeno, y parte alta del yeyuno provocan también disminución de la motilidad gástrica. El reflejo entero gástrico produce el mismo efecto. La enterogastrona, hormona producida por la mucosa, inhibe el vaciamiento actuando cuando es vertida a la sangre. Su producción es estimulada por la presencia de grasas, carbohidratos, o productos de su degradación.

En el equino nunca ocurre un vaciado completo del estómago, sólo que haya ayuno de 24 horas. En los caninos el vaciamiento sí es total. El suino puede vaciar del 30 al 40% del pienso ingerido en 15 minutos.

Los estudios del vaciamiento gástrico siguen, y hasta la fecha se conoce muy poco.

El tránsito de líquidos

Las bebidas ingeridas pasan fácilmente, de preferencia siguiendo la curvatura menor del estómago, cuando éste está lleno. Grandes

cantidades de líquido pasan directamente hasta el intestino delgado casi sin modificaciones. Cuando el estómago está vacío, si se revuelve el líquido con jugos gástricos presentes y llega a acumularse un poco, llegando así al intestino delgado, siguiendo la curvatura mayor.

G. Hambre y sed.

La sensación de hambre va acompañada generalmente de contracciones rítmicas del estómago vacío, provocando un aumento de la presión intragástrica. Una disminución en la glucemia provoca estas contracciones de hambre. Un centro especial, localizado en el hipotálamo es el que regula la cantidad del alimento ingerido según las necesidades de energía.

La sed es una sensación de sequedad de la boca y la faringe. Se disminuye la secreción salival y por consecuencia existe dificultad para deglutir.

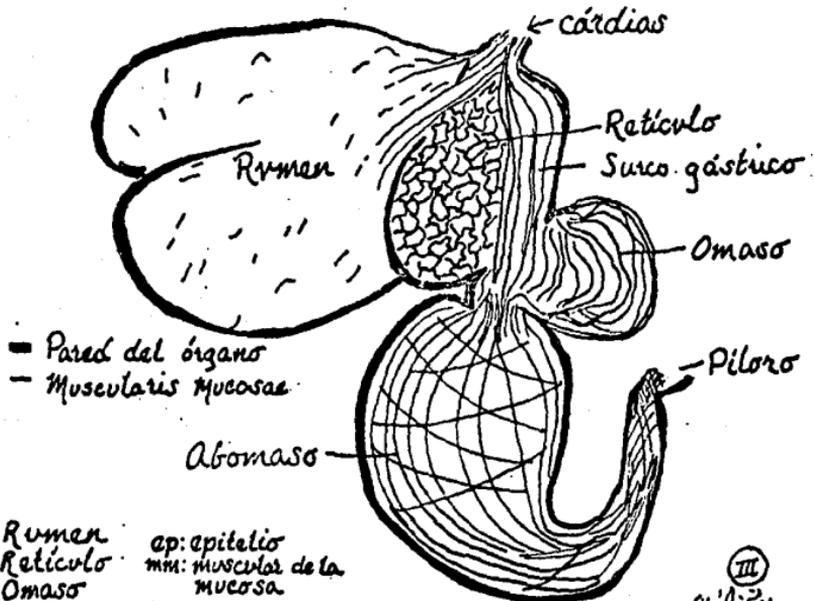
Estos son fenómenos complejos y reflejan una disminución en las reservas del organismo.

VII. Compartimientos gástricos de ruminantes (ver figura 8)

VII. A. Introducción

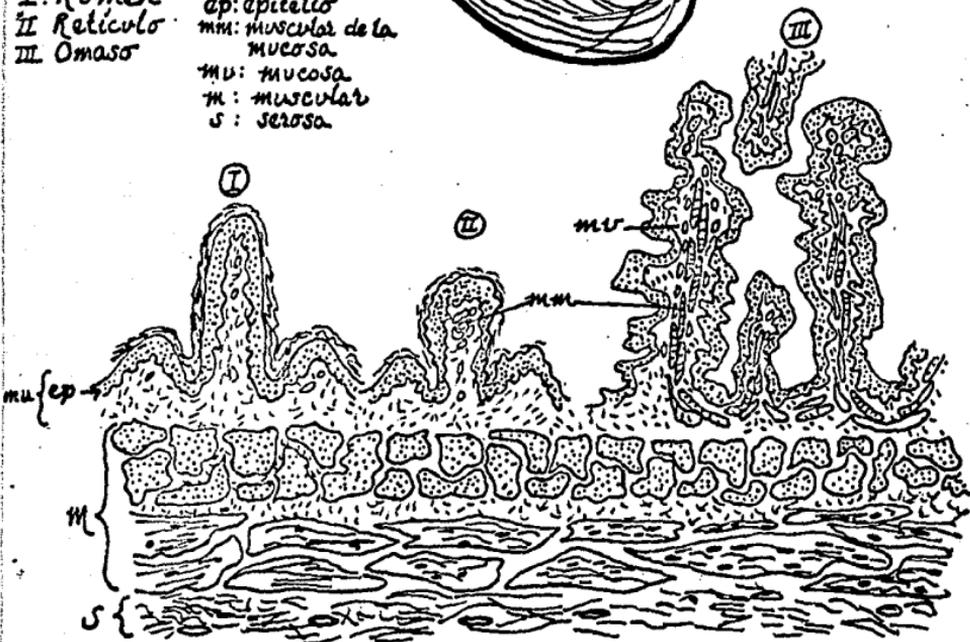
Los herbívoros poseen una región especial, en su tubo digestivo, un estómago pluricavitario. Está formado por cuatro partes: el rumen o panza, el retículo o bonete, el omaso o librillo, y el abomaso o cuajar. Los tres primeros constituyen preestómagos, son aglandulares y preceden al estómago glandular, que es el abomaso.

figura 0
 Compartimientos Gástricos en Ruminantes



- I. Rumen
- II Reticulo
- III Omaso

ep: epitelio
 mm: muscular de la mucosa
 mu: mucosa
 m: muscular
 s: serosa



Estos órganos, relativamente sencillos, desde el punto de vista de su organización estructural, constituyen cámaras de fermentación, donde se realizan algunos cambios químicos en los alimentos, que no son realizados directamente por el animal, sino por la numerosa microflora y microfauna que en ellos vive, y que hace aprovechable los alimentos que no lo son en su estado natural.

El abomaso es similar al estómago de los no rumiantes, efectuando al igual que ellos, la degradación de los alimentos previamente preparados en los compartimientos aglandulares.

VII. B. 1. Anatomía del rumen.

El rumen en los adultos es por mucho el más grande de los preestómagos, teniendo aproximadamente el 80% de la capacidad total. El rumen ocupa la mitad izquierda de la cavidad abdominal, sobre el plano medio ventral. El eje mayor del rumen ocupa desde el octavo espacio intercostal o sea, desde el diafragma hasta casi la entrada de la pelvis, y se encuentra comprimido lateralmente. Este órgano presenta para su estudio, dos caras y dos bordes: la cara parietal o izquierda es convexa y se relaciona con el diafragma, la pared abdominal, y el bazo. La cara visceral, (derecha) es irregular y se relaciona con el omaso, abomaso, intestino, hígado, páncreas, riñón y útero en la hembra.

Estas dos caras presentan surcos que corresponden al pliegue rumino reticular, y a la división entre los sacos dorsal y ventral del rumen. Los dos bordes son: la curvatura dorsal que se relaciona con la porción izquierda de los pilares del diafragma y músculos sub-lumbares a los cuales está unido por tejido conjuntivo, y la curvatura

ventral que esta en contacto con el piso del abdomen. La extremidad pelviana se relaciona con el intestino y la vejiga.

El rumen esta dividido en sacos gracias a pilares musculares, que vistos por el exterior se denominan surcos. Estos no son sino pliegues reforzados por miocitos de gran potencia que forman una capa muy gruesa. Presenta dos sacos principales, muy desarrollados el saco craneal y el ventral, y cuatro sacos ciegos: dos caudales; dorsal y ventral, y dos craneales también dorsal y ventral.

Los sacos dorsales y ventrales estan separados por un circulo casi completo, que se forma, en el plano frontal por los pilares longitudinales derecho e izquierdo, y conectados por los pilares craneal y caudal. El saco dorsal es el más grande y se encuentra superpuesto al saco ventral, continuándose cranealmente con el retículo sobre el surco rumino-reticular que separa el piso del rumen del piso del retículo.

El saco dorsal, en su porción caudal se encuentra subdividido, ésto por los pilares coronarios dorsales, que forman un círculo incompleto formando el saco ciego dorsal. La porción caudal del saco ventral es un divertículo separado del resto del saco ventral por los pilares coronarios ventrales. Por otro lado, en el interior existen una gran cantidad de papilas cónicas, más desarrolladas en los rumiantes salvajes. Al nacimiento y durante la lactancia, estas papilas son pequeñas, crecen cuando la dieta es fibrosa, llegando a medir en bovinos hasta 2.0 cms. En ocasiones, las papilas se presentan también como láminas con márgenes rectilíneos, o en forma de cono. Las papilas son abundantes en el saco

ventral y en los fondos ciegos del saco dorsal; en los pilares, disminuyen en número y dimensiones, llegando ocasionalmente a desaparecer.

En el extremo craneal de la cavidad del rumen se encuentra el orificio rumino-reticular limitado por el pliegue del mismo nombre y que corresponde al surco rumino-reticular exterior. El rumen y retículo forman un vestíbulo en forma de domo llamado atrio ventricular. Aquí termina el esófago en una apertura llamada cardias. Esto ocurre precisamente sobre un surco llamado por esto, esofágico.

VII. B. 2. Histología (ver figura 8)

La pared del órgano esta formada por las cuatro capas comunes al aparato digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa.

1. Mucosa

La superficie de la mucosa, la integra un epitelio de revestimiento estratificado escamoso coronificado, que recuerda en gran parte la organización celular de la epidermis de la piel gruesa sostenido por una membrana basal evidente.

Las capas del epitelio son:

- a. Estrato basal o Germinativo
- b. Estrato espinoso
- c. Estrato granuloso
- d. Estrato lúcido
- e. Estrato córneo

Todas las capas se observan claramente, con excepción del estrato lúcido, que no es muy aparente en todos los cortes histológicos. El número de células en cada capa varía, de pocas a algunas decenas, dependiendo de la porción anatómica del rumen, siendo más gruesa en los sitios de mayor soporte mecánico. El estrato córneo en vista de la presencia de núcleos en sus células, puede ser definido como estrato en fase de cornificación.

Al microscopio electrónico, se han observado unos pequeños canalículos de 0.1μ , entre las células lo que corrobora que en este órgano se realiza la absorción de sustancias de peso molecular muy bajo, como son los ácidos grasos volátiles, (principalmente butírico, propiónico y acético); se ha pensado también en la posibilidad de absorción del sodio, potasio, amoníaco y urea, entre otros. Se menciona también la posibilidad de absorción de tiamina, pero ésta sólo se efectúa en cantidades no significativas.

Steven y Marchall (1969) reportan la presencia de un tipo particular de células, a las que llaman "células ramificadas", que se localizan en el estrato basal y emiten proyecciones tortuosas, ramificadas, invadiendo los espacios intersticiales de otros estratos, sin presentar tipos particulares de unión con los otros elementos. También mencionan que los desmosomas son el principal tipo de unión intercelular, siendo escasos en la capa basal y muy numerosos en la capa espinosa y granular.

El epitelio desempeña una importante función protectora contra agentes mecánicos y de otra naturaleza, interponiéndose como una barrera más o menos resistente entre el mundo externo y el organismo.

La lámina propia de la mucosa consta de tejido conjuntivo, colágeno laxo y se continúa con la submucosa, por el hecho de que la capa "muscular de la mucosa" no se presenta en el rumen, excepto en su porción inicial cerca del esófago y surco gastrointestinal en donde forma una lámina muy delgada pero evidente. En el resto del rumen, sólo es factible encontrar fibras elásticas aisladas o reunidas en pequeños grupos, independiente de la capa muscular del órgano, de muy difícil observación.

La lámina propia típica, penetra entre los pliegues que dejan las papilas del rumen, formando papilas primarias y también una pequeña cantidad de tejido conjuntivo penetra entre el epitelio formando papilas secundarias de forma cónica.

2) Submucosa

Como se mencionó, esta capa se continúa con la lámina propia, formada por tejido conjuntivo colágeno laxo muy vascularizado y con fibras nerviosas. Los capilares se ramifican, y se ubican en posición subepitelial, penetrando hasta las papilas. Los nervios forman un plexo, y es factible encontrar pequeños ganglios del sistema nervioso autónomo.

En esta capa no existen glándulas ni tejido linfóide por lo que las células que predominan son fibrocitos, fibroblastocitos y algunas células libres de tejido conjuntivo, contenidas principalmente entre fibras de colágena y una substancia fundamental típica.

3) Muscular

Esta formada por miocitos no estriados y en algunas porciones, especialmente cerca del esófago y en el surco gastrointestinal, también por miocitos esqueléticos.

Se agrupan en dos estratos, un interno de fibrocélulas orientadas en dirección longitudinal, y otro externo con fibras en dirección transversal con respecto al órgano, aunque en realidad, por la forma de este es difícil precisar la dirección de los haces de miocitos. A la altura de la separación de los diferentes sacos del rumen, aumenta el grosor de la capa muscular, para formar los pilares. Entre las dos capas de miocitos, se localizan vasos sanguíneos, linfáticos, plexos y ganglios nerviosos. La capa muscular presenta una gran fuerza y resistencia.

4) Serosa

No presenta particularidades, esta formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, en el que se pueden encontrar células adiposas abundantes, y es la vía de entrada de los grandes vasos sanguíneos y nervios del órgano. Externamente está formada por el mesotelio peritoneal.

VII. C. Retículo

1. Anatomía

Este órgano se caracteriza por ser el más pequeño y craneal de los cuatro. Se encuentra del lado izquierdo a nivel de las costillas abarcando de la sexta a la octava. Es piriforme (forma de pera). Su cara parietal esta en contacto con el diafragma, hígado, omaso y abomaso. La cara visceral ve hacia atrás, está más o menos aplanada y

tiene contacto con el rumen y abomaso. La curvatura menor es dorsal y derecha y se encuentra junto al omaso. La curvatura mayor es izquierda y ventral, se encuentra situada junto al diafragma entre la sexta y séptima costillas. Su mucosa, como se explicará posteriormente, tiene forma de redecilla o panal. Esta se forma por elevaciones de la mucosa llamadas crestas que alcanzan un tamaño menor al centímetro, formando celdas con cuatro a seis lados, motivo por el cual se asemeja a un panal de miel. Dentro de estas celdillas hay algunas papilas córneas agudas más pequeñas. Su unión con el omaso esta dado por el orificio retículo-omasal. Este se encuentra del lado derecho y dorsalmente.

2. Histología (ver figura 8)

La estructura de las paredes del retículo es prácticamente igual a la del rumen, pero su pared es más delgada que la de éste, particularmente debido al menor desarrollo de la capa muscular del órgano. También consta de las cuatro capas comunes al aparato digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa.

1) Mucosa: La membrana mucosa posee pliegues primarios anastomóticos, orientados sobre una vista superficial como panal. A partir de estos pliegues de proyección vertical hay numerosas papilas secundarias y terciarias. En la lámina propia de las puntas de los pliegues primarios o reticulares se encuentra una masa aislada de músculo liso de la lámina muscular mucosa. Esta masa se extiende a lo largo de los pliegues y se continua con la lámina muscular mucosa del esófago. Por ello en su curso el músculo liso esta orientado paralelo, aunque por encima del plano de recubrimiento superficial. La lámina muscular de la mucosa esta confinada a la región mencionada.

- 2) Submucosa: Es similar a la del rumen.
- 3) Muscular: Esta lámina es más gruesa cerca de la unión con el omaso (vértice del órgano) y las fibras que la forman, corren en forma oblicua por todo el compartimiento, cruzándose las dos capas que la forman, en ángulo recto. Ambas son continuación de la musculatura del surco esofágico y del rumen (la canaladura esofágica es en su estructura muy similar al retículo, sólo que sus paredes son más ricas en fibras elásticas; la muscular de la mucosa es incompleta y la capa muscular del órgano es gruesa y con miocitos esqueléticos.
- 4) Serosa: Es similar a la del rumen.

VII. D. Omaso

1. Anatomía

Este órgano tiene forma elipsoidal, disposición casi vertical. Se localiza prácticamente del lado derecho entre las costillas séptima y onceava. Su cara derecha o parietal, se relaciona principalmente en el diafragma y el hígado. Su cara izquierda o visceral esta en contacto con el rumen, retículo y abomaso. Comunica con el retículo en su parte superior a través del orificio retículo-omasal, que es un cuello corto y estrecho, también llamado cuello del librillo. En su parte inferior craneal, y a la izquierda se comunica con el abomaso por un amplio orificio llamado omaso-abomasal. Esta abertura es de forma oval y mide como 10 cm. de diámetro.

En el centro y de manera transversal presenta un surco llamado surco del librillo que va de la abertura retículo-omasal a la omaso-abomasal.

La cavidad del omaso esta cubierta de un centenar de elevaciones de la mucosa llamadas papilas. Doce o más de estas elevaciones son grandes, aunque existen algunas más pequeñas, entre estas, que van disminuyendo de tamaño. Finalmente se ven entre las grandes algunas de muy escaso relieve. El alimento es comprimido y molido entre estos pliegues.

La característica diferencial entre este y los compartimentos anteriores, es la presencia de pliegues de la mucosa, los cuales son de diferente longitud y se encuentran agrupados en una forma definida y ordenada. A los pliegues mayores se les denomina láminas omasales y pueden clasificarse en base a tamaño en: principales, a los que siguen, (de la mitad de tamaño aproximadamente) los secundarios; existen también otros terciarios y unos muy pequeños llamados láminas lentculares, localizadas entre las papilas antes mencionadas. La gran altura de las prolongaciones primarias y secundarias, hace que se entremezclen con las de la pared contraria, dándole aspecto de hojas de libro, por lo que también se denomina a este órgano, "librillo".

En la porción distal del surco gástrico, se observan algunas papilas conformes con la punta curva dando la apariencia de "garras de pájaro".

2. Histología (ver figura 8)

Este órgano esta formado por las cuatro capas comunes al aparato digestivo; mucosa, submucosa, muscular (un poco más desarrollada), y la serosa.

1) La mucosa: esta formada por un epitelio estratificado es camoso cornificado fijo sobre una membrana basal bien definida. Se

observan numerosas mitosis, signo de un recambio acelerado de células epiteliales. La lámina propia de tejido conectivo colágeno laxo se caracteriza por una densa trama capilar subepitelial. La muscular de la mucosa es muy aparente, penetra en los pliegues con una distribución y grosor que parece se fundiera con los miocitos de la capa muscular del órgano, o bien, que de esta última capa partieran miocitos no estriados que penetraran en las papilas, acompañando a la muscular de la mucosa. En conjunto, los pliegues de la mucosa (epitelio, lámina propia y muscular de la mucosa) dan la apariencia al microscopio de "hojas de Helécho", o de cola de dragón.

Por debajo del epitelio se observan fibras en dirección vertical, (según el eje mayor de las papilas) y fibras en dirección circular, mientras que en la porción central de las papilas, su disposición es menos ordenada. Son también abundantes las fibras elásticas, sobre todo en posición subepitelial.

2) Submucosa: Esta formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, muy similar a la de los compartimientos anteriores; presenta también gran cantidad de vasos sanguíneos y nervios. Igual que en los órganos anteriores, no existe tejido linfóide, ni glandular.

3) Muscular: La característica diferencial de esta capa con la muscular del rumen y del retículo, es la relación que tiene con la muscular de la mucosa y los pliegues, a los que penetra dando gran movilidad y fuerza, (sobre todo en las papilas primarias) lo que permite al órgano intervenir, transformando el material alimenticio que llega a él, en granos muy finos. El tejido conjuntivo que rodea al músculo,

se condensa en la base de las papilas para darles mayor fuerza. La lámina interna, es la que provee de fibras a las papilas, y se distribuye en dirección longitudinal.

4) Serosa: No presenta ninguna particularidad.

VII. E. Abomaso

1. Anatomía

Este órgano tiene forma de saco alargado, en su mayor parte sobre el piso del abdomen en el plano medio. La extremidad craneal es ciega y se halla en la región xifoidea, a la que está en parte fijado. El cuerpo del órgano se extiende hacia atrás y a la derecha del omaso rodeándolo y llegando a su porción pilórica que es más pequeña, se une al duodeno por medio del píloro, que se encuentra en la porción ventral de las costillas nueve y diez. La cara visceral izquierda está en contacto con el rumen y el omaso. La cara parietal está en contacto con el suelo del abdomen. La forma y posición del abomaso es variable, dependiendo de la cantidad de alimento presente en los demás compartimientos. Para su estudio se ha dividido en 3 porciones: la fúndica, el cuerpo, y la porción pilórica. La porción fúndica se encuentra en su parte craneal. Se conecta con el omaso mediante el orificio omaso-abomasal. El cuerpo es la extensión caudal del fondo. La porción pilórica se une al intestino delgado, y los separa el esfínter pilórico.

Por dentro está dividido en dos zonas por una constricción con pliegues en forma de espiral. La región caudal o pilórica tiene una mucosa parecida a la del estómago.

2. Histología

El abomaso es la primera porción glandular del sistema digestivo del rumiante. Las capas del abomaso son las comunes al aparato digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa. En la mucosa este órgano se compara con el estómago de los monogástricos, en virtud de que sus características recuerdan en parte la estructura de éstos, y tiene similitud sobre todo con el saco derecho del estómago de los solípedos. El cambio del epitelio estratificado del omaso al simple columnar del estómago, se efectúa rápidamente, en forma brusca (transición del epitelio). La mucosa está revestida por un epitelio simple que penetra al interior de la lámina propia, para formar las fosetas gástricas que dan lugar a las glándulas tubulares, encargadas de secretar jugos gástricos enzimáticos, ácido clorhídrico, y secreción de tipo mucoso.

A la altura de la región fúndica o cuerpo del abomaso, la mucosa presenta pliegues que compensan en parte la poca profundidad de las glándulas, llamadas pliegues o láminas espiroides. En la región de las glándulas pilóricas, la mucosa está libre de pliegues y es más gruesa en sus paredes. Las células del epitelio superficial poseen un ribete estriado que desaparece con la salida del moco. Por lo que respecta a la descripción histológica de las glándulas fúndicas, pilóricas y cardiales, pocos datos aparecen en la literatura, se tiende a generalizar la información comparándolas con el estómago de los no rumiantes. Se sabe, sin embargo que la producción de jugo gástrico es muy abundante y continua, debido a los hábitos alimenticios de estas especies, y es por esto que siempre se encuentran glándulas en diferentes etapas del proceso de secreción.

En los animales lactantes, es el único órgano activo, y es por esto que proporcionalmente es el más grande.

En cuanto a la secreción de jugos gástricos la literatura es limitada especialmente en los aspectos fisiológicos y bioquímicos.

La lámina propia de la mucosa, está formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, esta muy vascularizada, distribuida escasamente entre las glándulas. A la altura de la lámina propia, se encuentran por primera vez en los compartimentos, células de la serie linfocítica, aisladas y ocasionalmente formando nódulos.

La muscular de la mucosa, presenta una disposición particular:

Los haces de miocitos que vienen del omaso, se inician a la altura del orificio omaso-abomasal para pasar a la mucosa del estómago glandular, formando una lámina delgada con células en varios estratos, que rápidamente se transforman en dos láminas. En el fondo del cuerpo del abomaso, la muscular de la mucosa se dispone en tres planos muy delgados; el más externo (hacia la luz del órgano) se dispone longitudinalmente en las láminas espirales; el estrato medio, más delgado, se dispone en forma más o menos oblicua, formando ángulos de 90° respecto del plano superficial; y el estrato profundo o subglandular, forma una lámina cuyas fibrocélulas se entrecruzan en todas las direcciones. En la porción pilórica, se distribuyen en forma similar a la de la región fúndica, y hacia el orificio pilórico se modifica, formando una lámina

más gruesa, relacionándose con la capa muscular para formar la válvula pilórica con las fibras de curso circular. Cerca del píloro, las fibrocélulas se relacionan con células nerviosas del plexo submucoso. La lámina muscular de la mucosa, proporciona movimientos a esta última, contribuyendo como "si exprimiera" las glándulas.

2) Submucosa: Se presenta similar a la de los compartimentos anteriores.

3) Muscular: También se dispone en dos estratos, el interno circular, y el externo longitudinal, sin ninguna particularid.

4) Serosa: Es similar a la de los órganos digestivos abdominales de la especie.

VII. F. Fisiología de las dilataciones pregástricas (proventrículo)

La nutrición implica diferentes reacciones químicas y procesos fisiológicos que transforman los alimentos a tejidos y actividades corporeas. Esto ocurre mediante la ingestión, digestión, y absorción de varios nutrientes, su transporte a todas las células del organismo, y finalmente la eliminación de elementos inutilizables y de desecho del metabolismo.

Es muy importante considerar la importancia de todos los nutrientes no sólo proteínas, carbohidratos, y grasas, sino también vitaminas y minerales. En algunos casos estos nutrientes se necesitan en una pequeñísima cantidad, y cualquier variación por pequeña que sea puede significar la diferencia entre la vida y la muerte. El aparato digestivo representa la entrada de todos los elementos que

harán crecer y producir a los animales. Por estas razones y por ser éstos últimos fuente de alimentos para nosotros, es tan importante este sistema.

La digestión en rumiantes implica una serie de procesos mediante los cuales los alimentos son degradados hasta un punto en el cual pueden ser absorbidos. Esto se lleva a cabo por procesos químicos y mecánicos.

Métodos mecánicos:

Los rumiantes llevan a cabo una degradación mecánica de los alimentos más importantes mediante la rumia. Primero, degluten grandes cantidades de alimento casi sin masticarlo hasta que se "llenan", luego se acuestan a rumiar. El mecanismo de la rumia sin embargo esta compuesto de muchos más. Al ser deglutido el alimento llega al rumen con alto peso molecular y flota por esta razón en la superficie del contenido ruminal. Los movimientos ruminales revuelven y agitan el alimento, mezclandolo perfectamente con las bacterias y protozoarios ahí presentes.

Estos organismos hidrolizan y suavizan el alimento. Tiempo después es llevado a la zona del cardias y hasta la cavidad oral donde es masticado perfectamente y con toda calma. Una vez bien ensalivado y macerado vuelve a ser deglutido, pero ya con un bajo peso molecular, cae al rumen y posteriormente es llevado al retículo y al omaso. En el omaso es absorbido el exceso de agua, y es llevado entonces al abomaso para ser digerido por completo. Hasta este momento el alimento ya recibió dos preparaciones mecánicas y una digestión bacteriana. A partir del estómago glandular, el rumiante es esencialmente igual a las demás especies.

Los rumiantes a través de todos estos procesos se han adaptado para optimizar el aprovechamiento de la celulosa presente en las plantas forrajeras mediante la acción de estos microorganismos. Los productos finales generados por su acción sobre el alimento son esencialmente ácidos grasos volátiles inferiores y proteínas microbianas que son utilizadas por el organismo hospedador. A su vez, los microorganismos dependen del rumiante para sobrevivir. La alimentación influye sobre el tipo y concentración de microorganismos, los cuales son responsables a su vez de la constitución y cantidad de los productos resultantes de su actividad.

La saliva neutraliza parte de los ácidos grasos volátiles, garantizando el mantenimiento óptimo del pH ruminal.

Los movimientos de los preestómagos maceran en forma mecánica las partículas, además de mezclarlas con la saliva. Favorecen con sus movimientos también, la absorción de los ácidos grasos volátiles, posibilitan la regurgitación del contenido estomacal y la salida de gases por medio del eructo. Por último favorecen el tránsito más rápido del bolo, reduciendo el tiempo que permanece éste dentro de ellos.

1. Motilidad de rumen y retículo

Los preestómagos tienen la capacidad de contraerse independientemente, sin embargo lo hacen en forma ordenada y coordinada. Se reconocen 2 secuencias: el ciclo primario o secuencia A, y el ciclo secundario o secuencia B.

La secuencia A consta de una contracción bifásica del retículo que se une a una contracción dorso-ventral unifásica del rumen. El

retículo, para preparar el alimento para la rumia, realiza una segunda contracción en este momento. llamandosele a ésta, secuencia completa. Si no sucede es incompleta.

Primero se contrae el retículo hasta el tamaño de la cabeza de un niño (grandes rumiantes) o el de una manzana (pequeños rumiantes), forzando al alimento a salir y mezclarse con existente en el atrio ruminal. Inmediatamente después, se contrae aún más con la desaparición casi total de la luz (en especial en los grandes rumiantes) y al mismo tiempo se contrae el pilar principal rostral formando una barrera para evitar la salida del alimento que acaba de entrar del retículo. Entre estas dos contracciones del retículo existe una relajación completa, que en el ovino puede ser completa, incompleta o ausente.

El retículo se relaja y regresa a él el alimento. La onda contráctil se propaga dorsalmente en el rúmen simultáneamente a los pilares longitudinales forzando al alimento hacia el saco ventral relajado. Inmediatamente, el saco ventral y el pilar coronario ventral se contraen lanzando de nuevo el alimento al saco dorsal ahora relajado. A veces persiste la contracción del saco ciego dorsal aún cuando el saco dorsal esta relajado, en ese momento se contrae el saco ventral y los pilares principal rostral, caudal y ventral, subiendo el alimento. Cuando se relaja el pilar ventral se contraen los sacos ciegos caudal y ventral.

La secuencia B es al revés, caudo-craneal. Esta contracción empieza en los sacos ciegos caudo-ventral y caudo-dorsal siguiendo en dirección craneal hacia el saco dorsal del rúmen y luego hacia el saco ventral.

La frecuencia de las ondas varia de acuerdo a la actividad digestiva correspondiente. En el bovino durante la toma del pienso suceden ambas secuencias, y durante el periodo de descanso masticatorio predomina la A. Durante la rumia existe una combinación de la A incompleta (sin la segunda contracción del retículo) y la B, alternando se. En la oveja predomina la secuencia A, produciéndose 2 secuencias A por una B. Tiene poca influencia sobre el tipo de contracción la actividad digestiva.

Las contracciones producen un ruido especial al ocurrir y pueden ser contadas por auscultación o palpación en el flanco izquierdo del animal. En el bovino es normal encontrar de 7 a 12 en 5 minutos de 7 a 14 en el caprino macho, y 6 a 16 en la cabra. Estos conteos son en estado de reposo. Al prehender los alimentos aumentan hasta 14 en el bovino y 12-19 en el carnero joven. También un aumento en el contenido del rúmen, aumenta el número de movimientos. Un cambio en el pH que sobrepase los límites fisiológicos, produce disminución de movimientos ruminales.

2. Movimientos y función del omaso:

Para el estudio de sus movimientos es importante distinguir entre el canal y el cuerpo de omaso. El canal es la porción que se encuentra unida al retículo y el cuerpo es todo lo demás.

El canal se contrae al mismo ritmo que el rúmen y retículo. Las contracciones de cuerpo se caracterizan por un aumento sostenido de la presión, y un rápido descenso de esta en el momento de la contracción del retículo.

Las contracciones de este organo son isométricas, o sea, no provocan disminución notable en el tamaño del organo. Existe únicamente aumento en el tono de la pared del organo, aumentando su presión interna. Esto es debido a su escasa musculatura propia.

Su principal función consiste en retrasar el paso del alimento al abomaso, separando además lo líquido de lo sólido. No es un organo absolutamente indispensable, pero si es importante en la absorción de agua y de hecho se efectúa un desmenuzamiento mecánico de los alimentos.

Todos estos fenómenos motores están regulados por el sistema nervioso autónomo. El nervio vago es el más importante pero también influye el nervio esplácnico. La regulación de la capacidad motora sigue una vía refleja que se inicia con un estímulo procedente del contenido del rúmen, retículo, omaso y abomaso hasta el centro motor encefálico, por vías aferentes y produciendo al final contracción de los preestomagos por medio del nervio vago.

3. La rumia

Al tomarlo, los rumiantes mastican muy someramente su alimento. Este es deglutido y pasa al rúmen donde comienza el desmenuzamiento y la acción microbiana sobre él. Cierta tiempo después es regresado a la cavidad bucal y vuelto a ser masticado. La rumia empieza en el bovino de 30 a 70 minutos después de ser deglutido, y de 20 a 45 minutos en ovinos.

Este fenómeno comprende los procesos de reflujo del contenido del rúmen, la rumia propiamente dicha junto con una nueva ensalivación, y la deglución del bolo rumiado.

Este proceso consta de cuatro fases: fase de aspiración, fase de expulsión, masticación y deglución.

Durante la fase de aspiración ocurre una inspiración profunda, con la glotis cerrada, que produce en la cavidad torácica una baja de presión considerable, esta, provoca el despliegue del esófago dando lugar a la aspiración de material semilíquido a través del cardias entre abierto. Este material proviene del rumen y del retículo. Es de gran ayuda que la desembocadura del esófago se encuentra por lo general, abajo del nivel de líquidos del rumen.

La fase de expulsión ocurre al contraerse fuertemente el esófago con una onda antiperistáltica en dirección de la cavidad oral. Colabora además una espiración simultánea con la glotis cerrada, y así se restaura la presión primitiva en la cavidad torácica.

La masticación de este material es muy intensa y cuidadosa, además se acompaña de una nueva insalivación. En promedio se realizan 55 movimientos masticatorios por minuto (estos son menos al masticar el pienso por primera vez, que pueden ser 78).

La deglución la llevan a cabo de igual manera que cuandoprehendieron el alimento y poco tiempo después llega y se entremezcla con el ya existente en el rumen.

La rumia se alterna con periodos de descanso. Estos periodos de rumia pueden durar de 40 a 50 minutos, 15 o 20 veces al día. En los ovinos y carpinos duran de 1 a 120 minutos, 15 veces al día.

4. El eructo.

Se conoce poco sobre este fenómeno, si se sabe que la actividad microbiana forma gases, los cuales producen una presión gaseosa intra ruminal que es el estímulo provocador del eructo, existen en la zona del cardias receptores que son estimulados por esta presión. También se sabe que depende en gran medida de los movimientos ruminales y reticulares que desplazan el alimento para permitir la salida de los gases a través del esófago.

Tránsito del alimento a través de las dilataciones gástricas:

Al ser deglutido el alimento después de la rumia, cae nuevamente al rumen. Las partículas de mayor peso específico se sedimentan cuando las dilataciones gástricas se relajan, en especial el rumen, y caen al saco ventral ruminal, al atrio ruminal, y aún hasta el retículo gracias a los movimientos de los preestómagos y la cantidad y rapidez con que pasan dependen de la fuerza y frecuencia de las contracciones. Entre más seco sea el pienzo más lento es su tránsito.

El omaso funciona como bomba aspirante e impelente, y el alimento pasa a través de él en tres fases. Primero el canal omasal se dilata permitiendo la entrada de alimento. En segundo lugar, se comprime el canal forzando al alimento a pasar al cuerpo del órgano, y por último se contrae el cuerpo del omaso para impulsar el alimento hasta el abomaso. La entrada del omaso esta siempre abierta excepto durante la primera fase. Se cierra esta entrada también durante la rumia y durante las contracciones reticulares que acompañan las regurgitaciones. Los líquidos pasan libremente hasta el abomaso.

Existe en los preestómagos de los animales jóvenes un surco gástrico. En los animales lactantes este surco sirve para transportar líquidos directamente del esófago hasta el abomaso. El cierre de esta estructura se lleva a cabo de manera refleja. A medida que crece el animal va perdiendo importancia este reflejo hasta que el líquido cae directamente al rumen. En los adultos puede llegarse a ver este reflejo, pudiéndose inducir con algunas sustancias químicas.

5. La flora microbiana de los preestómagos

Como ya mencionamos la particularidad de la digestión de los rumiantes consiste en una digestión mecánica y microbiana del alimento en los preestómagos. La misión principal de éstos es la degradación de la celulosa. Del 65-85% del material digerible es digerido en el rumen con la formación de ácidos grasos volátiles, bióxido de carbono (CO_2), amoníaco (NH_3) y material celular microbiano. Además de esto los microorganismos forman aminoácidos y vitaminas del complejo B.

El volumen ruminal resulta sumamente importante por ser el espacio vital donde los microorganismos llevan a cabo su metabolismo; entre mayor el peso corporal del animal mayor volumen debe tener el rumen para obtener una óptima producción.

El rumen alberga en condiciones normales numerosas especies de bacterias y protozoarios, con los cuales lleva una relación simbiótica. Estas a su vez también influyen una sobre otra, compitiendo por este espacio vital.

El desarrollo de esta flora microbiana es paulatino y se da durante el tiempo de transición entre la alimentación láctica (donde el animal es practicamente monogástrico) y la alimentación constituida de piensos vegetales.

La concentración microbiana oscila entre 10^8 y 10^{11} gérmenes por mililitro. El volúmen y tipo de microorganismos es muy variable y depende del contenido energético del alimento, del nitrógeno (N), del tipo de alimentación, y del estado fisiológico del animal. Esta compuesta de numerosas especies, pero dominan los anaerobios no esporulados. Se encuentran también especies que no son habitantes obligatorios, y generalmente entran accidentalmente con el alimento.

Las bacterias ruminales se clasifican de acuerdo a su función: pueden ser celulolíticas, aminolíticas, o proteolíticas, y también existen aquellas capaces de degradar glucosa, y otros que aprovechan lactato o forman metano.

Las bacterias celulolíticas son las más importantes, son anaerobias estrictas y entre ellas se pueden encontrar: *Bacteroides succinogenes*, *Ruminobacter parvum*, *Ruminococcus flavefaciens*, así como cocos incoloros y formadores de ácido butírico.

Las bacterias que aprovechan el almidón también son anaerobias y entre ellas se encuentran: *Bacteroides amylophilus*, *Succinimonas amylolytica*, *Selenomonas ruminantium*, *Butyrivibrio fibrosolvens*, y *Bacteroides ruminicola*. Con excepción de la primera todas son capaces de utilizar también la glucosa. El *Streptococcus bovis* es un anaerobio facultativo y se encuentra también en este grupo.

Entre las bacterias que utilizan la glucosa, además de las anteriormente mencionadas, los lactobacilos como las especies de *Eubacterium*, *Lachnospira multiparus*, *Bacteroides succinógenes*, *Succinivibrio dextrinosolvens*, algunas especies de *Borrelia* y *Peptostreptococcus elsdenii*.

Los gérmenes que son capaces de aprovechar el lactato son los *Peptostreptococcus elsdenii* y *Veillonella alcalescens*, que se forman a partir de acetato, propionato, butirato, valerato, CO_2 y H_2 .

Tras un cambio de alimentación, o de alojamiento se necesitan de dos a tres semanas para que se constituya nuevamente la población microbiana.

Además de las bacterias encontramos también protozoarios en los animales alimentados normalmente. Estos protozoarios son casi exclusivamente de tipo ciliado.

Se encontraron los siguientes: Familia Holotricha con los géneros *Isotrocha* y *Dasytricha*; y la familia oligotricha en los géneros *Entodinium*, *Diplodidium* y *Ophryoscolex*.

El número de protozoarios es muy variable y depende de la composición del alimento. Si un animal por cambio de éste o inanición pierde sus protozoarios, lleva a cabo su recolonización gracias a contaminación de animales vecinos. También puede eliminarse a los protozoarios por completo con pH menor a 5.5 por largos periodos de tiempo.

Los protozoarios son anaerobios estrictos, aprovechan diversos carbohidratos y los almacenan en su citoplasma, pueden degradar diversos

azúcares como sacarosa, fructosa, rafinosa, e inulina, formando ácido acético, butírico, propiónico y además CO_2 y H_2 . Algunos protozoarios como los del género *Isotricha* pueden almacenar gránulos de almidón no digeridos y digerirlos posteriormente por una amilasa intracelular.

Los protozoarios son benéficos para el hospedador. En estudios recientes (ver fisiología Veterinaria de Erich Kolb. Ed. Acribia, 1987, pp. 302) se ha comprobado que los protozoarios ayudan proporcionando una mejor digestibilidad del extracto seco del alimento, su presencia aumenta la retención y aprovechamiento del nitrógeno, y también aumentan las concentraciones de ácidos grasos volátiles.

Podemos considerar como conclusión lo siguiente:

Las bacterias son los microorganismos más importantes en la relación simbiótica que existe entre el rumiante y su microflora. Dicha relación tiene una gran importancia en el rumiante puesto que el rúmen provee un ambiente adecuado y propicio para la actividad de las bacterias, las cuales degradan hidratos de carbono más complejos, y además sintetizan nutrientes como aminoácidos esenciales y las distintas variedades de vitaminas B, esta actividad bacteriana es primordial en los rumiantes aunque se lleva a cabo en todo el reino animal, siendo importante en el caballo, conejo, y otros animales herbívoros, incluso hasta insectos como la termita.

Los ácidos grasos que se forman en el rumen son el producto de varias reacciones. La celulosa, las pentosas y los almidones se hidrolizan hasta formar monosacáridos que posteriormente son fermentados. La proporción de los ácidos grasos que se forman varía según la

alimentación, ración, y los microorganismos presentes. El ácido acético producido en el rumen abarca aproximadamente el 75% de la producción total, y componiendo el otro 25% están el ácido propiónico, y el ácido butírico. No se puede asegurar que todos los ácidos grasos volátiles que se encuentran en el rumen vienen de la fermentación de carbohidratos, también pueden venir de la acción bacteriana sobre proteínas y otras sustancias nitrogenadas. Existe también interconversión de gases después de su producción como son: metano, bióxido de carbono, y ocasionalmente hidrógeno. La magnitud de la digestión bacteriana se ha demostrado en algunos estudios donde reporta que del 40 al 80% de materia seca desaparece en el rumen y retículo, de esta el 80% son carbohidratos.

6. Principales constituyentes de la alimentación y su degradación.

De los constituyentes fibrosos del alimento la lignina es poco degradable, en cambio la celulosa se degrada más fácilmente, y la hemicelulosa aún más. Los almidones y azúcares son prontamente convertidos a ácidos grasos, y en el rumiante este es el principal camino de la digestión. El crecimiento bacteriano es propiciado en el rumen por la síntesis de ciertos polisacáridos bacterianos que pueden digerirse en otras porciones del tracto.

El rumen es el principal lugar donde se lleva a cabo la degradación bacteriana de carbohidratos. En algunos herbívoros también sucede en el intestino grueso, y en el caballo, en el ciego.

Es importante considerar la calidad del alimento, puesto que de esto depende la vida del animal. Una ración bien balanceada

mantendrá a las bacterias en concentraciones y actividad adecuada para que el animal nos de el mejor rendimiento. En general, se puede considerar que los herbívoros son capaces de degradar la fibra por los microorganismos existentes en su rumen. La fibra, por tanto, puede darse en altas cantidades, puede ser pasto, paja o heno. Estas plantas deben ser cosechadas y consumidas cuando son jóvenes, porque de lo contrario empieza a depositarse lignina sobre su pared celular. La lignina no solamente es sumamente difícil de digerir sino que también disminuye la digestibilidad de la celulosa y otros carbohidratos complejos presentes en estas plantas.

La degradación bacteriana de proteínas y grasas, es casi nula. En el rumen se lleva a cabo una degradación parcial de grasas, y un metabolismo más bien sintético que digestivo de las proteínas. Esto se discutirá con detalle más adelante.

a) Metabolismo de los carbohidratos (ver figura 9)

Las sustancias o nutrientes incluidas en este grupo son azúcares, almidones, celulosa, gomas y sustancias relacionadas, aunque pocas de estas existen en tejidos animales (siendo excepciones glucosa y glucogeno). Los carbohidratos forman la parte más substancial del suministro alimenticio de los animales. Los carbohidratos constituyen hasta un 75% del peso seco del mundo vegetal, por lo que se deduce que la vida animal depende de manera primaria de ellos. Estos carbohidratos se producen por medio de la fotosíntesis, mecanismo gracias al cual la planta almacena la energía del sol, y así los animales pueden utilizarlos como fuente energética para sus procesos metabólicos, por lo tanto toda la vida depende de la fotosíntesis.

Los carbohidratos contienen combinaciones de hidrógeno, carbón y oxígeno, muchas veces pareciéndose a la composición del agua. Químicamente los carbohidratos están constituidos por una sola unidad de polihidroxialdeidos, o polihidroxicetonas y poseen la fórmula empírica $(CH_2O)_n$. El monosacárido más abundante es la D-glucosa, que contiene seis átomos de carbono, y es de donde se derivan muchos más.

El hecho de que los animales utilicen los carbohidratos de las plantas de manera tan importante, es sólo coincidencia porque ellas los usan para nutrirse a sí mismas. Los carbohidratos más complicados como la celulosa son utilizadas como entidades estructurales de la planta, y los almidones sirven de reserva energética.

Existe una clasificación de los carbohidratos según el número de unidades de polihidroxialdeidos que los constituyen y es como sigue: monosacáridos, oligosacáridos y polisacáridos.

Los monosacáridos: son la unidad fundamental de donde se derivan todos los carbohidratos. Únicamente existen la glucosa y fructuosa como entidades libres en la naturaleza, los demás se forman por hidólisis. Son azúcares sencillos que se disuelven en agua y saben dulces. Estos monosacáridos se dividen a su vez en grupos según la cantidad de moléculas de carbono que tengan: triosas (C3), tetrasas (C4), pentosas (C5) y hexosas (C6). Entre las hexosas se encuentran las más importantes como son: glucosa, galactosa, manosa, fructuosa.

Los oligosacáridos: contienen azúcares con dos o diez monosacáridos. Entre estos se pueden considerar los disacáridos como sucrosa, maltosa, lactosa, etc.; los trisacáridos como la rafinosa; los tetrasacáridos y los pentasacáridos.

Los polisacáridos son anhídridos polimerizados, formados por un gran número de azúcares simples, tienen un alto peso molecular y muchos son insolubles en agua. Son degradados a productos intermedios y finalmente a monosacáridos. Por medio de hidrólisis enzimática y la acción de ácidos. Desde el punto de vista cuantitativo son los nutrientes más importantes en los alimentos de origen vegetal.

La materia de reserva de la mayor parte de las plantas consiste en almidones (que en los animales equivale al glucógeno) y se encuentran en tubérculos, rizomas y semillas; también en los retoños, tallos y hojas. Existen dos formas de almidones: la amilosa y amilopectina, cuya diferencia consiste en su forma de enlace.

Por otro lado, la celulosa es la sustancia más abundante en el mundo vegetal, y es el principal componente estructural de las paredes celulares de las plantas. Por su configuración es una molécula muy resistente a la degradación enzimática, y sólo pueden actuar sobre ella hongos y bacterias. El tracto digestivo de mamíferos no secreta enzimas capaces de hidrolizar estos enlaces. Sin embargo los rumiantes sí pueden hidrolizarlos gracias a las bacterias presentes en su rúmen. Estas bacterias degradan la celulosa hasta D-glucosa.

La hemicelulosa es una mezcla de diferentes polímeros que no es tan resistente a la degradación como la celulosa. Es un componente importante de las paredes celulares vegetales y está unido en gran parte a la lignina.

La lignina no es estrictamente un carbohidrato pero constituye un importante elemento estructural de las paredes celulares. La lignina

es una molécula muy complicada que no ha sido totalmente descrita. Se encuentra en partes duras de las plantas, como sus partes leñosas, y cortezas, y las partes fibrosas de raíces, tallos y hojas. Aumenta en cantidad a medida que crece y madura la planta. La lignina reduce considerablemente la digestibilidad de las plantas, haciéndola sumamente indeseable. Es susceptible a la degradación por gérmenes aerobios y algunos hongos, pero esto no sucede en el tracto gastrointestinal de los rumiantes.

Digestión absorción y metabolismo de carbohidratos en los rumiantes.

El no rumiante absorbe primeramente monosacáridos y los rumiantes por el contrario, absorben ácidos grasos volátiles y casi ningún monosacárido. (Ver figura 9)

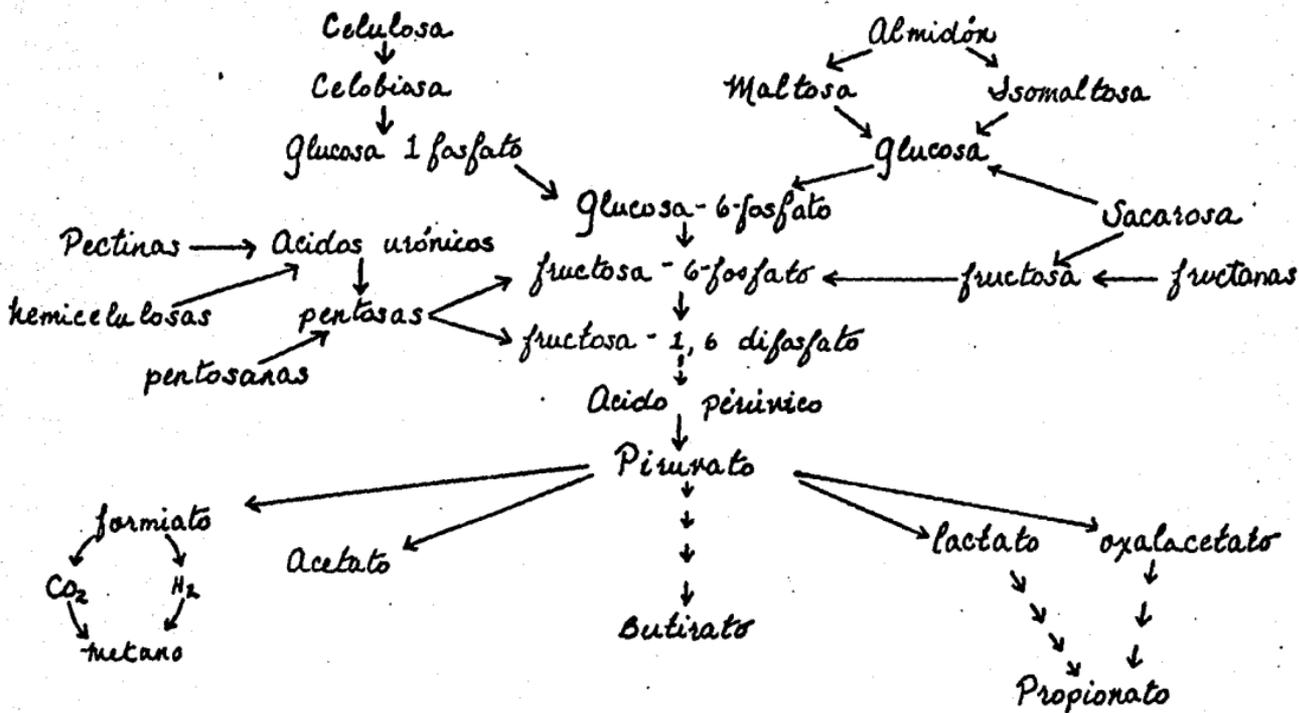
Las diferentes partes de las plantas sufren cambios para ser utilizados. La celulosa se degrada para formar glucosa en tres etapas: primero es reducida a pequeños fragmentos gracias a la rumia e insalivación, actuando luego sobre ellos una despolimerasa. En segundo lugar actúa sobre los fragmentos una β -glucosidasa transformándolos a celobiosa y glucosa. Por último la celobiosa se transforma a glucosa gracias a la celobiasa. La glucosa resultante es transformada entonces a ácidos grasos volátiles, vía el piruvato.

Las hemicelulosas y pentosas se degradan rápidamente mediante tres enzimas: una xilonasas, una beta-xilosidasa y una arabinosidasa. La pectina la degradan una pectinesterasa y una poligolacturonidasa.

El almidón es degradado mediante una amilasa con gran producción de metano, significando una pérdida importante de energía que

Figura 9

Conversion de los Carbohidratos a ácidos grasos en el rumen



Modificado de McDonald

hubiera podido ser utilizada por el rumiante. En este proceso también se forman ácido fórmico, butírico y acético. La amilasa es producida por *Streptococcus bovis* y *Clostridium butyricum* principalmente. Algunos protozoarios también degradan el almidón como ciertos géneros de *Entodinium* e *Isotricha*, transformándolos a carbohidratos intercelulares de reserva.

La glucosa y fructosa una vez formadas son fermentadas mediante una glucólisis, produciéndose durante este proceso piruvato o lactato, los cuales son metabolizados muy rápidamente.

Se producen otros azúcares también como sería la sacarosa, que junto con la glucosa y fructosa se degradan rápidamente, y la galactosa, la xilosa, y la arabinosa que son degradadas más lentamente. El desdoblamiento de estas últimas produce ácido láctico, ácido propiónico y ácido acético.

Una vez transformados el almidón, la celulosa, la hemicelulosa y la pectina en glucosa principalmente, ésta se degrada aún más para formar piruvato, que es precisamente el precursor de los ácidos grasos volátiles. El piruvato entonces es transformado de la siguiente manera:

- a) Puede transformarse a acetato mediante Acetil Coenzima A y Ferredoxina
- b) Puede transformarse a propionato por carboxilación de fosfoenolpiruvato a oxalacetato y succinato mediante formación de acrilato.
- c) Puede transformarse a butirato mediante malonil Co A.

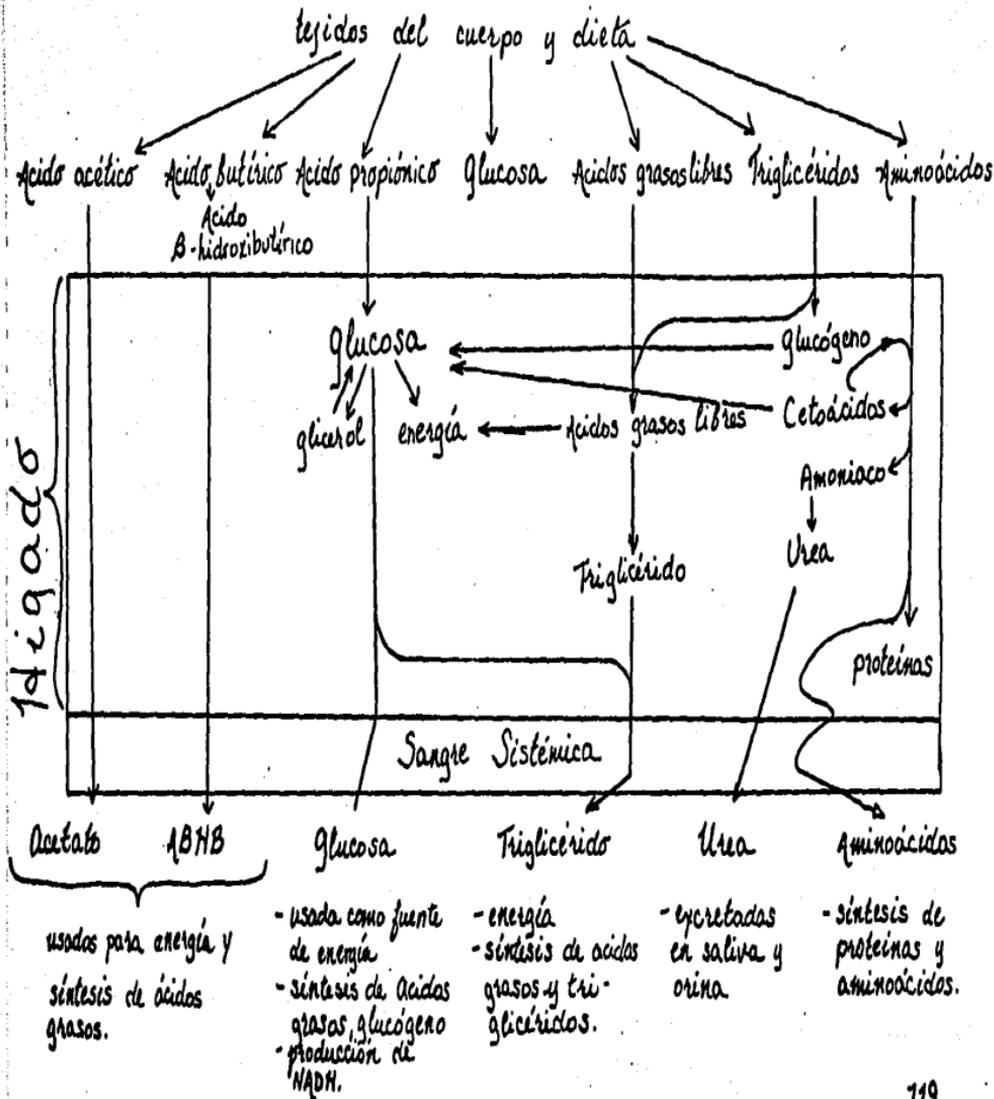
Estos procesos son los más importantes, pero también existen otros que se llevan a cabo de manera más esporádica y son menos importantes.

La transformación de los carbohidratos de la dieta a glucosa, por vía del piruvato, a ácidos grasos volátiles produce H_2 y CO_2 que las bacterias metanogénicas utilizan, para producir metano. Las proporciones relativas de ácidos grasos volátiles varían con la dieta y el pH. En general los porcentajes son: de ácido acético 65%, propiónico 20% y butírico 12% y otros como valérico, isovalérico e isobutírico 30%. Un aumento en el grano a 70% puede cambiar el acetato y propionato a 40 y 37% respectivamente. Un cambio en ácidos grasos del rúmen depende en gran parte de un cambio dramático en la dieta. Un cambio tan dramático en el "sustrato microbiano" tiene un impacto marcado sobre el número y la clase de microorganismos presentes en el rúmen: si baja el número de organismos celulolíticos, aumentan los fermentadores de almidones. Por otra parte el cambio en cantidad y especies bacterianas, es resultado también de una interacción sumamente complicada entre las especies microbianas, cantidad y tipo de sustrato, productos producidos, absorción de los productos de la sangre, y pasaje de los materiales a través del tracto digestivo.

A pesar de su complejidad la fermentación en el rúmen es un proceso bioquímico perfectamente armonizado.

Se ha comprobado que los ácidos grasos producidos por acción microbiana son absorbidos directamente en el rúmen, retículo, omaso e intestino grueso.

Figura 10
 Origen y destino de los principales metabolitos del organismo



La absorción ruminal es casi inmediata, y niveles altos han sido localizados en sangre portal diez minutos después de comer. La absorción aparentemente parece llevarse a cabo por simple difusión, pasando los ácidos no disociados a través de la pared del rúmen, con un pH normal de 6.7 promedio. La pared ruminal no es una simple coladera, tiene la capacidad de metabolizar ácidos grasos volátiles a medida que se absorben. Se cree que de 80-90% del butírico es convertido a cuerpos cetónicos (ácido acetoacético y beta-hidroxibutírico). Por lo tanto los niveles portales y sistémicos de butirato son extremadamente pequeños. Hasta el 50% del propionato se metaboliza a lactato y piruvato durante la absorción. Relativamente poco acetato es usado, más que como fuente de energía para el epitelio ruminal y músculo.

b) Metabolismo de ácidos grasos volátiles (ver figura 10)

Al hígado llega una variedad de metabolitos de carbohidratos pero no glucosa, como en el caso de los no rumiantes. El acetato, en gran parte pasa libremente para entrar al torrente sanguíneo. Únicamente los ácidos grasos volátiles se encuentran en cantidades apreciables en la circulación periférica.

Estos ácidos grasos son fosforilados a acetyl coenzima A y entran al ciclo del ácido tricarboxílico (TCA). Para ser activado, esto requiere dos uniones de alta energía y da como resultado 12 moles de ATP cuando se oxida, así es que se ganan 10 ATP's por mola de ácido acético absorbido. El acetato puede usarse directamente para sintetizar grasas de la leche, en especial las de cadenas cortas.

El ácido propiónico es removido de la sangre portal por los hepatocitos que lo transforman en glucosa, de hecho es la fuente principal de ésta para el rumiante y en el caso de la vaca que produce más o menos 40 kg. de leche al día, se estima que proporciona hasta el 60% de sus necesidades energéticas.

El propionato es convertido a glucosa entrando primero al ciclo TCA como succinil CoA.

Las reacciones requieren de tres uniones de alta energía y dos vitaminas biotina y B12. Como las reacciones oxaloacetato y fosfoenol piruvato no son reversibles, el succinil CoA debe desviar estas reacciones para llegar al fosfoenol piruvato, y hasta la glucosa. Como el oxaloacetato no puede pasar a través de la membrana mitocondrial, y el malato sí puede, el succinil CoA se convierte en malato que pasa a través de la membrana y es convertido a oxaloacetato y a fosfoenol piruvato, dentro de la célula. El fosfoenol piruvato es entonces convertido a glucosa y metabolizado a CO_2 y H_2O . Hay una ganancia neta de 17 ATP'S por mol, o 34 equivalente a glucosa. Esto contrasta con 36 de glucosa sola.

El ácido butírico se absorbe como cuerpos cetónicos metabolizados eventualmente a acetyl CoA.

La producción neta es de 25 ATP'S por mol.

c) Metabolismo de los lípidos

Las células vegetales y animales contienen un grupo de sustancias no solubles en agua, que si se disuelven en éter y cloroformo,

llamados lípidos. Este grupo incluye grasas y otras sustancias relacionadas. Las primeras son las más importantes desde el punto de vista de la nutrición. En el cuerpo sirven como reserva de energía condensada, como elementos estructurales de las células y son esenciales para varias reacciones intermediarias del metabolismo.

Los lípidos se clasifican en dos grupos, los complejos y los simples. Los complejos formados por ácidos grasos, y dentro de este grupo existen cuatro subdivisiones según la estructura de los esqueletos de los ácidos grasos que los comprenden; son: acilglicéridos, fosfoglicéridos, esfingolípidos, y las ceras. A estos lípidos también se les conoce como saponificables porque producen jabones. Los lípidos simples no contienen ácidos grasos y por lo tanto no son saponificables. De éstos existen dos grupos: los terpenos y los esteroides. Estos lípidos son menos comunes que los complejos pero eso no les resta importancia. Se hallan entre ellos muchas sustancias con intensa actividad biológica como son las vitaminas, hormonas y otras biomoléculas solubles en grasa, muy especializadas.

Los ácidos grasos pueden ser saturados, si no contienen una doble unión, o insaturados si la contienen.

Los ácidos grasos saturados más importantes son: butírico, capríco, caprílico, cáprico, láurico, mirístico, palmítico y esteárico. Los ácidos grasos insaturados más importantes son el palmitoléico, oléico, linoléico, linolénico y araquidónico.

Existen ácidos grasos que los animales no pueden sintetizar y se llaman, por esto, ácidos grasos esenciales. En los mamíferos

existen dos: el linoléico y el linolénico. El ácido linoléico es precursor del araquidónico, por lo que si falta el primero, faltará el segundo también. Estos ácidos grasos son precursores también de las prostaglandinas.

El punto de fusión de los ácidos grasos insaturados es más bajo que el de los saturados, aunque su cadena de átomos de carbono sea de la misma longitud.

Las ceras se definen como ésteres sólidos formados de la unión de un trihidroxialcohol (glicerol) y tres moles de ácidos grasos. Se forman por una deshidratación. Según los monoacilglicéridos (que contienen un solo ácido graso) que las formen, serán sus características físicas y químicas que pueden variar considerablemente. Los diacilglicéridos (dos ácidos grasos) son los aceites.

Los aceites son líquidos, y las grasas son sólidas a temperatura ambiental. Las grasas no se forman por casualidad, en animales, están gobernadas por la genética y en parte por la dieta.

Los triacilglicéridos constituyen la familia más abundante de lípidos y son los principales componentes de los lípidos de reserva y depósito de las células animales y vegetales.

Digestión y absorción de lípidos en rumiantes

La asimilación de leche en los rumiantes lactantes es esencialmente igual a la asimilación de no rumiantes. El cordero y el becerro tienen la esterase que les ayuda a hidrolizar los lípidos.

La dieta del adulto es diferente, y contiene una alta proporción de ácidos grasos no saturados encontrados en los galactolípidos (lípidos que contienen galactosa), del forraje, y triacilglicéridos del grano. Los lípidos sufren un cambio substancial al llegar al rúmen. La población microbiana inmediatamente hidroliza los triglicéridos y galactolípidos, produciendo ácidos grasos libres, y permitiendo que el glicerol (triacilglicérido) se fermente para formar ácidos grasos volátiles que son absorbidos. Dado que el ambiente intraruminal es muy pequeño los ácidos grasos no saturados (oleico, linoéico y linoléico) son hidrogenados a una forma saturada rápidamente, predominando el ácido esteárico.

Las bacterias y protozoarios son también capaces de sintetizar cadenas de ácidos grasos.

Los ácidos grasos de cadena larga no son absorbidos en los preestómagos, no se metabolizan sino que pasan al abomaso e intestino delgado junto con el contenido presente.

Mientras que en el no rumiante la mayor parte de los lípidos llegan al duodeno en forma de triacilglicéridos en emulsión, en el rumiante están presentes en forma de ácidos grasos libres en capas, en la superficie de las partículas alimenticias. Además en el rumiante el contenido del duodeno y yeyuno craneal es más ácido que en el caso de los no rumiantes, lo que no permite la degradación de las grasas en estas zonas por la lipasa pancreática. Sin embargo, si existe formación activa de micelios de ácidos grasos, por acción de sales biliares, en especial la taurocolate que es más activa en medios ácidos.

También los fosfolípidos biliares y de la ingesta, como la lecitina, ayudan en esta acción.

Del 15 al 26% de los lípidos se absorben en la primera porción del yeyuno, pero la mayor cantidad se absorbe en las últimas tres cuartas partes del yeyuno, donde la fosfolipasa pancreática ha tenido oportunidad de hidrolizar la lecitina e isolecitina a ácidos grasos que favorecen en mayor grado la formación de micelios.

Dado el proceso digestivo continuo del rumiante, el drenaje linfático es invariablemente lechoso. Las partículas están formadas de 75% de lipoproteínas de muy baja densidad y 25% de quilomicrones, contrariamente a los no rumiantes que contienen 70% de triglicéridos y 20% de fosfolípidos, con cantidades limitadas de colesterol. La mayor parte de los ácidos grasos no saturados son acarreados en el fosfolípido.

De manera similar a los no rumiantes, el grado de absorción de ácidos grasos es menor para los saturados, (de cadenas largas), que para los no saturados (de cadenas cortas). Sin embargo, el esteárico aparentemente es utilizado más efectivamente por los rumiantes, debido, en parte, al alto nivel de dispersión que tiene éste al entrar al duodeno.

d) Proteínas y su metabolismo en rumiantes (Metabolismo de proteínas)
(ver figura 11)

Las proteínas son los constituyentes principales en órganos y estructuras suaves del organismo animal, por lo tanto un abastecimiento continuo y liberal de estos es necesario durante toda la vida para crecimiento y reparaciones. Por esta razón, la transformación de

proteína corporal es una parte sumamente importante en el proceso nutricional. La palabra proteína incluye un enorme número de miembros cercanamente relacionados y fisiológicamente distintos.

Las proteínas son tan numerosas que pocas se conocen realmente y por esta razón no existe una clasificación sistemática de las mismas.

Son diferentes las proteínas de vegetales y animales, existiendo inclusive, diferencias entre especies, las cuales tienen proteínas individuales, y hasta diferencias entre órganos, fluidos y tejidos. De hecho no existen dos proteínas iguales en su comportamiento fisiológico. Desde el punto de vista de nutrición lo más importante de las proteínas es su composición de amino ácidos.

Las proteínas contienen carbón, hidrógeno y oxígeno, pero además contienen porcentajes altos y muy constantes de nitrógeno (en términos prácticos es el .16%). Muchas proteínas contienen también azufre y algunas fósforo y hierro. Son sustancias complicadas de alto peso molecular.

Aminoácidos

Las proteínas son polímeros de aminoácidos que varían en secuencia y tipo de una proteína a otra. Los aminoácidos son el producto final de la digestión, por medio de la acción enzimática sobre las proteínas. Hay entre 20-22 diferentes aminoácidos en las proteínas, aunque existen otros 150 aminoácidos que nunca forman parte de ellas.

Los aminoácidos se derivan de ácidos grasos de cadena corta, contienen un grupo base amino, y un grupo carboxil ácido.

La mayor parte son solubles en agua. Como tienen un grupo amino y un carboxilo, son anfotéricos por lo cual un pH ácido se comportan como cationes y en pH básico como aniones. En un pH neutral son dipolares y se les llama zwitterion, a este, se le llama punto isoelectrico para el aminoácido.

Los aminoácidos contenidos en las protefmas corporales son: arginina, histidina, isoleucina, leucina, licina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano, valina, tripsina y cistina.

Los aminoácidos identificados en protefmas de plantas y animales se clasifican según la serie de compuestos orgánicos a los que pertenecen, y los que están en el grupo alifático se dividen aún más según los grupos amino y carboxílicos presentes.

En la mayoría de las especies el triptofano es el aminoácido de menor concentración y la arginina, leucina y licina son los de mayor concentración.

La unión entre aminoácidos se llama "unión peptídica". Esta unión entre aminoácidos forma polipéptidos de cadena larga y a esta se le llama protefma de estructura primaria. Sin embargo la formación de protefmas es más que la síntesis de aminoácidos. Por la diversidad de combinaciones entre aminoácidos y algunos grupos prostéticos que pueden formarse, se clasifican como protefmas secundarias, terciarias y cuaternarias, según su conformación y forma. Estas

combinaciones varían dramáticamente en número de cadenas, de polipéptidos, y peso molecular.

En los animales los aminoácidos deben estar disponibles con excepción de algunos que pueden sintetizarse en el cuerpo que son de compuestos más simples.

Propiedades de las proteínas

Las proteínas son anfotéricas, y por esto pueden combinarse con ácidos y con bases. Cada proteína tiene su punto isoeléctrico, teniendo así tendencias ácidas o básicas.

Clasificación de proteínas

La clasificación existente se basa en sus propiedades físicas y conformación química, aunque no es una clasificación oficial, en este caso se relaciona con metabolismo y nutrición animal. La clasificación no es estricta ya que en ciertos casos, se superponen entre sí. Es difícil clasificarlas porque cuesta mucho trabajo separarlas en sus diferentes aminoácidos.

- a) Proteínas simples: Este grupo incluye aquellas que por hidrólisis, producen sólo aminoácidos o sus derivados.
- b) Proteínas conjugadas: Este grupo incluye las que tienen una combinación de proteínas simples y radicales no proteicos (grupos prostéticos). Entre estas se incluyen nucleoproteínas (RNA), fosfoproteínas (caseína), metaloproteínas (cromooxidasa), lipoproteínas (colesterol), flavoproteínas (succinil deshidrogenasa) y glicoproteínas (galactosa).

La clasificación de las proteínas de acuerdo a su conformación estructural es como sigue:

- a) **Proteínas fibrosas:** son polipéptidos de cadena larga, y se encuentran en el animal en forma de colágeno, elastina y queratina. La colágena es la proteína más abundante en los mamíferos. Se encuentra entre otros sitios en la cornea y tejido conectivo, y hace que la carne de los animales de edad avanzada sea más corriosa. Se considera una proteína de muy baja calidad. La elastina forma parte de tendones, arterias y tejidos elásticos. Es muy poco digestible. Su manufactura requiere cobre. La queratina que se encuentra en el pelo, cuernos, pico y lana, tiene alto contenido de cistina.
- b) **Las proteínas globulares** tienen forma elipsoide y son solubles en agua. Se incluyen en este grupo enzimas, hormonas proteicas y proteínas acarreadoras de oxígeno. Entre estas se encuentran las albuminas que forman parte importante de las proteínas séricas y proteínas del huevo. Las globulinas son insolubles en el agua, y entre ellas tenemos a las inmuno-globulinas y hemoglobina en la sangre, lactoglobulinas de la leche, y mioglobulinas en músculo.
- c) **Algunas proteínas** caen entre las fibrosas y las globulares teniendo estructuras fibrosas pero solubilidad de la forma globular. Algunos por ejemplo son la miosina de los músculos y el fibrinógeno de la sangre.

Compuestos púricos y pirimidicos

Estas son bases nitrogenadas que existen en el corazón de ciertas sustancias importantes para el metabolismo de la energía y la perpe-

tuación de información genética. Las púricas principalmente son adenina y guanina, que cuando se unen con pentosas ribosa o desoxiribosa, se convierten en nucleósidos, y cuando se fosforilan se les llama nucleótidos. Un ejemplo de esto es el ATP, ADP y AMP. La condensación de un gran número de nucleótidos forma un ácido nucleico, de los cuales los más importantes son el desoxiribonucleico (DNA) y ribonucleico (RNA). Las bases pirimídicas son la citosina, la timina y el uracilo, que también forman parte del DNA y del RNA.

La colocación de las bases púricas y pirimídicas identifican el código genético. El DNA es la llave maestra de la síntesis de proteínas, contiene la información que determina la calidad y cantidad de las diferentes proteínas sintetizadas en cada célula.

Compuestos no nitrogenados (NNP):

Estos compuestos existen en plantas y animales, son sustancias que contienen nitrógeno pero que por definición no son proteínas, es decir no son aminoácidos unidos por uniones peptídicas. Lo único que tienen en común es que están clasificadas como compuestos nitrogenados no proteicos. Son demasiado diversos en su estructura y función para ser clasificados más detalladamente. Un ejemplo de estos son las bases púricas y pirimídicas.

Los que tienen importancia desde el punto de vista nutricional, son los compuestos proteicos que se encuentran en alimentos. Estos incluyen: amidas, aminoácidos, glucósidos nitrogenados, grasas, alcaloides, sales de amonio y nitratos. De estos, las amidas y los aminoácidos son los más importantes. Son abundantes donde el creci-

miento es rápido y pueden constituir hasta una tercera parte del total del nitrógeno en pasturas que han sido cortadas tempranamente. En ensilaje aumenta hasta un cincuenta por ciento el nitrógeno (si la planta al cortarse es alta en nitrógeno). Se han utilizado últimamente para la alimentación y con mucho éxito, aditivos de nitrógeno como la urea, ácido úrico y productos amoniacales.

Aparte de los existentes hay además ciertos compuestos, en el alimento, que son muy importantes como productos finales o intermedios del metabolismo proteico, como son la asparagina, glutamina, ácido ureico, urea y creatinina.

Aminoácidos esenciales o indispensables:

Se definen como aquellos aminoácidos que no pueden ser sintetizados en el cuerpo al ritmo requerido para el crecimiento normal. Ocho aminoácidos son requeridos por todas las especies, y trece son requeridos por una o más especies. Estos aminoácidos deben ser suplementados en la dieta, los demás no son obligatorios, pero su suplementación ayuda notablemente a mantener condiciones normales, ya que aunque los aminoácidos no esenciales, no son indispensables, el nitrógeno que los forman sí lo es, y tiene que ser suplementado. Para todas las especies los aminoácidos esenciales son: fenilalanina, isoleucina, lisina, leucina, metionina, treonina, valina y triptofano. Los otros indispensables para ciertas especies son: la arginina, histidina, glicina, aspargina y prolina.

Hay una marcada diferencia entre las especies en cuanto a calidad y cantidad de aminoácidos requeridos. Además, las necesidades

Digestión y metabolismo de los compuestos nitrogenados en el rumen:

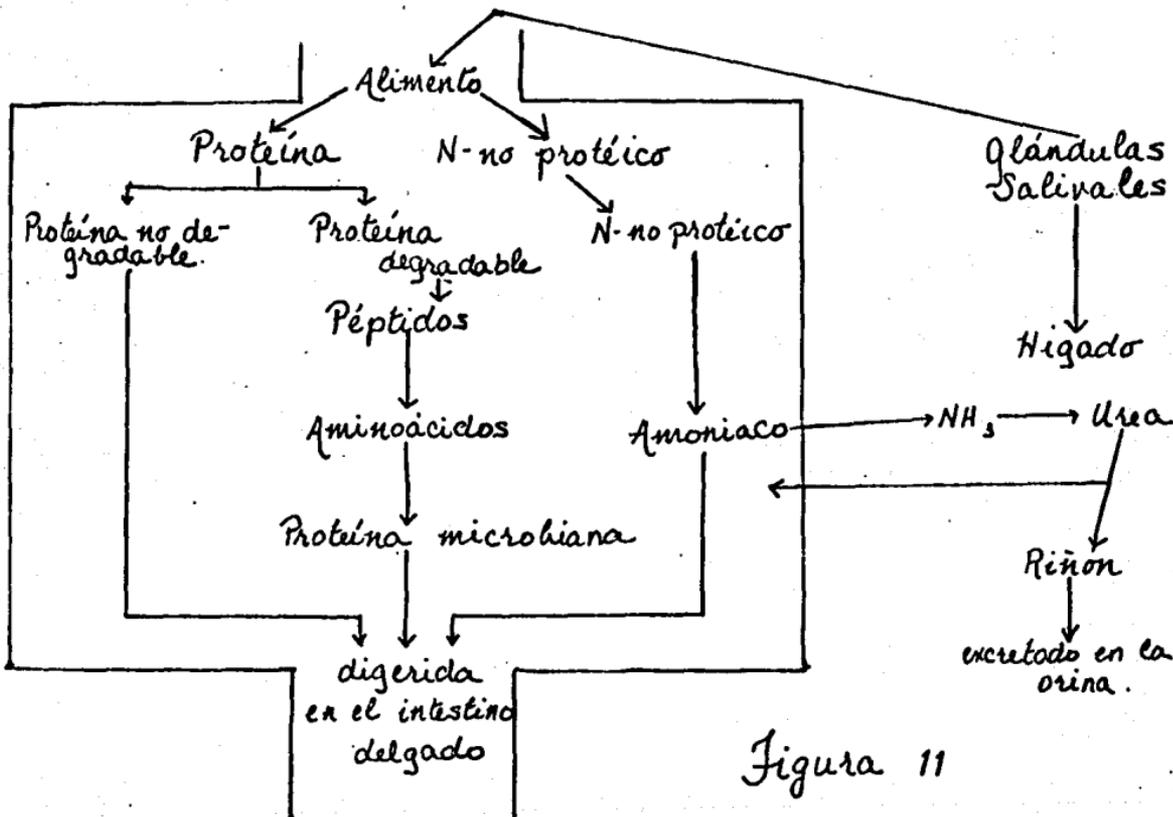


Figura 11

entre un animal en crecimiento y un adulto, son características en todas las diferentes especies. Calcular dosificaciones y administrar adecuadamente los aminoácidos tendrá un efecto inmediato e importante sobre el rendimiento y la eficiencia de los animales.

Digestión y Absorción de Compuestos Nitrógenados en Rumiantes:

Cuando mencionamos el metabolismo de carbohidratos dijimos que las bacterias y otros microorganismos juegan un papel importante en el desdoblamiento de carbohidratos complejos en el tracto digestivo: en especial en rumiantes. A medida que las bacterias se multiplican sintetizan proteínas para construir sus propias estructuras obteniendo el material para hacerlo del alimento ingerido. Para esto pueden usar amidas, sales de amoníaco, y hasta nitratos, como también las proteínas mismas. Las proteínas bacterianas se forman en el rúmen y se digieren después en el estómago e intestino, por tanto los microorganismos del rúmen juegan un papel importante en la nutrición como aporte tanto de carbohidratos, como de proteínas.

Está bien establecido que la llave del metabolismo del nitrógeno en el rumiante es la habilidad de la población microbiana para utilizar amoníaco en presencia de energía, y sintetizar los aminoácidos necesarios para su uso propio. El 80% de las bacterias existentes en el rúmen pueden utilizar amoníaco como única fuente de nitrógeno para crecer. El 26% viven únicamente de él mientras que el 50% pueden usar amoníaco o aminoácidos. Algunas especies pueden usar péptidos también. Los protozoarios obtienen su nitrógeno consumiendo bacterias. La ingesta que va al intestino contiene proteína alimenticia que no ha sido degradada, así como protozoarios y bacterias.

En el intestino delgado, la degradación enzimática, produce aminoácidos del quimo, más secreciones endógenas. Estas se absorben por vía portal, de manera similar a los no rumiantes. La absorción se lleva a cabo en las primeras dos terceras partes del intestino delgado, excepto en los borregos donde el ileon es el sitio de mayor absorción.

El ciego y el intestino grueso reciben lo que no ha sido digerido en el intestino delgado. Absorbe también urea de la sangre y así llevan a cabo, por medio de acción microbiana, una fermentación en ciertas especies. No se absorben aminoácidos, pero la fermentación forma carbohidratos. Esto resulta en la absorción de alguna energía en forma de ácidos grasos volátiles. Esta acción es especialmente importante en el equino. Las heces contienen alimento no digerido y nitrógeno metabólico.

e) El amoníaco

Al desaminarse las proteínas, se forma amoníaco, aunque también se produce al reducirse los nitratos. Durante la formación endógena de urea se forma un exceso de amoníaco (NH_3); cuando la cantidad producida supera la aprovechada por los microorganismos. Este exceso puede ser perjudicial. La concentración de amoníaco esta sujeta a los siguientes factores.

- 1) La solubilidad de las proteínas en el jugo ruminal (si se degradan rápidamente aumenta la concentración).
- 2) Contenido de carbohidratos fácilmente digeribles del alimento.
- 3) Población de bacterias y protozoarios
- 4) Intervalos entre tomas y tipo de alimentación

- 5) Acción de otros componentes de la ración: dependiendo de si son plantas jóvenes o recias.

Independientemente de lo anterior, existe un sistema de flujo de amoníaco y urea. Cuando se produce en el rumen un exceso de amoníaco, y las bacterias no pueden utilizarlo todo, puede deshacerse del exceso, o conservarlo si este exceso ruminal es transitorio y ser absorbido a la circulación portal, transportado al hígado y convertido a urea. La urea puede eliminarse por el riñón o la orina o ser reciclado al rúmen por medio de la saliva. Cuando la dieta es baja en proteínas el riñón reabsorbe mayor cantidad de urea y la regresa al rúmen también por medio de la saliva, así se aumenta la fermentación microbiana. El amoníaco en exceso es tóxico pero, como fuente de nitrógeno sirve para sintetizar aminoácidos indispensables.

El amoníaco es absorbido del contenido ruminal mediante simple difusión. En el hígado es transformado a urea.

La nutrición proteica principal depende de los aminoácidos absorbidos en el intestino delgado.

Los factores que modifican la eficiencia de la utilización proteica en rumiantes son:

- a) el porcentaje de nitrógeno proteico contra la proteína en la dieta;
- b) la degradabilidad de la proteína dietética por los microbios del rúmen;
- c) cantidad, digestibilidad, y calidad de la proteína microbiana;

d) cantidad de proteína completamente indigestible en la dieta.

Uso de urea

La urea es una fuente de nitrógeno no proteico, que cuando se usa adecuadamente es un ingrediente alimenticio importante y efectivo. Es completamente deficiente en todos los minerales, metionina, cistina y azufre y no tiene ningún valor energético per se, pero se transforma a amoníaco muy rápidamente en el rúmen. Puede ser fatal si se administra en dosis altas y sin una previa adaptación. Por lo anterior la urea se administra con una dieta mixta, ad libitum. Esto ayuda para que las bacterias reciban "dosificada" la urea, y puedan asimilarla. Se debe administrar a razón de 1% de urea en el total de materia seca.

La urea hepática puede seguir tres caminos:

- 1) Regresar al rúmen por retrodifusión a través de su pared.
- 2) Regresar al rúmen a través de la saliva
- 3) Ser excretada con la orina.

Síntesis de vitaminas:

Los rumiantes, gracias a su flora sintetizan vitaminas del complejo B y vitamina K. Una deficiencia de cobalto produce como consecuencia deficiencia en la producción de vitamina B₁₂.

Comportamiento del agua en los preestómagos:

El rúmen contiene del 10 al 15% del agua corporal total.

Durante todo el día existe un intercambio hídrico a través de la pared ruminal. Con la saliva, ingresa aproximadamente un 30% de agua al rúmen, y la misma cantidad es extraída por el omaso.

Absorción del omaso:

Este organo lleva a cabo la absorción de gran parte de los ácidos grasos volátiles, los cuales intercambia por iones de cloro, su otra función importante es la absorción de agua, pero aún no se sabe con exactitud la cantidad.

Funciones del abomaso:

Se considera que este organo funciona de manera similar al estómago de los monocavitarios.

VIII. Intestino delgado

VIII. A. Duodeno

1. Anatomía

El intestino delgado es el tubo localizado entre el estómago y el intestino grueso. Empieza en el píloro y termina en la curvatura mayor del ciego. Su longitud es distinta en cada especie, y presenta diámetros variables. En el bovino mide aproximadamente 38 metros, en el ovino 24 metros, en el suino de 16 a 20 metros y en el canino aproximadamente cinco veces la longitud del animal. Tiene dos porciones, una fija y una mesentérica. La porción fija se llama duodeno, y la mesentérica está dividida en dos partes: yeyuno e ileon.

El duodeno, la primera porción del intestino delgado, está compuesto de tres partes: una craneal, una ascendente y una descendente; y dos flexuras: una craneal y una caudal.

La primera porción es horizontal y tiene forma de S, le sigue la flexura duodenal craneal que es dorsal; esta porción se continúa a la segunda llamada flexura duodenal caudal que es ventral, la cual,

está en contacto con los lóbulos medio y derecho del hígado. A unos 12 cm. del píloro, el conducto pancreático y el conducto biliar se unen a la luz intestinal en el ámpula duodenal o hepatopancreática. La porción descendente se dirige hacia abajo y hacia atrás de la porción distal del colon pasando abajo del lóbulo derecho del hígado. A la altura del riñón derecho se incurva hacia el plano medio formando la flexura caudal. Se continua con la tercera porción que pasa transversalmente desde la derecha hasta la izquierda en forma ascendente por detrás de la inserción de la base del ciego, cruza el plano medio detrás de la raíz del mesenterio mayor y vuelve hacia adelante para continuarse con la porción mesentérica pasando por debajo del riñón izquierdo. La primera porción del duodeno está fijada por un ligamento llamado: mesoduodeno que se fija al mesocolon, muy cerca del hígado. Este es un pliegue peritoneal. El resto del duodeno está menos fijo a la base del ciego, riñón derecho y músculos sublumbares.

La porción mesentérica está dividida en yeyuno e ileon, pero no existe un límite entre estas dos porciones. Con excepción de la primera y última parte de esta porción intestinal, su posición varía tanto que sólo se puede indicar la disposición general. Forma numerosas asas con el colon menor, principalmente del lado izquierdo del abdomen, desde la superficie visceral del estómago hasta la pelvis, alcanzando ahí el suelo del abdomen. La porción mesentérica está sostenida de la pared abdominal dorsal por medio del mesenterio mayor. Es un pliegue en forma de abanico formado por dos capas de peritoneo entre las cuales llegan vasos y nervios al intestino. También contiene linfonodos. El borde visceral del mesenterio contiene el intestino y el borde parietal, o raíz, se inserta debajo de la 1a. o 2a. vértebras

lumbares. La última parte del intestino delgado es libre y se comunica con el ciego, formando el pliegue ileo-cecal que une al ileon con la curvatura menor del ciego. En el orificio iliocecal, la membrana mucosa se proyecta ligeramente al interior de la cavidad del ciego formando la válvula iliocecal.

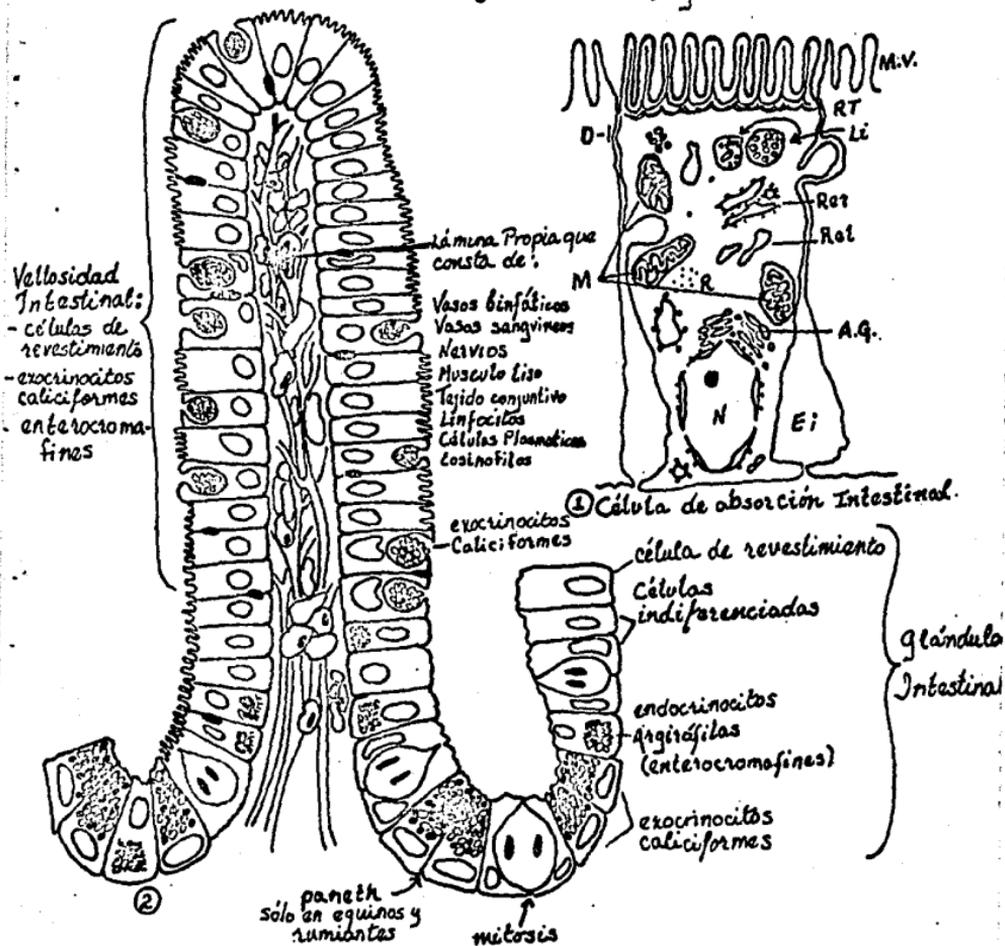
La irrigación del intestino delgado proviene de las arterias celiaca y mesentérica craneal, y las venas abocan a la vena porta. Los vasos linfáticos son muy abundantes y van a dar a los linfonodos mesétricos y de ahí a la cisterna del quilo. Los nervios derivan del vago y del simpático por medio del plexo celiaco.

2. Histología (ver figura 12)

En forma general, encontramos las cuatro capas comunes al tubo digestivo: mucosa, submucosa, muscular y serosa.

Dado que esta región tiene funciones muy específicas de digestión esta adaptada para ellas. La característica más importante es que presenta modificaciones para aumentar la superficie de secreción y de absorción, y son las siguientes: gran longitud, pliegues, vellosidades y microvellosidades.

En la unión gastro-duodenal existe un cambio brusco del epitelio. Las fosetas gástricas se reemplazan por proyecciones digitiformes que forman pliegues circulares (antes valvulas de Kerkring), siendo la base de estas las glándulas intestinales (criptas de Lieberkühn). En los rumiantes estos pliegues se ven a simple vista mientras que en otras especies sólo se observan con ayuda de una lupa.



① M.V. Microvellosidades
R.T. Red Terminal
Li Lisosomas
Rev Reticulo Endoplasmico rugoso
Rel Reticulo Endoplasmico liso
N Nucleo
Ei Espacio Intercelular

② AG Aparato gotgiano
R Ribosomas
M Mitochondrias
D Dasmosoma

① Stromback pg. 141
1979

② Adaptado de Junqueira pg. 272 1977

a. Mucosa

La mucosa del intestino esta integrada por vellosidades que presentan diferentes formas: la clásica (digitiforme) como el perro y el gato; la cónica, en el caballo; y las foliadas que se encuentran en los bovinos, ovinos, suinos y caprinos. A menudo, varía el tipo de vellosidades en los diferentes segmentos del intestino.

Se podría hacer otra división, tomando como base la longitud y el grosor de las vellosidades: encontrando las más altas y delgadas en los carnívoros, las más gruesas y cortas en los rumiantes, y las medianas en el suino y el equino.

Histológicamente, la mucosa está formada por un epitelio, membrana basal la lámina propia, y muscular de la mucosa.

Epitelio.

El epitelio que recubre la superficie libre de la mucosa, es simple, de células columnares llamados epitelocitos encontrándose tres tipos de células: de absorción o enterocitos, exocrinocitos caliciformes y endocrinocitos gastrointestinales (argentafines).

Las células de absorción o enterocitos, son muy abundantes, cubre la mayor parte de la superficie intestinal. Son células columnares altas, su núcleo es oval, situado en la porción basal de las células. En su porción apical, se encuentra "el borde estriado" o borde en cepillo formado por microvellosidades, debajo de los cuales el citoplasma es claro y casi libre de organelos; al microscopio de luz polarizada, esta zona presenta birrefringencia, y hacia la periferia celular se observa la barra terminal.

Al microscopio electrónico, las microvellosidades se observan claramente; su parte externa está recubierta de un material filamentososo (glucocalix), que corresponde a mucopolisacáridos, muy abundantes en el intestino de los gatos, los cuales son extremadamente resistentes a la acción proteolítica y mucolítica de las enzimas intestinales.

Las microvellosidades de las células de absorción, contienen gran concentración de: fosfatasa alcalina, leucina aminopeptidasa ATP-asa y disacaridasas, lo que indica que las microvellosidades, además de llevar a cabo funciones absorptivas, realizan funciones metabólicas.

El núcleo de los enterocitos contiene un nucleolo evidente. El complejo golgiano es típico, consiste en láminas paralelas, pequeñas vesículas y algunas vacuolas; se sitúa sobre el núcleo. Las mitocondrias son alargadas, con número moderado de crestas, y están distribuidas por todo el citoplasma en forma regular. El retículo endoplásmico granuloso es abundante y presenta cisternas cortas y largas, que corren generalmente a lo largo de la célula cercanas a las mitocondrias, en el polo apical. Presentan también gran cantidad de ribosomas. El retículo endoplásmico liso consta de tubos cortos, ramificados y anastomosados; se encuentra repartido moderadamente en todo el citoplasma y es más abundante en la porción cercana a las vellosidades. Algunos túbulos se continúan con el retículo endoplásmico granuloso (REG). Contiene también microtúbulos, ribosomas libres y lisosomas; estos últimos contienen muchas vesículas pequeñas.

Por debajo de las microvellosidades, se encuentra una zona particularmente libre de organelos, llamada área terminal; contiene gran cantidad de microfilamentos orientados paralelamente a la superficie y algunos penetran a las microvellosidades; éstos pueden agruparse formando microtúbulos. En la base de las microvellosidades, se encuentran vesículas de pinocitosis, que se liberan en vesículas apicales.

La base de las células se une a una delgada membrana basal firmemente unida al tejido conjuntivo de la lámina propia.

Estas células son las responsables de la absorción de aminoácidos, ácidos grasos y monosacáridos, que son los productos finales de la digestión de los alimentos.

El borde estriado (microvellosidades) aumenta considerablemente la superficie de absorción, contiene ATPasa que puede estar asociada con el transporte activo de sustancias hacia la célula; además de otras enzimas como la invertasa, maltasa y varias peptidasas. A la altura de las microvellosidades, se localiza la fase final de la hidrólisis de glucidos y proteínas.

Poco se conoce acerca de la fisiología de la absorción de los lípidos; sin embargo, cuando éstos se administran en la alimentación, se observan algunas modificaciones en las células de absorción: el retículo endoplásmico se hace más prominente, ocupando la porción apical de las células; se reduce el tamaño de las cisternas del retículo endoplásmico granuloso (REG) se observan gotas de lípidos en túbulos y vesículas que se transforman en el retículo endoplásmico, y algunas veces se observan también lípidos en las cisternas del REG. Aumenta

también el tamaño del complejo golgiano, y en sus vesículas se encuentran gotas de lípidos similares a las observadas en el retículo endoplásmico. Las vesículas conteniendo lípidos aparecen fundidas en gotas más grandes y ocupan una porción marginal respecto a la célula. En los espacios intercelulares se encuentran también estas gotas de lípidos (quilomicrones) que parecen haber sido liberadas de las células después de unirse la vesícula a la membrana celular, y abrirse al espacio intercelular. De estas observaciones, se desprende una teoría acerca de la absorción de los triglicéridos (ver fisiología del intestino delgado).

Los exocrinocitos caliciformes, están irregularmente distribuidos entre las células de absorción, y muy raramente se encuentran formando grupos; deben su nombre a su forma de cáliz. Producen mucina (moco) y es por esto, que en las preparaciones teñidas por medio de los métodos habituales, aparecen como espacios claros. Estos son exocrinocitos caliciformes típicos: su ultraestructura es similar a las encontradas en el aparato respiratorio. El número de células es más abundante en la porción caudal del intestino delgado, que en la porción craneal. El moco que producen, tiene la finalidad de proteger a las células de la pared intestinal, de posibles efectos mecánicos e irritantes y de facilitar el tránsito del contenido luminal hasta el ano.

Los endocrinocitos gastrointestinales se encuentran ocasionalmente en el epitelio superficial, siendo más abundantes en las glándulas intestinales (o criptas de Lieberkühn). Son similares a las descritas en la mucosa gástrica. No se distinguen cuando la preparación está teñida por el método de hematoxilina-eosina (HE).

Glándulas intestinales (o de Lieberkühn)

El epitelio superficial, hacia la base de las vellosidades, penetra en la lámina propia para formar las glándulas intestinales, encontrándose la abertura de éstas cercana a su base.

Son glándulas tubulares simples, que se encuentran desde el pfloro hasta muy cerca del ano. Constan de los mismos elementos que el epitelio superficial; sin embargo, las células son más bajas. El borde en cepillo de las células de absorción, va desapareciendo progresivamente hacia el fondo de la glándula. Los exocriocitos caliciformes son más abundantes, pero más pequeños; los endocriocitos gastrointestinales son similares a éstos y se encuentran en el intestino delgado de todas las especies. También se les llama glándulas intestinales superficiales.

Se observan células en continua mitosis, independientemente de la fase de digestión, y tienen como finalidad, reponer las células que mueren o se eliminan. Se ha estimado que el epitelio intestinal se renueva completamente cada 2 a 3 días. Las células se renuevan en la base de las glándulas, y poco a poco van subiendo por ellas, hasta llegar a la posición más alta de las vellosidades, en donde son eliminadas. Los exocriocitos con gránulos acidófilos (células de Paneth) son las únicas que no se mueven.

Además de los 3 tipos celulares mencionados, existen en la cripta los exocriocitos con gránulos acidófilos (células granulosas de Paneth), en el fondo del saco de las glándulas antes mencionadas, a la altura del intestino delgado y del ciego. (Se han descrito en el hombre, rumiantes y equino).

Estas células son grandes, delgadas, de forma piramidal o columnar. Poseen un núcleo redondo u oval, que se tiñe pálidamente y en posición basal. En todo su citoplasma se encuentran gránulos de secreción, acidófilos de gran tamaño. Se supone que estas células producen las enzimas lisozima y peptidasa; sin embargo no contienen enzimas específicas de la digestión. La observación de estas células, se hace a base de procedimientos bioquímicos. No existen en el suino ni en los carnívoros (Trautmann y Fiebiger).

Estas células contienen también zinc, importante en la activación de la peptidasa, y un complejo mucoso de polisacáridos y proteínas.

Al microscopio electrónico, son evidentes, en posición supranuclear, gránulos de secreción con diferente densidad a los electrones. Hacia la superficie libre de la célula, la membrana que limita los gránulos se une a la membrana celular y se abre para dejar libre la secreción (secreción merócrina), tomando una apariencia similar a microvellosidades. El núcleo contiene poca cromatina y nucleolo aparente; el retículo endoplásmico granuloso es abundante, rodea completamente su núcleo y abarca la mayor parte de la porción apical de la célula. El complejo golgiano se encuentra sobre el núcleo, contiene vacuolas con un material similar al de los gránulos de secreción. Además, existen lisosomas y vesículas densas. Las otras estructuras celulares no se describen porque no presentan particularidades.

Esta glándulas intestinales son perpendiculares a la superficie, sobre la cual se abren. En los carnívoros, siguen un curso recto, en los equinos y bovinos, ligeramente sinuoso y en el suino y el ovino

llevan un curso muy sinuoso en la porción profunda. En lo referente a su cantidad, tienen su máxima concentración en los carnívoros, y la mínima la encontramos en el suino y equino.

Lámina propia

La lámina propia de la mucosa, ocupa los espacios que quedan libres dentro de las vellosidades y entre las glándulas intestinales. Esta formada por un tipo especial de tejido conjuntivo colágeno laxo, que recuerda al tejido linforeticular, cuyas fibras son afines a las impregnaciones argénticas. Entre las fibras, se encuentran células reticulares comparables a los elementos del estroma del tejido linfático. Algunas de estas células, se transforman en macrófagos, y se les puede encontrar conteniendo sustancias extrañas en su citoplasma. Este tejido contiene células de tejido linfoide en forma específica, como se verá posteriormente.

Hacia el centro de las vellosidades, en la lámina propia, corren en forma paralela a éstas, conductos linfáticos denominados conductos centrales o quilíferos; gracias a los cuales se absorben principalmente, las sustancias grasas contenidas en los alimentos.

Este tejido esta ricamente vascularizado, en virtud de que los nutrientes pasan por las células de absorción directamente al torrente sanguíneo. Esta lámina en algunas ocasiones contiene, además de los elementos ya mencionados, leucocitos, polimorfonucleares, eosinófilos, y miocitos no estriados orientados longitudinalmente (que por su contracción pueden reducir el tamaño de la vellosidad intestinal). Además se encuentran células plasmáticas, células cebadas, etc.

Muscular de la mucosa

Esta capa representa el punto de separación entre la mucosa y la submucosa. Algunas de sus fibras penetran en las vellosidades, acompañando al conducto linfático central, y al contraerse llevan el material absorbido por la mucosa a las capas más profundas.

Es una lámina muy delgada formada por bandas de miocitos no estriados y tejido conjuntivo que se encuentran interdigitados. Generalmente las células musculares se distribuyen en dos capas: se pueden observar entremezcladas. En la zona duodenal, es muy delgada, y en algunos puntos es poco aparente; esto se debe al paso de los conductos glandulares (de las glándulas que se encuentran en la submucosa). Suele interrumpirse también a la altura de los linfonodos.

b. Submucosa

La submucosa presenta diferencias en las tres porciones que forman el intestino delgado: duodeno, yeyuno e íleon. Se encuentra formada por tejido conjuntivo colágeno laxo con gran cantidad de fibras elásticas, y en ocasiones se encuentra tejido adiposo. En esta capa están situados: el plexo vascular submucoso (de Heller) y el plexo nervioso submucoso.

En el duodeno se encuentran además, las glándulas duodenales (o de Brunner). Se les denomina glándulas duodenales, debido a que en el hombre sólo se localizan en el duodeno; sin embargo, aunque en los animales domésticos solamente existen en la primera porción del intestino, desaparecen sin coincidir con los límites anatómicos del duodeno.

La submucosa del yeyuno es muy similar a la del ileon; tampoco existen glándulas en ella, y el tejido linfático es más escaso. Esta porción se caracteriza por tener gran cantidad pliegues circulares (válvulas de Kerckring) y vellosidades muy largas.

En la submucosa del ileon, los linfonodos son muy abundantes, aunque éstos existen también en las otras porciones en menor cantidad.

Las glándulas duodenales submucosas son glándulas túbulo-alveolares, ramificadas con tendencia a agruparse en el centro de pliegues circulares, dejando bastante espacio entre cada una de ellas. Su conducto se abre en la superficie del epitelio, entre las glándulas intestinales o dentro de ellas. Se distinguen de éstas por tomar una tinción más pálida. Su secreción es de tipo mucoso, en el hombre canino y rumiantes; de tipo seroso en el suino y equino; y mixto en el felino, similar a la de las glándulas cardiales de la mucosa gástrica. Estas glándulas se encuentran solamente en los mamíferos, y están formadas por un epitelio columnar simple.

Se ha mencionado que en las glándulas duodenales del equino y el suino, existen adenómeros de secreción serosa, y exocriocitos con gránulos acidófilos (EGA) (de Paneth) en las glándulas de los equinos.

En las glándulas duodenales (o de Brunner) la porción secretora se encuentra principalmente en la submucosa. Además de las secreciones mencionadas, también producen un material parecido al material producido por los exocriocitos con gránulos acidófilos (EGA) que se encuentran casi ausentes en el suino. Posiblemente, las glándulas

duodenales del suino reemplacen la secreción de amilasa y enteroquinasa, producido por los exocrinocitos con gránulos acidófilos en otros animales.

El origen de las enzimas no se conoce por completo. Se asume que pueden ser elaboradas por las células columnares, aunque los endocrinocitos gastrointestinales (argentafines) o los exocrinocitos producen bradiquinina, que influye sobre músculo liso de los vasos del tracto intestinal, de los bronquios y del útero, provocando su contracción.

No hay evidencia de que la mucosa secrete enzimas. La presencia de éstas en el lumen intestinal, se debe probablemente a la exfoliación de las células epiteliales y su subsecuente disolución.

La mayor parte de las enzimas intestinales, actúan intracelularmente. La hidrólisis ocurre después de su entrada a las células mucosas, y durante el transporte en células epiteliales. Los disacáridos y los di y tripéptidos, atraviesan las vellosidades.

Parece ser que sólo amilasa y enteroquinasa sean secretadas por las células intestinales.

Los exocrinocitos caliciformes producen una capa protectora de moco que cubre la mucosa intestinal.

Los linfocitos aislados, se encuentran a todo lo largo del intestino; son más numerosos y más grandes en la porción distal; es común encontrarlos en la mucosa, en la submucosa, o en ambas capas. Los de mayor tamaño, son observables a simple vista, y a la altura en

que se encuentran, la mucosa esta libre de vellosidades y de glándulas intestinales. La frecuencia de su aparición y tanto su forma como tamaño, varían según la especie de que se trate, y el grado de exposición a antígenos.

Los nódulos asociados, (o placas de Peyer), son estructuras formadas por un gran número de linfonodos, que a simple vista semejan "parches" oscuros en la mucosa, generalmente en el lado opuesto a la inserción del mesenterio. En los cortes histológicos, aparecen ocupando la mucosa y submucosa, y a menudo, los linfonodos están tan estrechamente unidos, que resulta difícil diferenciar uno de otro, a no ser por su centro germinal. El número de linfonodos que se encuentran en cada placa, varía considerablemente, al igual que su tamaño. En los lugares en los que el alimento pasa con mayor lentitud, como es a la altura de la válvula ileo-cecal, estas placas tienen gran tamaño.

En los animales jóvenes, los linfonodos agregados y los aislados, son más numerosos y mayores que en los adultos. En general, estas placas se encuentran en todo el intestino delgado, pero son más abundantes en el ileon. Las características histológicas de estas estructuras, son similares a las de los nódulos corticales del linfonodo.

c. Muscular

La capa muscular del intestino, está formada por miocitos no estriados, de dirección circular en su capa interna, y de dirección longitudinal en su capa externa. En los carnívoros, se encuentran además una capa de fibras oblicuas, muy delgada, y en contacto con la

submucosa; Entre las dos capas musculares, se encuentra el plexo nervioso, mio-entérico (o de Auerbach), que tiene comunicación neuronal con el plexo nervioso submucoso (o de Meissner); encargados de los movimientos peristálticos o vermiformes del intestino. En general, no presenta características particulares en las diferentes especies animales. El ileon se caracteriza por una lámina muscular muy gruesa; en todos los animales, excepto en los bovinos, en la que disminuye, en relación con las otras porciones del intestino delgado.

d. Serosa

La serosa no presenta particularidades, es en todo similar a la del estómago.

e. Irrigación

Las arterias llegan al intestino por el mesenterio, se distribuyen rápidamente por la serosa, y pasan a la capa intermuscular, en donde se ramifican para irrigar a la capa muscular mandando troncos arteriales hacia la submucosa, en donde forman el plexo submucoso, que no es sino una serie de divisiones y anastomosis, para dividirse nuevamente, mandando ramas de diferente longitud, unas a las glándulas intestinales y otras a las vellosidades. Las ramas que llegan a las vellosidades, siguen un trayecto recto hasta el vértice transformándose en capilares para formar el principio de la circulación venosa. En el hombre y en los roedores, en este punto se ve que la arteria, sin dividirse en capilares manda una rama gruesa a una vena y pequeñas ramas capilares. Los capilares generalmente sólo contienen sangre durante el período de la digestión. En los carnívoros, suino y equino, no existe esta disposición en la mucosa, pero sí en la

submucosa. Las ramas siguen un trayecto contrario a las arterias, formando también un plexo submucoso.

La circulación linfática, en general, presenta la característica del conducto quilífero, central a la vellosidad, y en ocasiones puede tener varios conductos, que toman las materias grasas de la absorción intestinal. En la base de la vellosidad se dividen para formar una red, y unirse con los linfáticos que vienen de las glándulas que ahí existen, además de los linfonodos agregados. Se reúnen en troncos más grandes, salen por el mesenterio y van a los linfonodos mesentéricos.

f. Inervación

Los nervios son fibras del simpático y del parasimpático, los cuales forman el plexo mioentérico (de Auerbach), y el plexo submucoso (de Meissner), provistos de ganglios microscópicos.

La observación de estos plexos nerviosos es más fácil haciendo uso de métodos de tinción especiales, como son las impregnaciones argentícas. Su función es la de dar motilidad al intestino, y favorecer también la absorción de las substancias alimenticias, además de controlar la cantidad de sangre circulante.

3. Fisiología

a. El jugo entérico

El jugo entérico es la secreción de las glándulas localizadas en la mucosa intestinal y el epitelio superficial del órgano. La secreción de las glándulas duodenales se denominan jugo duodenal. Como ya vimos existen dos tipos: las intestinales propiamente dichas (o de

Lieberkühn), y los duodenales (de Brunner). Las glándulas intestinales se encuentran a todo lo largo del intestino delgado y grueso. Los exocrinocitos caliciformes que van aumentando en número en sentido caudal, se encuentran asimismo en el epitelio superficial. Las glándulas duodenales comienzan en el píloro y se extienden hasta diferentes distancias dependiendo de la especie. Por esto la composición del jugo entérico varía a lo largo de las diversas regiones del conducto intestinal y en las diferentes especies. El canino presenta muy pocas glándulas duodenales y su secreción por lo tanto es casi exclusivamente de las glándulas intestinales. En el suino, por el contrario existen gran número de glándulas duodenales.

En general el jugo entérico es incoloro o amarillento, transparente, rico en mucina, y contiene además bacterias, leucocitos y detritus celulares. Además de lo anterior es rico en cloruros y bicarbonato de sodio, potasio, y calcio, enteroquinasa y enzimas.

Las enzimas presentes en el jugo gástrico tienen por finalidad la degradación de proteínas, grasas, y carbohidratos. En especial encontramos: maltasa, sacarasa, α -dextrinasa, aminopeptidasas, dipeptidasas, y en mamíferos lactantes, la lactasa. Estas enzimas estaban originalmente dentro de las células epiteliales, que al descamarse las liberan. La enteroquinasa, sin embargo es la excepción, esta se segrega en abundancia al llegar el jugo pancreático al duodeno.

A continuación una *lista* enumerando las enzimas con una pequeña explicación:

ENZIMAS UNIDAS A LA MEMBRANA DE LAS MICROVELLOSIDADES

Gamma-Amilasa	Maltasa I
	Maltasa II
Maltasa-Sacarasa . . .	Maltasa III
	Maltasa IV
Maltasa-Isomaltosa . .	Maltasa V

Trehalasa
 Lactasa I
 β -Glucosidasa
 Fosfatasa alcalina
 Aminopeptidasa
 Oligopeptidasa
 Enteroquinasa
 Esterasa carboxilica

GAMMA-AMILASA

Esta enzima libera glucosa. No presenta una activación por Cl^- que generalmente caracteriza a alfa-amilasa, y es mucho más estable a cambios de temperatura que esta última.

MALTASA II

Produce la hidrólisis de maltosa, liberando 2 moléculas de glucosa.

MALTASA III Y IV (Sacarasa)

Estas enzimas catalizan la hidrólisis de sacarosa. Se libera una molécula de glucosa y una de fructosa.

Maltasa III puede hidrolizar melixilosa y produce glucosa y furanosa.

MALTASA V (Isomaltosa)

Esta enzima cataliza la hidrólisis de isomaltosa, produciendo 2 glucosas, y también actúa sobre la palatinosa, liberando glucosa más fructosa.

Se ha aislado un complejo Sacarasa-Isomaltosa del intestino de

algunos mamíferos. Parece ser que este complejo tiene 2 centros activos independientes. Hidroliza sacarosa para formar glucosa y fructosa, y también actúa sobre el enlace alfa-1,6 de isomaltasa y produce 2 glucosas.

La actividad de la sacarasa y de la maltasa en todos los mamíferos excepto en el hombre, es casi nula al nacer, y va aumentando después del destete, conforme se ponen en contacto con los substratos.

LACTASA I

Se encuentra en la membrana de las microvellosidades. Tiene un pH óptimo de 6.0. Actúa sobre la lactosa, liberando una molécula de glucosa y una de galactosa.

Se han encontrado otras beta-galactosidas, pero son más solubles y su actividad de lactasa es menor, y tienen un pH óptimo que es ácido. Su actividad es lisosomal y no están relacionadas con la digestión o nivel de las microvellosidades (Lactasa III).

FOSFOLIPASA A.

Actúa igual que la fosfolipasa A del páncreas. Libera lisolecitina a partir de lecitina.

NUCLEASAS

Causa la hidrólisis de ácidos nucleicos, liberando oligo y mononucleótidos.

NUCLEOTIDASAS

Hidrolizan los nucleótidos, para formar nucleósidos más ortofosfatos.

NUCLEOSIDASAS

Estas enzimas catalizan la hidrólisis de los nucleósidos, liberando bases púricas o pirimidicas más ribosa o deoxirribosa. Las enzimas pueden ser de dos tipos, según sean hidrolíticas o fosforolíticas.

FOSFATASA

Esta enzima actúa sobre los nucleótidos y produce nucleósidos más ortofosfatos. Rompe el enlace Adenosina-5-P, pero no el Adenosina-3-P o 2-P.

LECITINASA

Causa la hidrólisis de Lecitina.

(ver lista de enzimas pg 155)

Regulación de la secreción de jugo entérico

La secreción de jugo entérico esta sometida a una regulación nerviosa y una humoral. En primer lugar existen estimulaciones mecánicas y químicas provocadas por el alimento que mantienen una secreción suficiente durante toda la digestión. En animales como el rumiante y el equino, en el que hay paso continuo de alimento se encuentran las glándulas en estado de secreción continua.

El nervio vago actua aumentando la secreción en especial a nivel duodenal. Los nervios simpáticos tienen el efecto contrario. Sin embargo los estímulos químicos son los mas importantes en la estimulación de la secreción. Estos proceden del quimo y actuan en la mucosa gástrica e intestinal. El jugo gástrico y el ácido clorhídrico como también, con menor importancia, productos de la digestión como serían

amino-ácidos, disacáridos, monosacáridos, y ácidos grasos, estimulan la secreción del jugo entérico.

También existen reflejos condicionados es decir que al ver u oler alimento el animal, provocan la secreción.

La acetilcolina induce la secreción del intestino delgado y colon, pareciendo ser que las criptas son el sitio de acción primario que esta relacionado con la respuesta secretora.

Existe sin embargo un polipéptido intestinal vaso activo (VIP) que es una hormona químicamente relacionada a glucagon y secretina, y que estimula la secreción intestinal; VIP reduce la absorción de sustancias en el intestino, a través de un efecto generalizado cardiovascular (produce vasoconstricción) y también, a través de un mecanismo que depende de la liberación de acetilcolina por el intestino.

Fisiología de la motilidad y digestión del intestino delgado.

Para poder absorber el alimento el organismo debe transformar lo. Este vive de proteínas, lípidos, carbohidratos, vitaminas, y elementos inorgánicos. Para transformar estos elementos a partículas absorbibles, el sistema gastro intestinal hace uso de varias funciones químicas y mecánicas. La acción mecánica se lleva a cabo por movimientos intestinales.

a) Motilidad del intestino delgado

Las contracciones rítmicas de la capa muscular de la pared intestinal tienen varias funciones; proveen el movimiento necesario para el paso del material a través del intestino, ponen en contacto la

ingesta con las secreciones digestivas, acercan el material a la membrana mucosa para que ésta lleve a cabo la absorción, mueven el alimento aboralmente y expelen las heces del recto, y finalmente asisten en el flujo linfático de los vasos de la pared intestinal.

Existen varios tipos de movimientos: segmentaciones rítmicas, movimientos pendulares, movimientos cortos propulsivos, movimientos peristálticos lentos, ondas con tono, contracciones tónicas circulares y ondas antiperistálticas. Estos movimientos sin embargo, pueden agruparse para efectos prácticos, en cuatro grupos principales:

- a) Contracciones segmentales: Son contracciones intermitentes de los músculos circulares y sirven para mezclar. También aumentan la resistencia al paso de alimento para permitir que haya mayor absorción.
- b) Contracciones pendulares: Son contracciones del músculo longitudinal y sirven también para mezclar el material. La estimulación parasimpática aumenta este tipo de contracciones.
- c) Movimientos cortos propulsivos: Es una onda de contracciones, que se mueve por pocos centímetros y con gran fuerza. Se cree que estos movimientos paran la onda peristáltica. Este movimiento actúa bajo reflejo parasimpático y local.
- d) Movimientos peristálticos: La onda peristáltica se describe como una constricción segmentaria que se mueve aboralmente. Estos movimientos son rítmicos y ocurren al mismo tiempo que las contracciones segmentarias. Son movimientos de propulsión que ayudan a movilizar el contenido intestinal.

El esfínter ileo-cecal se abre al paso de una onda propulsiva, proveniente del intestino delgado.

Existe también un reflejo gastro-ileal que produce un vaciamiento del quimo al ciego, antes de la entrada de quimo nuevo proveniente del estómago.

Los movimientos intestinales ocurren siempre en dirección aboral: o sea en dirección de la boca al ano. A veces ocurren movimientos antiperistálticos, pudiendo ser fisiológicos o patológicos.

f) Digestión intestinal

La hidrólisis es el principal mecanismo de la digestión. Los carbohidratos, grasas y proteínas están formados por uniones varias de sustancias más pequeñas, son reducidos al tamaño de las últimas mediante un sistema llamado hidrólisis, el cual rompe estos enlaces y permite la absorción y utilización de los alimentos (ver absorción).

La absorción de los productos de la digestión, ocurre casi por completo en el intestino delgado, aunque el estómago es capaz de absorber pequeñas cantidades de agua y ciertas sustancias como glucosa y alcohol, lo que no tiene mucha importancia desde el punto de vista nutricional.

Durante la absorción, las células de la mucosa intestinal realizan una serie de reacciones hidrolíticas y sintéticas que modifican el carácter del material absorbido.

El material que pasa del estómago al intestino, se conoce como quimo. Los nutrimentos que contiene el quimo, no están listos para

su absorción, por lo que el intestino continúa la digestión mecánica y química.

El quimo está constituido por agua, HCl, sales inorgánicas muy diversas, y de sustancias enzimáticas como pepsina del jugo gástrico proteasas, peptonas, almidón, dextrinas, maltosa, celulosa, y grasas emulsionadas, entre muchas otras sustancias.

Las enzimas y sustancias que ayudan en el intestino a la digestión, provienen de 3 fuentes principales: glándulas intestinales, páncreas e hígado.

Las glándulas duodenales e intestinales producen jugo entérico que contiene mucina, bicarbonato, enteroquinasa y otras enzimas que degradan proteínas, carbohidratos, y lípidos (estas proceden de las células de descamación epitelial). El jugo pancreático es producido por el páncreas y contiene principalmente tripsina y quimotripsina además de amilasas, lipasas, carboxipeptidasas etc. La bilis, es producida por el hígado y vertida al intestino después. Contiene ácidos biliares, pigmentos biliares, urea, colesterol y hierro.

Todas estas sustancias ayudan a la degradación de sustancias para que estas puedan ser absorbidas posteriormente.

b₁) Digestión de carbohidratos

Esta empieza en la boca con la masticación, en especial por la acción de la saliva que contiene ptialina, que hidroliza principalmente a los almidones y sólo tiene importancia en el suino. Al llegar al estómago se inhibe la acción de la ptialina por el pH ácido.

aquí, únicamente el ácido clorhídrico en muy poca cantidad hidroliza parte de los almidones. Es un hecho que la degradación principal de los azúcares se lleva a cabo en el intestino delgado, por la amilasa pancreática, y enzimas propias del intestino delgado, estas últimas son producidas por células epiteliales, y son: lactasa, sacarasa, maltasa e isomaltasa, que desdoblan los disacáridos: lactosa, sacarosa, maltosa e isomaltosa, respectivamente a los monosacáridos que las componen.

La degradación de carbohidratos se lleva a cabo en dos fases, un desdoblamiento intraluminal: por las enzimas del jugo entérico, pancreático y bilis; y una membranosa que llevan a cabo enzimas unidas a las microvellosidades. Las enzimas se encuentran en el borde apical, específicamente en el glucocalix de las células que revisten la luz del intestino, desdoblan los disacáridos cuando éstos entran en contacto con este borde. Las enzimas degradan grandes cantidades de polisacáridos y por lo tanto parte de los monosacáridos no se absorben inmediatamente, y esperan ser absorbidos en el espacio entre las microvellosidades.

Los monosacáridos digeridos son absorbidos inmediatamente hacia la sangre portal, principalmente en forma de glucosa, y otras pocas en galactosa y fructuosa. Aún no se conoce con exactitud como pasa la glucosa a través de la membrana celular pero se supone la existencia de un segundo transportador (aparte de la maltasa que introduce parte de la glucosa a la célula) que ayuda a transportar la glucosa sobrante de los espacios entre microvellosidades. Esto se lleva a cabo por transporte activo con flujo paralelo de sodio y por

lo tanto con gasto de energía, porque va en contra del gradiente de concentración. (ver absorción de glucosa).

Digestión de grasas

Las grasas encontradas más comunmente en la ingesta, son grasas neutras o triglicéridos (compuestos de un núcleo de glicerol con tres ácidos grasos). También hay pequeñas cantidades de fosfolípidos, colesterol, y ésteres de colesterol. En el estómago la lipasa gástrica degrada una pequeña cantidad de triglicéridos de cadena corta, sin embargo, esto no es de gran importancia. Casi toda la digestión de grasas ocurre en el intestino delgado, primero mediante los ácidos biliares que emulsifican las grasas (desintegran los glóbulos grandes de grasa a glóbulos menores), esto aumenta su superficie y permite que las enzimas digestivas hidrosolubles puedan actuar sobre la superficie de los mismos. La bilis contiene gran cantidad de ácidos o sales biliares (sobre todo en forma de sodio ionizado), que son sumamente importantes para la digestión de grasas. La función de las sales biliares es facilitar la división de gotas de grasa en el intestino delgado. Del jugo pancreático, es probable que la lipasa pancreática sea la más importante en la degradación de éstas. Además, la lipasa entérica, proporcionada en pequeñas cantidades por las células de descamación de las glándulas del intestino, también hidroliza las grasas. Los productos finales de esta hidrólisis son monoglicéridos, ácidos grasos y sales biliares, los cuales forman micelos. Los monoglicéridos de éstos difunden a través de la membrana plasmática y entran al retículo endoplásmico liso donde se reconstituyen a triglicéridos. Las sales biliares regresan al lumen a formar más

micelos. Cuando éstos han terminado su labor regresan, en un 90% al hígado para ser reutilizados.

b₃) Digestión de protefnas

Las protefnas provenientes de los alimentos están formadas por largas cadenas de aminoácidos unidas entre sí por enlaces péptídicos.

En el estómago la pepsina ayudada por el pH ácido entre 1 y 2 digiere parte de las protefnas de la alimentación. Esta ataca la colágena y forma proteosas, peptonas y polipéptidos grandes. En el intestino la digestión de protefnas se lleva a cabo en dos etapas una intraluminal por las enzimas del páncreas, y la otra llamada membrana, que ocurre en el epitelio, gracias a las aminopeptidasas y dipeptidasas de la mucosa intestinal. En la primera son atacados por las enzimas pancreáticas: tripsina, quimotripsina y carboxipeptidasa, que los hidrolizan y llevan a algunos hasta aminoácidos, pero la mayoría son transformados a polipéptidos pequeños o dipeptidos. Las células epiteliales del intestino secretan las mencionadas amino-polipeptidasa y dipeptidasas (peptidasas) que transforman los anteriores a aminoácidos, que son absorbidos posteriormente y llevados a la circulación portal.

IX Intestino Grueso .

El intestino grueso es un órgano tubular que se encuentra desde el íleon hasta el recto. Es saculado en su mayor parte, además de tener cintillas longitudinales. Tiene una posición bastante fija y está formado por el ciego, colon, recto y ano. En este lugar se

efectúa una acción bacteriana sobre el alimento, hay absorción de agua, vitaminas y electrolitos, secreción de moco y formación del bolo fecal.

Como características histológicas de diferenciación entre el intestino delgado y el grueso, debe mencionarse la ausencia en el intestino grueso de pliegues circulares y las vellosidades; las glándu las tubulares son muy compactas y con gran cantidad de exocrinocitos caliciformes. Hay ausencia de exocrinocitos con gránulos acidófilos y aumenta el número de linfonodos. También existe mayor cantidad de tejido adiposo en la submucosa, sobre todo en los animales cebados.

La función principal del intestino grueso, varía según la especie. En animales omnívoros y herbívoros que ingieren materiales como celulosa, el ciego y colon son sitios de fermentación microbiana, y se producen ácidos grasos que, como en el suino, sí pueden ser absor bidos. La fermentación microbiana, produce una serie de vitaminas que son absorbidas pasivamente, y hay evidencia de que se absorben algunos carbohidratos, minerales, electrolitos y ácidos grasos.

A. Ciego:

1. Anatomía

El ciego varía en tamaño en las diferentes especies, siendo en general pequeño pero se encuentra muy desarrollado en los equinos. Esto es porque lleva a cabo funciones muy importantes de fermentación del alimento gracias a la microflora presente.

Este órgano se encuentra en su mayor parte del lado derecho de la cavidad abdominal. Tienen forma de coma. En el equino, en el

que es un órgano muy voluminoso, mide más o menos un metro y tiene capacidad para 25-30 litros. Este órgano está formado de un cuerpo, una base y un vértice. El ciego va desde la zona iliaca y sublumbar del lado derecho hasta el piso del abdomen por atrás del cartilago xifoideo. Sus dos extremidades son ciegas. Tiene dos válvulas: la ileocecal y la ceco-célica, que están colocadas cerca de su curvatura concava. El ciego tiene también cintas (tendinosas) longitudinales que se encuentran en todas sus caras, y dan lugar a cuatro saculaciones.

En el canino, felino y suino, el ciego es mucho más pequeño.

2. Histología

Sus características histológicas son similares a las del intestino delgado, con excepción de la ausencia de vellosidades y la gran cantidad de tejido linfoide, el cual se distribuye conforme a la especie.

En el canino, suino y ruminantes, son abundantes los linfonodos en la abertura ileocecal; en el equino y felino, cerca y en el fondo del saco. En el suino y equino, la capa muscular externa contiene numerosas bandas de fibras elásticas asociadas a los miocitos no estriados, distribuidos longitudinalmente. La longitud más corta de estas bandas, en relación al resto del ciego produce las saculaciones llamadas haustros.

B. Colon

1. Anatomía

Esta es la segunda parte del intestino grueso, y está dividida en dos partes: colon mayor (que es fijo), y colon menor que es flotante.

El colon fijo tiene una forma diferente en cada especie:

En el equino tiene cuatro porciones y tres flexiones. Empieza en el orificio ceco-cólico y termina atrás del saco ciego del estómago, uniéndose al colon menor. Consta de dos porciones paralelas que estan unidas, a las cuales separa únicamente una porción de peritoneo. La primera porción se denomina colon ventral, derecho. Empieza sobre la curvatura menor del ciego ventralmente a la última costilla siguiendo hacia enfrente y hacia arriba, bajando hacia adelante hasta el xifoides donde forma la flexura esternal. De aqui sigue como colon ventral izquierdo dirigiendose hacia atras sobre el suelo del abdomen hasta la pelvis donde dobla fuertemente, formando la flexura pélvica. Sigue hacia adelante otra vez como colon dorsal izquierdo hasta alcanzar el estómago por encima de éste y forma la flexura diafragmática, camina hacia atrás como colon dorsal derecho por encima de la primera porción hasta llegar al recto. El diámetro cambia un poco según la porción.

En el suino son dos porciones únicamente, una ascendente y otra descendente y tiene forma de espirales dobles muy juntas, en relación con el suelo del abdomen. El estómago e hígado se encuentran cranealmente. El intestino delgado es caudal y al dejar el laberinto se dirige hacia adelante hasta el páncreas y luego hacia atrás hasta el recto.

En el canino tiene tres porciones, una ascendente, una transversal y una descendente. La porción derecha, la primera, es muy corta va adelante hasta el píloro donde da vuelta a la izquierda, pasa

por el plano medio, (esta es la porción transversa), vuelve a virar hacia atrás por la región sublumbar y llega hasta el recto. No presenta saculaciones, y su diámetro es aproximadamente igual en toda su extensión.

En el bovino el colon tiene forma elíptica y está organizado en dobles asas entre las capas del mesenterio. Al principio de su forma elíptica se encuentra del lado derecho y hacia atrás de la última costilla. Cranealmente está en contacto con el abomaso y el omaso, dorsalmente con el colon, ventralmente se encuentra el intestino delgado y caudalmente está el ileon.

2. Histología

La mucosa del colon es proporcionalmente más gruesa que las demás porciones de intestino, principalmente porque las glándulas tubulares simples del epitelio están muy desarrolladas, y existe un marcado incremento de exocriocitos caliciformes.

No presenta vellosidades, apareciendo liso en su superficie. En ocasiones las glándulas penetran hasta la submucosa.

La submucosa presenta abundante tejido linfoide, el cual interrumpe en algunas porciones a la muscular de la mucosa.

En el canino y el equino, la capa muscular se encuentra asociada a muchas fibras elásticas, formando el "taenia coli"; en el equino son tan abundantes las fibras elásticas, que son más aparentes que el músculo liso.

C. Fisiología del intestino grueso

Existen diferencias substanciales tanto anatómicas (como ya se vio) como fisiológicas entre el intestino grueso de carnívoros y el de herbívoros. Los omnívoros están capacitados para comportarse como unos u otros, según la alimentación que éstos reciban.

En los carnívoros, a la digestión estomacal e intestinal sólo escapa una pequeña cantidad de alimento sin degradar llegando intacta al intestino grueso. En esta porción del intestino se terminan los procesos digestivos y la absorción de los productos degradados ahí mismo. Se espesa el contenido por la reabsorción de agua, y finalmente se forman las heces.

El intestino grueso también produce un jugo, que esta compuesto de una mezcla de la producción de sus glándulas, es fluida y consta principalmente de mucina. Además se encuentran en él células de las capas (que proporcionan algunas enzimas) y leucocitos. Junto con esto se debe contar con la presencia de bacterias, cuya actividad es importante en la síntesis de vitaminas y en las hidrogenaciones. El medio anaerobio y alcalino propicia la proliferación rápida de gérmenes.

La flora del intestino grueso es muy heterogénea y varía en las diversas zonas. Son gérmenes facultativos que se modifican en función de los alimentos ingeridos.

Los principales fenómenos de degradación que llevan a cabo las bacterias son el desdoblamiento de proteínas, la fermentación de carbohidratos, y la degradación de celulosa.

La degradación proteolítica se lleva a cabo sobre lo poco que escapa a la digestión anterior, sobre los microorganismos mismos, sobre las células descamadas y sobre las propias secreciones digestivas. Los productos finales de esta degradación son: aminoácidos, ácidos grasos volátiles, indol, escatol, fenol, cresol, aminas (histamina, tiramina, diaminas), y diversos gases.

Estas sustancias, o bien son sometidas a nuevas transformaciones, o son absorbidas, o son eliminadas en las heces.

En el equino, suino y rumiantes el ciego juega un papel mucho más importante que en los carnívoros. El intestino grueso, en estos casos sirve para degradar la celulosa. En los rumiantes este fenómeno se ha llevado a cabo ya en los preestómagos; en los herbívoros monogástricos como el equino, el intestino grueso, y principalmente el ciego, sirve como gran cámara de fermentación en la que la celulosa es descompuesta, por efecto bacteriano. Por esta razón constituye un órgano muy importante para la digestión en estos animales. En menor grado también se degradan materiales proteicos y se forman proteínas microbianas.

Los productos producidos se absorben relativamente bien. También es importante la síntesis bacteriana de vitaminas del grupo B y vitamina K que son parcialmente absorbidas en estos herbívoros monogástricos.

Los carbohidratos que no fueron digeridos en el estómago e intestino delgado en los equinos, son degradados en el ciego. Estos animales tienen para esto, una flora intestinal consistente de cierto

número de estreptococos anaerobios específicos de la especie que fermentan diversos azúcares hasta ácido láctico. También el equino está bien equipado para degradar la celulosa. Puede degradar aproximadamente dos terceras partes de lo que degradan los rumiantes. Los carbohidratos liberados de la celulosa y los no digeridos en intestino delgado son fermentados posteriormente en ciego y colon por las bacterias. Los productos finales de esta fermentación son, como en los rumiantes, ácido acético (64%), ácido propiónico (19%) y ácido butírico (14%). Estos ácidos pueden ser absorbidos porque al igual que en los rumiantes, la mucosa del ciego y colon dispone de la capacidad correspondiente.

El suino también degrada el almidón gracias al *Clostridium butyricum* presente en su intestino grueso. El almidón se degrada a maltasa y maltotriosa, que son transformados posteriormente a glucosa, la cual es metabolizada hasta ácidos grasos volátiles.

Los ácidos grasos volátiles son absorbidos a lo largo de todo el intestino grueso, pero principalmente en ciego y colon.

Aproximadamente del 15-28% de las necesidades de mantenimiento de un suino, pueden cubrirse mediante éstos ácidos grasos volátiles.

En los equinos, en el ciego y colon se desdoblan proteínas con formación de aminoácidos y amoníaco. Se ha observado que la urea mejora la retención de nitrógeno. Esto sucede gracias a la síntesis proteica, en el intestino grueso, de la microflora.

D. El agua y los electrolitos

El agua es sumamente importante para lubricar el paso del material a través del intestino. Sin embargo, la mayor parte de ésta es reabsorbida, al paso del quimo por el intestino.

A la altura del ileon todavía es fluida la consistencia pero a medida que se acerca a la porción final del colon, va espesando progresivamente gracias a la sustracción del agua. Así comienza la formación de las heces.

Electrolitos

El sodio segregado por el intestino delgado es absorbido de manera muy efectiva en el intestino grueso, especialmente en rumiantes. El potasio, que es abundante en los piensos, es también absorbido eficientemente. El cloruro se absorbe, pero en intestino delgado principalmente, y muy poco se expulsa con las heces. El fosfato, que viene principalmente de la saliva, se reabsorbe en gran parte en el yeyuno.

E. Recto y Ano

1. Anatomía

El recto es la continuación del colon menor que se encuentra aún en la cavidad pélvica. Su posición puede ser recta u oblicua casi en la línea media. Según el caso se relaciona ventralmente con la vejiga o el útero, o los conductos deferentes, vesículas seminales, próstata, glándulas bulbo-uretrales, y la urétra. Lateralmente se relaciona con la pelvis y porciones del colon mayor. Este órgano es sostenido en su lugar por el mesorecto.

El ano es la última porción del tracto digestivo. Es ventral al coxis. Por fuera esta desprovisto de pelo y tiene gran número de glándulas sebáceas y sudoríparas. Consiste de dos esfínteres, uno interno y uno externo. El esfínter interno es la terminación de la capa muscular circular interna del intestino. El esfínter externo consta de miocitos esqueléticos, los cuales cierran el ano. El ano tiene también un músculo retractor, y se encuentra entre la espina ciática, y la parte inferior del esfínter externo del ano. Este músculo detiene el ano evitando su prolapso a la hora de la defecación. También lo sostiene un ligamento, el suspensorio del ano.

Ambos órganos están irrigados por las arterias pudéndas internas y la circulación venosa la proporciona la vena del mismo nombre. La inervación es dada por el nervio pudendo.

2. Histología

El recto tiene esencialmente la misma estructura que el colon. La mucosa rectal presenta glándulas intestinales, con más células mucosas que en el colon. En la unión entre el recto y ano el epitelio cambia a escamoso estratificado. Músculo no estriado forma las dos capas musculares rectales, y al final forman el esfínter anal interno. Al final del recto hay dos capas bien definidas de miocitos esqueléticos que rodean el esfínter anal interno formando el esfínter anal externo.

3. Fisiología

La heces:

Después de su paso por el intestino grueso el contenido

intestinal o quimo es acumulado en la región distal de éste órgano y se le llama excremento o heces. Estas son eliminadas por expulsión mediante la defecación.

Las heces están formadas de restos de la alimentación, pero también importantemente de sustancias que fueron vertidas a lo largo del intestino por el resto del organismo. Contienen fibras no digeribles (como la fibra bruta), sustancias digeribles pero no digeridas (celulosa, huesos, tendones, etc.) y materias digeridas pero no absorbidas (ácidos grasos, jabones, aminoácidos, etc.). Contiene también productos de excreción y secreción de las glándulas anexas (compuestos biliares, moco, minerales, enzimas, etc.) así como bacterias y productos formados por ellas como indol, escatol (que da el olor al excremento), fenol, ácidos grasos volátiles y gases.

En el carnívoro, debido a su aprovechamiento casi total del alimento, se forman heces con contenido preponderantemente bacteriano y de productos de excreción. Las heces de herbívoros, y en menor proporción de omnívoros contienen residuos alimenticios no digeridos, como gran porción de fibra bruta.

El olor en los carnívoros se debe al escatol principalmente, pero también al indol, mercaptan, y algunos gases, además del amoníaco. El color en las diferentes especies es debido a la estercobilina y biliverdina.

El contenido de agua de las heces depende de la naturaleza de los alimentos, la cantidad de líquidos bebidos y la permanencia del alimento en el tracto digestivo.

La cantidad de heces depende sobre todo de la cuantía de pienso ingerido, y su riqueza en celulosa. Por este motivo es mucho más voluminoso el excremento de los herbívoros que el de los carnívoros.

Motilidad del intestino grueso:

Los movimientos del intestino grueso son esencialmente iguales a los del delgado. Ocurre a veces un antiperistaltismo que ayuda a prolongar la permanencia del contenido intestinal en determinadas regiones del intestino. Esto ayuda a la mejor absorción de agua se ha observado en caninos, felinos y caprinos.

Eliminación de las heces:

La eliminación de las heces es un acto reflejo complicado. Como se dijo, el canal rectal sirve principalmente como reservorio, colectando y almacenando material fecal. El recto tiene receptores que son sensibles a cambios intraluminales como presión, pero no dolor ni tacto. El canal anal sí tiene receptores que responden a la presión, temperatura, tacto y dolor.

El nervio pudendo es el responsable de la actividad nerviosa de este sitio. El recibimiento, almacenaje y defecación de contenido rectal es controlado por un mecanismo reflejo en el recto, y puede ser modificado por control voluntario, vía el esfínter anal externo. A medida que el recto recibe contenido, se extiende, esto inicia el mecanismo de defecación estimulando los receptores, control consciente puede ejercerse sobre el esfínter externo, inhibiendo o facilitando la defecación.

El canal anal está cerrado normalmente por contracción tónica de los músculos.

X. Páncreas

A. Anatomía

El páncreas es una glándula rosagrisásea lobulada. Se encuentra junto al estómago y dentro del asa duodenal. En el equino el páncreas está situado transversalmente en la pared dorsal del abdomen, en su mayor parte a la derecha de la línea media. Sus lóbulos son de consistencia blanda y están laxamente unidos. En el canino el páncreas tiene forma de V, constando de dos ramas largas, y su disposición es muy parecida a la del equino. En el equino y bovino pesa aproximadamente 350 gramos. Tiene dos caras, tres bordes y tres ángulos.

La cara dorsal está dirigida hacia arriba y adelante y se encuentra relacionada con la cara ventral del riñón del lado derecho. La cara ventral está dirigida hacia abajo y hacia atrás, y tiene forma cóncava, a su derecha se encuentra el ciego y junto el colon. El borde derecho se relaciona con el duodeno, el izquierdo también con el duodeno además del estómago y los vasos esplénicos. El borde caudal se relaciona con la vena porta. El ángulo craneal es la porción más ventral de la glándula, se relaciona con el hígado (lóbulo derecho) por aquí sale el conducto pancreático.

El ángulo izquierdo se encuentra entre el estómago, el ciego, y el riñón izquierdo. El ángulo derecho está debajo del riñón derecho.

El páncreas se mantiene en posición gracias a los ligamentos gastrofrénico y suspensorio del bazo.

La glándula se une al duodeno mediante un conducto pancreático. Este conducto puede o no, estar unido al conducto biliar del hígado. En los equinos son dos conductos y terminan en el intestino en una estructura llamada divertículo duodenal o ampulla hepatopancreática. En los caprinos y ovinos, los conductos pancreático y biliar están unidos en su terminación. En rumiantes y suinos se encuentran separados. En caninos y felinos existen generalmente dos conductos pancreáticos, siendo el posterior más grande que el anterior. El conducto anterior generalmente se une al conducto biliar. Estos ductos están separados dos o tres centímetros.

Macroscópicamente, el páncreas es un órgano rosáceo, cubierto por una cápsula muy delgada, tanto que es posible observar a través de ella su estructura lobulada, especialmente con la ayuda de una lupa.

La mayor parte de la irrigación del páncreas viene de ramas pancreáticas de las arterias pancreático-duodenales craneal y caudal. La extremidad izquierda del páncreas está irrigada por una rama de la arteria esplénica. El drenaje venoso se lleva a cabo por la vena pancreático-duodenal que desemboca en la vena mesentérica craneal, ayudan en esto además dos venas que desembocan en la vena esplénica. Los vasos linfáticos drenan a los linfonodos duodenales, hepáticos, esplénicos y mesentéricos.

El vago y el nervio esplénico dan la inervación parasimpática y simpática respectivamente. Las fibras parasimpáticas inervan vasos sanguíneos y controlan la circulación. El vago entra siguiendo la rama esplénica de la arteria celiaca. Las fibras simpáticas postganglionares se derivan del plexo celiaco y mesentérico craneal.

Estos siguen a las ramas pancreáticas de la arteria pancreático-duodenal.

B. Histología (ver figura 13-B)

El páncreas está formado por dos estructuras diferentes funcional y morfológicamente: una parte produce enzimas que actúan en el intestino para la digestión de los alimentos, y que se denomina páncreas exócrino; la otra porción, productora de hormonas, que intervienen en el metabolismo de los glúcidos, localizada entre las células de la primera porción y que se le denomina páncreas endócrino (o Islotes de Langerhans). Es por esto que el páncreas pertenece al grupo de las glándulas anficrinas.

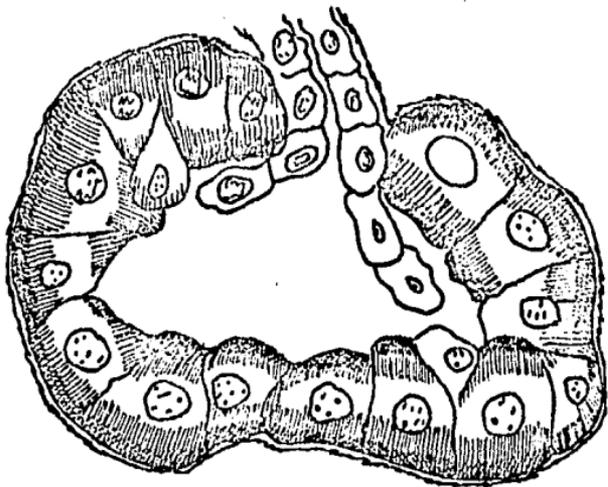
La arquitectura y estructura del páncreas exócrino es muy similar a la de la glándula parótida, y en general a las glándulas salivales mayores. Es una glándula túbuloacinar ramificada, formada por el estroma y el paréquima.

1. Estroma.- El estroma está formado por una cápsula de tejido conjuntivo muy delgada, cubierta por la serosa peritoneal. De esta cápsula, parten bandas del mismo tejido, a manera de trabéculas, las cuales van a subdividir al órgano en lóbulos (llamados lóbulos pancreáticos) además de dejar paso al paquete vascular nervioso y a los conductos de salida de las enzimas que produce. De este tejido, que en general es muy escaso y delicado, parten al interior de los lóbulos, fibras de reticulina y de colágena para rodear a los acinis glandulares formando lobulillos y permitiendo su irrigación; adopta este tejido una disposición diferente en los islotes.

Figura 13-A



Figura 13-B



Acin glandular de Páncreas

Metabolismo del
Pigmento biliar

Modificado de Strombeck
1979

2. Parénquima. El parénquima está formado en la porción exócrina por: acinis y conductos glandulares, y en la porción endócrina, por las células de los islotes llamados endocrinocitos pancreáticos.

Porción exócrina.

Acinis glandulares. En cada lobulillo, existen una gran cantidad de acinis, de forma redondeada u ovoide, integrados por un epitelio simple de células piramidales, cuyo vértice converge hacia el lumen. Las células se encuentran sostenidas en una membrana basal de fibras reticulares muy finas. El tamaño de las células, varía en relación al estado funcional, siendo pequeñas inmediatamente después de liberar la secreción, y altas antes de hacerlo.

Las células acinares poseen un núcleo esférico, de cromatina poco concentrada, grande, situado en posición cercana a la membrana basal. En el citoplasma, en posición apical, se encuentran una gran cantidad de gránulos de zimógeno; entre estos gránulos y el núcleo, se encuentra un complejo golgiano muy desarrollado. En el polo basal, intensamente basófilo por la presencia del REG bien desarrollado, contiene también invaginaciones de la membrana plasmática y gran cantidad de mitocondrias de tipo filamentosas. El resto del citoplasma presenta similitud con las glándulas salivales. Entre dos células productoras de enzimas, existen pequeños conductillos de secreción.

Al microscopio electrónico se observa la membrana nuclear que contiene gran cantidad de poros y se continúa con el REG.

Se encuentran también ribosomas libres. Las mitocondrias se localizan principalmente en la porción basal, con muchas crestas y algunos gránulos densos en la matriz. El complejo golgiano se localiza sobre el núcleo; contiene vesículas pequeñas y grandes con un contenido modestamente denso, que representa un estadio parcial de formación de gránulos de zimógeno. Estos gránulos de zimógeno son abundantes en la porción apical, formados por un material denso rodeado por la membrana; algunos gránulos se funden entre sí, y se liberan con la membrana plasmática. Se observan microvellosidades en la superficie apical. También se observan lisosomas, corpúsculos multivesiculares y el centriolo.

Células centro acinares. En el centro del acini, se encuentran unas células que se reconocen por su núcleo oval, de cromatina concentrada, su citoplasma ligeramente acidófilo y su localización dentro del acin. Estas células forman un epitelio simple de células planas. Por la presencia de estas células que no se encuentran en las glándulas salivales, resulta clara la diferenciación entre éstos dos.

Conductos intercalares o excretores. Progresivamente, las células centroacinares se continúan con un epitelio simple de células cúbicas, pequeñas, que forman un conducto delgado (conducto intercalar o intralobular). rodeado también por una delgada membrana basal. Después de un corto trayecto, se une con conductos similares y abandonan el lobulillo para formar el conducto intralobular. Tal vez es tos conductos permitan el paso de agua, de la sangre a ellos, diluyendo ligeramente la secreción.

Conducto interlobular. Este conducto esta formado por la convergencia de un grupo de conductos interlobulares. Posee un epitelio de células cilíndricas, y hacia la porción terminal se intercala con exocriocitos caliciformes, sobre todo a la altura en donde se reune con los similares que vienen de otros lobulillos. Su localización es a la altura de las trabéculas. De la reunión de muchos de estos conductos, se forma un conducto que abandona el órgano, denominado conducto pancreático, que se dirige al duodeno, reuniéndose con él en el ámpula duodenal o hepatopancreática según el caso. Ocasionalmente, se forman dos conductos, denominándosele al segundo, conducto pancreático accesorio, (de Santorini) el cual es más delgado que el primero. En el canino el conducto accesorio es el más grande. En ovinos y caprinos, sólo hay un conducto. En el equino se encuentran los 2 conductos y el suino puede tener 1 o 2 conductos, lo mismo que el felino. La secreción del páncreas exócrino es clara, fluida, con gran cantidad de bicarbonato y enzimas. Las enzimas son elaboradas por las células acinares, y el agua y bicarbonato son agregados por las células de los conductos excretorios.

3. Irrigación del Páncreas

La irrigación es muy similar a la de las glándulas salivales; penetran los vasos por el hilio a la altura de los conductos pancreático y pancreático accesorio (de Wirsung y S. Santorini) y se distribuyen por las trabéculas, liberando arteriolas y capilares hacia los lobulillos terminando cerca de los acinis o dando ramas hacia los islotes, en donde semejan plexos capilares. Las venas siguen un curso contrario sin ninguna particularidad, al igual que los conductos lin-

fáticos que se originan en los lobulillos, muy cerca de las trabéculas; no se observan linfocitos en los islotes.

4. Inervación

Los nervios, en su mayor parte son fibras amielínicas del plexo celiaco, que se distribuyen paralelamente a las arterias y venas, terminando cerca de los acinis. También se encuentran fibras mielínicas del nervio neumogástrico. En el tejido conjuntivo interlobular, se han encontrado ganglios nerviosos microscópicos del simpático. Se describen también y particularmente en el páncreas del felino y del canino, terminaciones nerviosas encapsuladas (de Vater Pacini). En los islotes penetran fibras del plexo celiaco acompañando a los capilares, y las fibras del neumogástrico no se relacionan con los vasos; ocasionalmente, terminan en las células.

C. Fisiología

El páncreas cumple dos funciones importantes, una digestiva y una hormonal. Esto lo lleva a cabo mediante secreciones exócrinas y endócrinas. Para cumplir estas funciones presenta dos tipos de tejidos: los acinis que producen y secretan jugos digestivos al duodeno (la función exócrina) y los islotes pancreáticos (de Langerhans) que no tienen modo de vaciar su producción si no al torrente sanguíneo y por lo tanto esta secreción es endócrina. Esta segunda consiste de insulina y glucagon.

En este caso sólo veremos con profundidad lo referente a la producción pancreática de enzimas que son las importantes en la digestión.

El jugo pancreático, es el producto de las células de la porción túbulo-alveolar de los acinis glandulares pancreáticos, que es vertido al intestino delgado por el conducto pancreático. Existiendo como ya se dijo algunas diferencias entre especies.

Propiedades, cantidad y composición del jugo pancreático.

El jugo pancreático es un líquido alcalino, incoloro, transparente y algo viscoso. Está compuesto de sustancias orgánicas e inorgánicas. Las sustancias inorgánicas son bicarbonato de sodio, carbonato sódico, cloruro de sodio en bajas concentraciones, y otros electrolitos como sodio, potasio, calcio, cloro, etc.

Contiene grandes cantidades de bicarbonato sódico, para poder contrarrestar el pH ácido del quimo, y así proporcionar el pH adecuado para las enzimas que contiene. En el canino su pH es de 7.1 a 8.2, en el bovino de 7.6 a 8.4 y en el ovino de 8.12 a 8.33.

Está bien establecido que la concentración del cloro (Cl^-) y bicarbonato (HCO_3^-) en el jugo pancreático, varía en una manera recíproca, de tal manera que la suma de los dos expresada en miliequivalentes, es constante y casi idéntica a la concentración total de cationes del plasma. Conforme al HCO_3^- aumenta, el Cl^- disminuye.

El HCO_3^- es producido por las células centroacinares y por el epitelio del ducto intralobular. Estas células contienen anhidrasa carbónica que produce HCO_3^- en la célula, a través de una reacción entre CO_2 y H_2O : los componentes orgánicos más importantes son las enzimas digestivas. Existen por lo menos tres importantes con actividad proteolítica: tripsinógeno, quimotripsinógeno y una carboxipeptidasa.

Estas enzimas componen aproximadamente el 75% de las presentes en el jugo pancreático.

Otras enzimas presentes son una lipasa para la degradación de grasas y una amilasa para transformar el almidón y el glucógeno. Existen otras también de menor importancia.

Existen diferencias entre especies, pero a continuación se describen los contenidos del jugo pancreático de manera general:

CUADRO N° 3

COMPOSICION DEL JUGO PANCREATICO

pH	7.4 - 8.5	lipasa: 650 - 2400 (ml/kg/día)
Na+	148 meq/lit de agua promedio	amilasa: 48 - 540 (ml/kg/día)
K+	4 meq/lit de agua promedio	proteasas: 28,000-200,000 (ml/kg/día)
Ca++	6 meq/lit de agua promedio	líquido: 9.5 - 67 (ml/kg/día)
Cl-	80 - 126 meq/lit	
HCO_3^-	15 - 148 meq/lit	

Contiene 98% de agua.

Las enzimas

Las enzimas proeolíticas se secretan como zimógenos o proenzimas que requieren de una activación. El tripsinógeno, al llegar al intestino es activado por la enteroquinasa que es una enzima producida por la mucosa duodenal. Esta tripsina activada actúa de forma catalítica activando al tripsinógeno restante. También la tripsina ya activada actúa sobre el quimotripsinógeno formando quimiotripsina, y sobre la procarboxipeptidasa produciendo su forma activa: carboxipeptidasa. La activación de la tripsina es esencial para el buen funcionamiento de la digestión. Entre las principales proenzimas proteolíticas del jugo pancreático se encuentran:

1. Tripsinógeno. El tripsinógeno además de ser activado como mencionamos arriba cambia espontáneamente a tripsina cuando se encuentra en solución, pero el cambio es acelerado por la presencia de ácidos, sulfato de Mg, cloruro de calcio, ciertas quinazinas, y al ponerse en contacto con la mucosa intestinal, su pH óptimo es de 7.5 a 8.5.

La tripsina, la enzima activa, es una endoproteasa que actúa preferentemente sobre los grupos carboxílicos de arginina y lisina. La tripsina no contiene grupo prostético y no requiere de un cofactor para poder actuar.

La acción de la tripsina es limitada por un inhibidor específico de tripsina, que se segrega en el intestino delgado. Se une a la tripsina e impide la activación prematura de ésta.

Se cree que esta enzima es reabsorbida del lumen intestinal y llevada, por medio del sistema entero-hepático, de regreso al páncreas para ser reutilizado.

2. Quimotripsinogeno. Esta proenzima es convertida a quimotripsina por la acción de la tripsina como ya se dijo. El quimotripsinógeno consiste de una simple cadena peptídica entrecruzada por 5 puentes de disulfuro. La hidrólisis producida por tripsina, produce quimotripsina.

La forma activa de quimotripsina es una endoproteasa que actúa preferentemente en enlaces peptídicos cuyo grupo carbonilo pretenezca a fenilalanina y tirosina.

Su acción sobre las protefnas, produce péptidos menores y algunos aminoácidos.

3. Procarboxipeptidasas: Existen dos, y se denominan A y B

Procarboxipeptidasa A. Esta proenzima es activada por la tripsina y convertida en carboxipeptidasa A. Es una enzima que contiene Zn^{++} y en cuyo sitio se encuentra el arg-145. La carboxipeptidasa A es una enzima que actúa como una carboxiexopeptidasa, separando uno por uno los aminoácidos de una protefna o péptido, que contenga un grupo carboxilo terminal. Produce, con su acción péptidos y aminoácidos libres.

Procarboxipeptidasa B. La procarboxipeptidasa B también es activada por tripsina y convertida en carboxipeptidasa B. Esta es una carboxiexopeptidasa que actúa sobre arginina y lisina, en la porción carboxilica terminal.

4. Existen otras enzimas menos importantes como: la elastasa, la elastomucasa, la elastolipoproteinasa, la colagenasa, y la proelipasa y la proelastasa.

Proelastasa. Esta proenzima es convertida a elastasa activa por acción de la tripsina.

La acción de elastasa es sobre residuos neutros alifáticos en la porción amino terminal. Es muy activa hidrolizando elastina.

Elastomucasa y elastolipoproteínasa. El páncreas secreta enzimas con actividad mucolítica que están asociadas a la elastasa. Actúan rompiendo los enlaces de carbohidratos y lípidos del tejido elástico.

Colagenasa. Esta enzima hidroliza el enlace entre glicina y prolina, que es frecuente en la colágena. La colagenasa no ataca otras proteínas como caseína, hemoglobina o fibrina.

Enzimas lipolíticas

El jugo pancreático contiene una lipasa llamada lipasa pancreática cuya proenzima es la prolipasa.

Prolipasa. Esta proenzima se convierte en lipasa activa en el lumen intestinal, por la acción de sales biliares y por un pH ligeramente alcalino. Esta enzima requiere para su acción, que las grasas estén emulsificadas, lo cual se logra a través de las sales biliares. Es una enzima sumamente activa y actúa en la hidrólisis de los ésteres de triglicéridos formando glicéridos y monoglicéridos, y posteriormente, ácidos grasos y glicerina. La hidrólisis ocurre principalmente en la posición 1 y 3.

Enzimas aminolíticas del jugo pancreático

Alfa-Amilasa. La amilasa pancreática hidroliza el almidón, por un ataque múltiple en cada 2 a 6 enlaces adyacentes en el polímero. La alfa-amilasa puede digerir los granos de almidón intactos, y no requiere que éste sea desdoblado por cocimiento.

La maltosa y la maltoriosa, son esencialmente resistentes a alfa-amilasa; éstos y otros oligosacáridos son los productos de la digestión de almidón por la amilasa pancreática.

La acción de la alfa-amilasa sobre la amilopectina y el glucógeno, produce maltosa, maltoriosa y glicosacáridos ramificados. La alfa-amilasa requiere de Ca^{++} y tiene un pH óptimo de 7.1.

Control de la secreción pancreática

El páncreas está bajo control nervioso y humoral. Está innervado por fibras nerviosas simpáticas y parasimpáticas. Al iniciarse la digestión se desencadena una complicada fase refleja que inicia la secreción de jugo pancreático, y en la cual interviene el nervio vago. El momento que ingresa el quimo al intestino se detiene esta fase refleja. Los ácidos que vienen en el quimo estimulan la pared intestinal provocando la secreción de dos hormonas: la secretina y la Pancroerozimina-colesistoquinina. También provocan su secreción las peptonas, las grasas y los jabones.

La secretina es un polipéptido producido en el antro pilórico y en la mucosa del intestino delgado, en respuesta a la presencia del ácido. Actúa directamente en las células del acini central y las estimula para secretar una solución abundante en agua y bicarbonato, y pobre en proteínas y enzimas.

El jugo pancreático producido por el estímulo de la secretina es copioso en volumen, pero relativamente deficiente en actividad enzimática y de su composición normal de electrolitos.

La secretina se encuentra como Prosecretina, y en contacto con HCl se libera como secretina. Esta se absorbe y va por vía sanguínea a páncreas e hígado, donde ejerce su acción.

La pancreozimina - colesistoquinina. Es liberada del antro pilórico del estómago y de la mucosa del intestino delgado, en respuesta a los productos de la digestión de proteínas, de almidón, y algunos alcoholes (sorbitol). Actúa aumentando la secreción de enzimas en el jugo pancreático.

La secreción pancreática se adapta al tipo de alimentación, cambiando la concentración de enzimas y productos inorgánicos. La cantidad de secreción pancreática, y la actividad de cada una de las enzimas depende de la composición del alimento. Esto da como resultado una mayor eficiencia durante la digestión.

XI. HIGADO

Estructura general (Anatomía)

El hígado es el órgano glandular más grande del cuerpo. Es altamente vascularizado, teniendo dos tipos de irrigación una nutricia y una funcional, recibiendo por esto, sangre venosa del bazo y órganos gastro-intestinales además del aporte arterial. Las muchas funciones del hígado le permiten participar en el metabolismo de carbohidratos, lípidos y proteínas; regulación de temperatura y de la circulación, desintoxicación y excreción de sustancias inútiles, almacenamiento de nutrientes; y actividades de defensa. El hígado forma 3.4% del peso corporal de un canino adulto, en cachorros el porcentaje es un poco mayor. Es un órgano que no se puede palpar, pues se encuentra craneal a la última costilla.

La mayor parte de este órgano se encuentra del lado derecho del plano medio. Es de color pardo rojizo de consistencia friable. Presenta varias características como la cisura portal, que es una depresión que se encuentra en la cara visceral, en el centro, por donde penetran la vena porta, la arteria hepática y el plexo nervioso hepático, y salen de ella: el conducto hepático y vasos linfáticos. También aquí se encuentran algunos ganglios.

El hígado se mantiene en su lugar en gran parte por la presión de las vísceras y es sostenido por seis ligamentos: 1) ligamento coronario que lo fija fuertemente al diafragma; 2) ligamento falciforme que fija el lóbulo medio al diafragma en su porción esternal; 3) ligamento redondo: que es un vestigio de la vena umbilical;

4) ligamento lateral derecho que une al lóbulo derecho con la porción costal del diafragma; 5) ligamento lateral izquierdo que une el lóbulo izquierdo al centro tendinoso del diafragma; y 6) ligamento hepatorenal que fija la porción caudal al riñón derecho y a la base del ciego.

De manera general la anatomía del hígado es similar en todas las especies. La diferencia principal es el número y forma de los lóbulos.

El hígado tiene dos caras, una parietal y una visceral. La parietal se une al diafragma por los ligamentos hepatofrenico derecho e izquierdo, dos falsiformes y un coronario (por esta cara salen las venas suprahepáticas). Por la cara visceral se amolda a las vísceras con las cuales tiene contacto como por ejemplo, tiene una depresión llamada cisura portal, que corresponde al hilio hepático y la vena porta. De aquí salen también vasos linfáticos, el conducto hepático, y en el equino, suino y canino el colédoco o conducto biliar común.

La vesícula biliar en el suino y en el canino se encuentra en la cara visceral, y de ella sale el conducto colédoco. En el equino que carece de vesícula biliar, el conducto hepático sale del hígado y desemboca directamente al ampulla duodenal. En el suino y el canino, tiene dos conductos principales, izquierdo y derecho, se unen y forman un ensanchamiento que es la vesícula biliar, de la cual sale el conducto cístico. Este continúa y se une al conducto que viene de la parte derecha del hígado, que es el conducto hepático. Estos dos forman el colédoco que va al duodeno.

La cara visceral está además en contacto con el estómago, duodeno, páncreas y riñón derecho, los cuales hacen una impresión correspondiente en el hígado.

En los bovinos se hacen impresiones también por el retículo, omaso y abomaso. En el equino el ciego produce una impresión cecal característica de la especie.

El peritoneo casi cubre en su totalidad al hígado y forma los ligamentos coronario, triangular derecho e izquierdo, el falciforme y hepato-renal (algunos ya mencionados). El hígado está cubierto por una túnica serosa excepto en la inserción del páncreas de donde se refleja para formar el omento mayor. Esta es una membrana serosa (mesotelio peritoneal), unida perfectamente a una cápsula fibrosa delgada; al conjunto se le denomina túnica fibrosa (cápsula de Glisson).

La túnica fibrosa emite trabéculas hacia el interior. La substancia glandular se encuentra abajo de ésta.

El hígado está dividido por cisuras en lóbulos que varían en número y tamaño según la especie.

En el equino el hígado está dividido, en tres lóbulos principales: izquierdo, derecho y medio. El derecho es el más voluminoso en animales jóvenes, es irregularmente cuadrangular, y tiene el lóbulo caudal en la parte dorsal. El lóbulo medio es mucho más pequeño. El izquierdo es más grueso en el centro y de contorno oval.

En los bovinos la diferencia en cuanto a los lóbulos es que existen además el caudal y el papilar; puede considerarse que su hígado con siste de los lóbulos dorsal, ventral, caudal y papilar. El caprino tiene dos lóbulos principales, dorsal y ventral. En el suino los lóbulos son cinco: lateral derecho, sobre el cual, en su parte supe rior se encuentra el lóbulo caudal, el central derecho, el central izquierdo, y el lateral izquierdo, éste último es el más voluminoso. En el canino los lóbulos son 7: el lateral izquierdo, que es el más voluminoso; el lóbulo central izquierdo, el lóbulo central derecho que presenta una lengüeta llamada lóbulo cuadrado, donde se aloja la vesícula, el lóbulo lateral derecho y el lóbulo caudal.

Relaciones vasculares del hígado

El hígado se distingue por tener un aporte vascular doble: uno nutricional y uno funcional. De la arteria hepática se derivan las arterias nutricionales que nutren el parénquima del hígado, y los vasos venosos funcionales corresponden a la vena porta. Esta arteria se divide dando ramas que irrigan a cada lóbulo. Estas ramas se subdividen en interlobulillares, las cuales forman parte de las triadas portales. La vena porta se origina en los capilares del intestino delgado y bazo, y aporta aproximadamente el 80% de la irri gación del hígado. Esta vena se subdivide de manera similar a la arteria hepática formando parte, finalmente, de la triada hepática.

El drenaje venoso empieza en la vena central (ver histología) y finaliza en la vena hepática, pasando por venas lobulillares, sublobulares hasta formarse las venas.

El aporte doble tiene funciones muy relacionadas. La arteria hepática proporciona oxígeno y nutrientes al parénquima hepático. La vena hepática proporciona gran cantidad de nutrientes (de la absorción intestinal) que lleva a los hepatocitos para su procesamiento metabólico, pero es deficiente en oxígeno.

La mezcla de sangres impone importantes restricciones sobre los hepatocitos, siendo importante para ellas, por lo tanto, el aporte arterial constante.

Entre la tercera y cuarta parte del volumen de efusión cardiaca, va al hígado en un animal en descanso. Del total de sangre que se encuentra en el hígado únicamente el 20% es sangre arterial nutricional, la demás es sangre funcional que viene de la vena porta. La arteria hepática es rama del tronco celiaco. La vena porta lleva sangre del estómago, intestino, páncreas y bazo como ya se dijo. (ver irrigación para mayor detalle).

El drenado linfático se hace a través de vasos hacia los linfonodos hepáticos y esplénicos. El nervio vago lleva la inervación parasimpática a este órgano. La inervación simpática la dan ramas de los ganglios y plexo celiacos que van junto a la arteria hepática.

Origen embrionario.

El hígado es la glándula más grande del organismo, llega a pesar en los rumiantes, en ocasiones más de 5 kgs. Se forma en un período precoz de la vida embrionaria, con una evaginación de la pared ventral del intestino primitivo, cerca del canal enterovitellino. En las fases iniciales está formado por cordones tubulares de

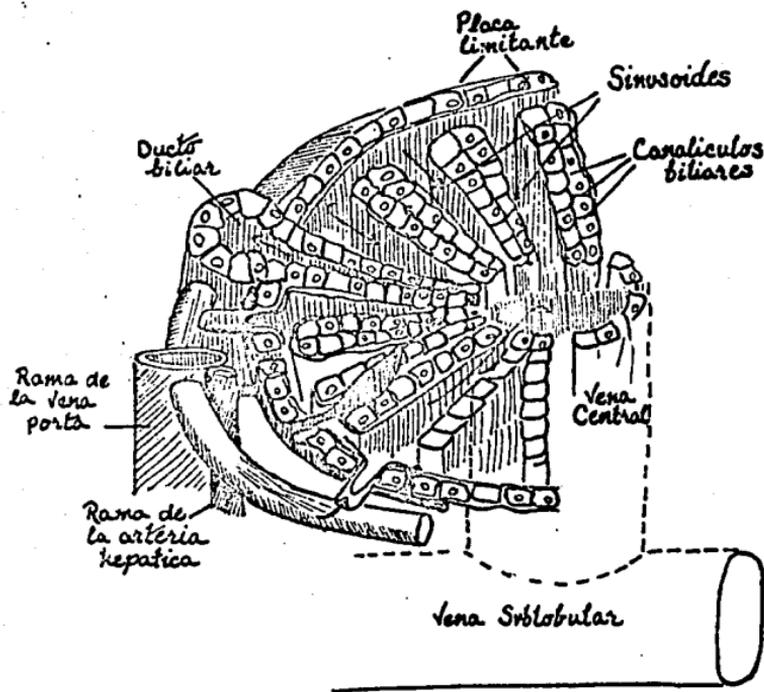
células epiteliales que aumentan rápidamente en número e invaden el mesénquima, al mismo tiempo que se separan por el crecimiento y ramificaciones de la vena vitelina. Contemporáneamente, el mesénquima se organiza en una trama que subdivide el esbozo hepático en muchas subunidades morfológica y funcionalmente equivalentes, los lobulillos hepáticos. El aspecto tubular primario no se reconoce al término del desarrollo; el lumen de los túbulos se reduce a tal grado, que sólo permanecen pequeños canales "esculpidos" sobre un borde de las células hepáticas y que corresponden a los pequeñísimos capilares biliares, cuya reunión en las porciones periféricas de los lobulillos, corresponderá a los capilares biliares que nuevamente se reúnen para formar el conducto hepátocístico, la vesícula biliar en los animales que la poseen, y/o en el colédoco que desemboca en el duodeno.

En forma directa o indirecta, el hígado se relaciona con todos los órganos que integran el organismo de los animales y con las funciones de éstos. Es activo durante toda la vida como una glándula anficrina, al depositar la bilis en el intestino, y una gran cantidad de sustancias en el torrente circulatorio.

XI. B. Histología (ver figura 14)

Para su estudio microscópico, es factible subdividir al órgano en estroma y en parénquima, íntimamente ligados a su circulación.

Figura 14
Esquema Histológico del Hígado



Tomado de Strombeck pg. 335. 1979

1. Estroma

La tónica fibrosa (cápsula de Glisson) que rodea completamente al órgano, se encuentra formada por tejido conjuntivo colágeno compacto irregular (fibroso) más grueso a la altura del hilio; penetra al órgano en forma de trabéculas, subdividiendo al órgano en lobulillos, los cuales son más o menos aparentes, dependiendo la especie de que se trate, más gruesos en el suino, en donde aún macroscópicamente se observan los lobulillos de forma hexagonal, y más delgadas en el hombre y aves, en los cuales con el microscopio compuesto son difíciles de observar, por ser tan escasas las fibras de conjunto en las trabéculas que da la apariencia de que no existiera la división en lobulillos. A la altura del hilio, la cápsula fibrosa penetra también para completar la trama trabecular; en este caso, acompañando al paquete vascular nervioso. Las características histológicas corresponden al tejido conjuntivo colágeno compacto irregular, difiriendo del de otras sedes por la presencia de gran cantidad de células cebadas, sobre todo en el canino. Estas trabéculas de conjuntivo, son también el soporte de sistema vascular, nervios y conductos biliares. Algunos miocitos no estriados se observan en la cápsula y trabéculas.

Al observar un corte histológico, en algunos puntos de unión entre varios lobulillos, se encuentra una mayor cantidad de tejido conjuntivo, en el cual siempre se encuentran por lo menos una arteria (que es rama de la arteria hepática), una vena (rama de la vena porta), un conducto biliar, un vaso linfático (de difícil observación porque se colapsa su pared), y un nervio.

A esta porción de tejido con características propias, se le denomina espacio portal (o "espacio de Kiernan").

Del tejido conjuntivo perilobular (o trabecular), parten hacia el interior del lobulillo una gran cantidad de fibras reticulares, que forman una red tridimensional que ayuda al sostenimiento de los hepatocitos y células de los sinusoides, y que termina alrededor de un vaso venoso colocado en el centro del lobulillo. Esta red delgada sólo se hace aparente con técnicas especiales de tinción (como las impregnaciones argénticas), se les llama fibras en forma de enrejado (o fibras de "Remak").

2. Parénquima

El parénquima está representado por las células epiteliales hepáticas, o hepatocitos organizados en lobulillos (lobulillos hepáticos) y el sistema de conductos biliares en íntima relación con la irrigación funcional y nutricia del órgano.

Los lobulillos hepáticos son prismas más o menos hexagonales, con una vena en su centro la vena central. (éstas se reúnen para formar las venas suprahepáticas). Alrededor de esta vena, se organizan en forma radial, cordones de células hepáticas y entre estos cordones, se encuentran los capilares sinusoides.

Hepatocitos. Las células hepáticas son grandes, con diámetro variable entre 15 y 30 micrómetros, dependiendo de la cantidad de material acumulado y los diferentes estados funcionales. Su forma es poliedrica con 6 o más superficies, agrupadas formando cordones

o columnas dispuestas radialmente en relación a la vena central; cada cordón se representa por dos o más líneas celulares, entre las cuales se encuentran los sinusoides hepáticos. Generalmente sólo contienen un núcleo; sin embargo, es frecuente observar células binucleadas, en roedores y animales hibernantes, rara vez se encuentran células polinucleares. El núcleo es oval, grande, típicamente vesicular (cromatina poco concentrada), observándose uno o más nucleolos prominentes. La membrana nuclear presenta muchos poros y se continúa con las cisternas del retículo endoplásmico granuloso.

El citoplasma de los hepatocitos, presenta variaciones en los diferentes estadios funcionales, aún dentro del mismo animal, principalmente en lo que se refiere al contenido de glucógeno y depósitos de grasas. Se encuentra presente en el citoplasma un contenido granular, finamente repartido, basófilo, que corresponde a numerosos ribosomas libres. El retículo endoplásmico es principalmente de tipo liso. Durante ayunos prolongados, desaparecen algunos ribosomas, observándose el citoplasma ligeramente eosinófilo, (los ribosomas actúan también como almacén de proteínas). Las cisternas del retículo liso y granuloso, se unen en muchos puntos, formando una red. Las mitocondrias son abundantes, del tipo filamentoso con crestas poco numerosas, y una matriz clara. El complejo golgiano está bien desarrollado, localizado entre el núcleo y el canalículo biliar (por esto se le ha relacionado con la producción de bilis). Cerca de él hay una gran cantidad de lisosomas, su contenido es moderadamente denso, y son denominados corpúsculos densos pericanaliculares. Algunas vacuolas del complejo golgiano contienen gránulos de hasta 500 \AA , similar a las que contiene el retículo endoplásmico

mico que esta cerca del complejo golgiano. Las inclusiones de glucógeno y lípidos, se encuentran repartidas dentro de las cisternas del retículo endoplásmico o libres; son particularmente abundantes después de las comidas. La mayor parte de los granos de glucógeno se encuentran agrupados en rosetas del tipo de partículas; gránulos aislados o partículas B, también están presentes en menor cantidad. La diferenciación del tipo de inclusiones es difícil en las preparaciones de rutina por la dilución de su contenido; sin embargo, si se observa con atención, se verá que las gotas de glucógeno tienen bordes irregulares y las de lípidos son lisos y regulares; o bien, se recurre a técnicas especiales, PAS para glucógeno y Sudán para las grasas. Otras estructuras importantes del hepatocito son los microcuerpos, gránulos densos de matriz granular que contienen enzimas.

En la superficie celular se encuentran microvellosidades, sobre todo en la zona que limita el canalículo biliar y la cara hacia los sinusoides; en esta zona, además hay muchas vesículas de pinocitosis.

Las células hepáticas difieren en sus características citológicas y por lo tanto, su contenido citoplasmático, en relación con la posición topográfica dentro del lobulillo, pudiendo separar el lobulillo en tres porciones (esquema de Rappaport), relacionadas íntimamente con la circulación.

a. Zona de función permanente, corresponde a la porción más externa del lobulillo; las células son voluminosas, con mayor cantidad de glucógeno, ribosomas, signos de mayor vitalidad, por el hecho de que la sangre llega en primera instancia a ellas.

b. Zona de actividad variable, o porción mediana, actúa cuando la zona externa ha terminado de almacenar sustancias, o bien cuando las haya liberado, en los ayunos.

c. Zona de reposo permanente, rara vez presenta gran cantidad de sustancias de reserva, debido al hecho de que la sangre, al llegar a esa porción de tejido, se encuentra pobre de metabolitos. En casos de intoxicaciones y períodos muy prolongados de ayuno, la primera zona en eliminar sustancias y la primera en alterarse, es la más externa seguida por la zona mediana, y por último la interna.

Conductillos biliares

Aparecen como finísimos canalículos excavados en las caras laterales entre dos o más células hepáticas contiguas. A esta altura, la membrana plasmática del hepatocito se engrosa y emite microvellosidades al interior del canalículo (en observaciones al microscopio electrónico), tampoco tienen pared propia (es un espacio entre las células contiguas reforzado por uniones fuertes). Hacia la porción más externa se anastomosan con canalículos vecinos para formar el conducto interlobular (canalículo de Hering), ya con pared propia (epitelio plano simple y membrana basal); fuera del lobulillo, se dirigen hacia el espacio portal (o de Kiernan). El epitelio plano, en un principio aumenta paulatinamente su altura, hasta transformarse en epitelio simple cúbico sostenido en una membrana basal, o la altura del espacio portal, y se denomina conducto biliar, con un diámetro de 60 a 100 micras, rodeado por tejido conjuntivo de las trabéculas. Del espacio portal, se dirige hacia afuera del órgano, anastomosándose con otros conductos biliares, su epitelio se hace

cada vez más alto y van apareciendo en él exocrinocitos caliciformes mucígenos; posteriormente, se añaden glándulas tubulares simples o túbulo acinares, convirtiéndose en el conducto hepato-cístico, o directamente en el conducto colédoco o biliar común.

Algunos autores mencionan que los canaliculos más pequeños que se encuentran dentro de los lobulillos, pueden tener alguna relación anatómica con los espacios perisinusoideos (de Disse ver adelante).

Sinusoides hepáticos

Estos forman una red capilar muy abundante, comprendida entre los vasos perilobulares (ramas de la vena porta o de la arteria hepática) y la vena central del lobulillo. La luz de los sinusoides es variable, de 9 a 11 micrómetros en promedio; en algunas zonas se abre hasta 50 micrómetros o más (como senos venosos), alternándose en su trayecto las porciones amplias y estrechas. Los sinusoides son una "red admirable" en tanto que unen una vena con la otra (rama de la vena porta perilobular con rama de la arteria hepática), la sangre arterial puede correr en forma aislada de la venosa, o también entremezclada con ésta.

Las células que recubren los sinusoides, son aplanadas, de tipo fenestrado, intercaladas con una cantidad variable pero siempre abundante de células histocitarias, llamadas macrofagocitos estrellados (antes denominadas células estrelladas de Kupffer). Son ligeramente más voluminosas que las endoteliales, de núcleo oval, nucleolo prominente y proyectadas ligeramente hacia el lumen del

capilar, con prolongaciones filamentosas del protoplasma, que le dan el aspecto estrellado. Los macrofagocitos se observan difícilmente con los métodos de rutina; es necesario hacer tinciones vitales, supravitales o bien, que en su citoplasma se encuentre material fagocitado. Ultimamente se menciona que los macrofagocitos no forman parte de la pared del sinusoides, sino que se localizan por encima de ella, hacia el lumen del capilar. Entre la pared endotelial y las células hepáticas, se encuentra una trama delgada de fibras reticulares (fibras de Remak), a manera de membrana basal; los hepatocitos mandan hacia las fibras pequeñas microvellosidades; entre fibras y células, queda un espacio muy delgado, llamado espacio perisinusoidal (o espacio de Disse); es factible que este espacio tenga alguna relación con los linfáticos del espacio porta.

c. Irrigación

El conocimiento integral de la estructura y función del hígado, se encuentra en estrecha relación con el conocimiento de su irrigación. Este órgano, presenta una irrigación nutricia y una irrigación funcional, representada respectivamente por la arteria hepática y la vena porta del hígado, de tipo aferentes, y las venas suprahepáticas son las únicas eferentes.

La vena porta recibe sangre del tracto digestivo y del bazo, penetra al hígado acompañada de la arteria hepática y del conducto biliar, y se divide en los vértices de los lobulillos, en los espacios portales (o de Kiernan). De esta porción manda ramas por la periferia de los lobulillos y penetran a los mismos, transformán-

dose en los sinusoides hepáticos. La vena porta lleva, en todos los mamíferos, una cantidad muy grande de sangre al hígado, mayor que la que lleva la arteria hepática.

La arteria hepática sigue un curso paralelo a la vena porta, hasta que se encuentran alrededor de los lobulillos, continuándose con los sinusoides, que es el lugar de reunión entre la sangre que llega por la vena porta, con los materiales absorbidos en el intestino y con la sangre arterial de la arteria hepática, que lleva al oxígeno y a los materiales para la nutrición del órgano. La sangre corre por los sinusoides hepáticos, hacia la vena central del lobulillo. La vena central posee un epitelio simple, revestido por finísimas fibras de reticulina, y entre estas células y las células endoteliales, existen una infinidad de pequeños poros, por donde pasa la sangre de los sinusoides a la vena central. Esta vena central es rama menor intralobular, de las venas supra-hepáticas que se forman de la anastomosis intralobular de las venas centrales, hasta formar varias ramas por cada lóbulo mayor, reuniéndose en la cisura anterior. Se deduce de esto, que la vena eferente del órgano lleva un curso diferente al de la vena porta y la arteria hepática, que penetran por la cisura posterior. Por otro lado, ya se vio que los conductos biliares llevan el mismo camino que la arteria hepática y vena porta, en lo que se refiere al conducto; sin embargo, la sangre y la bilis corren en sentido opuesto.

Los linfáticos únicamente se encuentran en el tejido conjuntivo capsular e interlobular, y por anastomosis forman diferentes

troncos mayores que van a los linfonodos de la superficie craneal, cerca de la vena cava.

d. Inervación

Los nervios provienen del plexo solar, fibras del simpático y el neumogástrico o vago. Penetran al órgano acompañando a las arterias, en ocasiones se asocian con ganglios nerviosos microscópicos del parasimpático. Generalmente sólo se observan fibras amielínicas, especialmente a nivel de los espacios portales. Su función es la de controlar la cantidad de sangre y probablemente el flujo biliar. Algunos autores mencionan que fibras muy delgadas penetran a los lobulillos y terminan a nivel de las células epiteliales hepáticas; sin embargo, esto no se ha aclarado debidamente.

C. Fisiología

El hígado tiene múltiples funciones las cuales hacen que directa o indirectamente tenga relación con todos los órganos del sistema. El hígado tiene 6 funciones primordiales: 1) metabólicas y hematopoyética, 2) excretorias, 3) de desintoxicación 4) de almacenaje, 5) circulatoria 6) acción fagocítica. Algunas acciones específicas, son que participa en el metabolismo de proteínas, lípidos y carbohidratos, también en la regulación de la temperatura, de la circulación, desintoxicación y excreción de sustancias inútiles, almacenaje de nutrientes y por último importantes actividades de defensa.

Todas estas funciones están ligadas a su gran vascularización, y a las relaciones entre hepatocitos, espacios perisinusoides y sinusoides, a través de los cuales, la célula recibe los materiales que resultan de la absorción intestinal, los transforma y regresa al torrente sanguíneo.

En este caso, al ser tan variadas y complicadas las funciones del hígado, hemos decidido explicarlas de manera más gráfica, con esquemas y explicaciones cortas y concisas, abundaremos únicamente en lo concerniente a la producción y composición de la bilis.

El hígado tiene funciones metabólicas anabólicas y catabólicas.

1. Funciones metabólicas anabólicas:

a) Metabolismo de carbohidratos.

El hígado regula la tasa glucémica mediante la polimerización de la glucosa en glucógeno (glucogenogénesis) y la despolimerización del glucógeno a glucosa (glucogenólisis) según las necesidades fisiológicas. El almacenamiento del glucógeno en el hígado, se inicia en la etapa fetal, a partir del momento en que se diferencian en el páncreas los islotes, cuyas células beta elaboran insulina, ésta favorece la glucogenogénesis. En algunos casos, la formación de glucógeno puede efectuarse a partir de aminoácidos.

La glucosa entra a los hepatocitos sin necesidad de la insulina. La actividad hepática de la glucosa se basa estrictamente en los niveles sanguíneos de glucosa. El hígado almacena normalmente un gramo de carbohidratos por kilo de peso total. La

producción hepática de glucosa se estimula por el glucagon, la epinefrina, los corticosteroides, la hormona tiroidea y la hormona del crecimiento (GH). Por acción de la glucosa, el hepatocito forma sustancias de acción antitóxica, por ejemplo, el ácido glucurónico. (ver figura 15).

b) Metabolismo de los lípidos

En el hepatocito se saturan los ácidos grasos insaturados o viceversa; se forman fosfolípidos; los ácidos grasos se oxidan hasta la formación de cuerpos cetónicos.

El hígado convierte el exceso de carbohidratos y proteínas a ácidos grasos que son sintetizados hasta lípidos. Los ácidos grasos absorbidos del intestino delgado llegan como triglicéridos al hígado mediante el sistema porta. En el hígado son convertidos a energía por medio de la oxidación, o son almacenados. La grasa hepática es movilizada por el ayuno, corticosteroides, glucagon, GH, tiroxina y catecolaminas. Por otro lado su liberación es inhibida por la insulina y altos niveles de azúcar en sangre.

Al sintetizar ácidos grasos, el hígado produce cuerpos cetónicos como parte de este metabolismo. Estos cuerpos cetónicos no pueden ser utilizados por el hígado pero sí por otros tejidos, en especial el muscular.

Cuando la glucosa es limitada o nula, el hígado produce energía a partir de ácidos grasos para suplir esta deficiencia. (ver figura 16).

c) Metabolismo de proteínas

El hígado interviene en forma primordial en la regulación de la concentración de proteínas de la sangre; utiliza los productos finales de la degradación proteica, para formar urea o ácido úrico; sintetiza proteínas sanguíneas aún partiendo de ácidos grasos (en presencia de sales de amoníaco), sintetiza las proteínas que intervienen en la coagulación (como ejemplo, el fibrinógeno); efectúa la desaminación de los aminoácidos, para formar glucógeno y ácidos grasos; sintetiza albúmina, globulinas, etc.

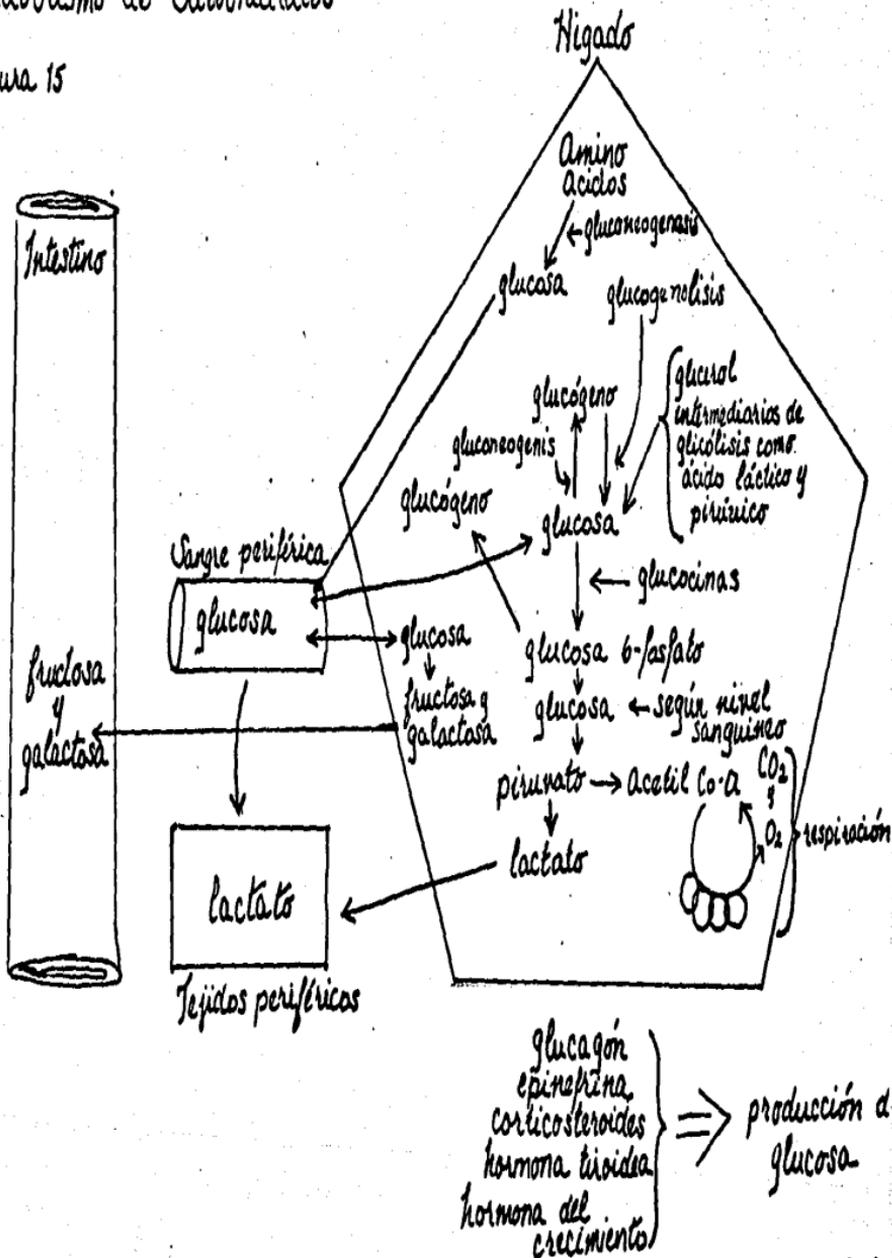
Los aminoácidos llegan del intestino al hígado (ya sea los producidos por el organismo o los absorbidos del intestino). El hígado desamina los aminoácidos y puede convertirlos a carbohidratos y lípidos. El hígado sintetiza aminoácidos intermediarios del metabolismo de carbohidratos y lípidos por medio de aminaciones y transaminaciones. Un grupo amino puede ser transferido de un aminoácido a muchos alfa-ceto ácidos para sintetizar aminoácidos específicos cuando alguno es necesario. Únicamente la lisina y la treonina no pueden ser producidos por transaminación de ceto-ácidos. (ver figura 17).

d) Metabolismo de las vitaminas

El hígado tiene actividad muy importante en cuanto a las vitaminas. Produce bilis para que pueda haber absorción de vitaminas lipo-solubles (A, D y E); es un sitio, además, muy importante de almacenamiento de éstas. Las vitaminas se almacenan en los macrofagocitos estrellados, este almacenaje puede durar hasta dos años supliendo así necesidades de esta vitamina.

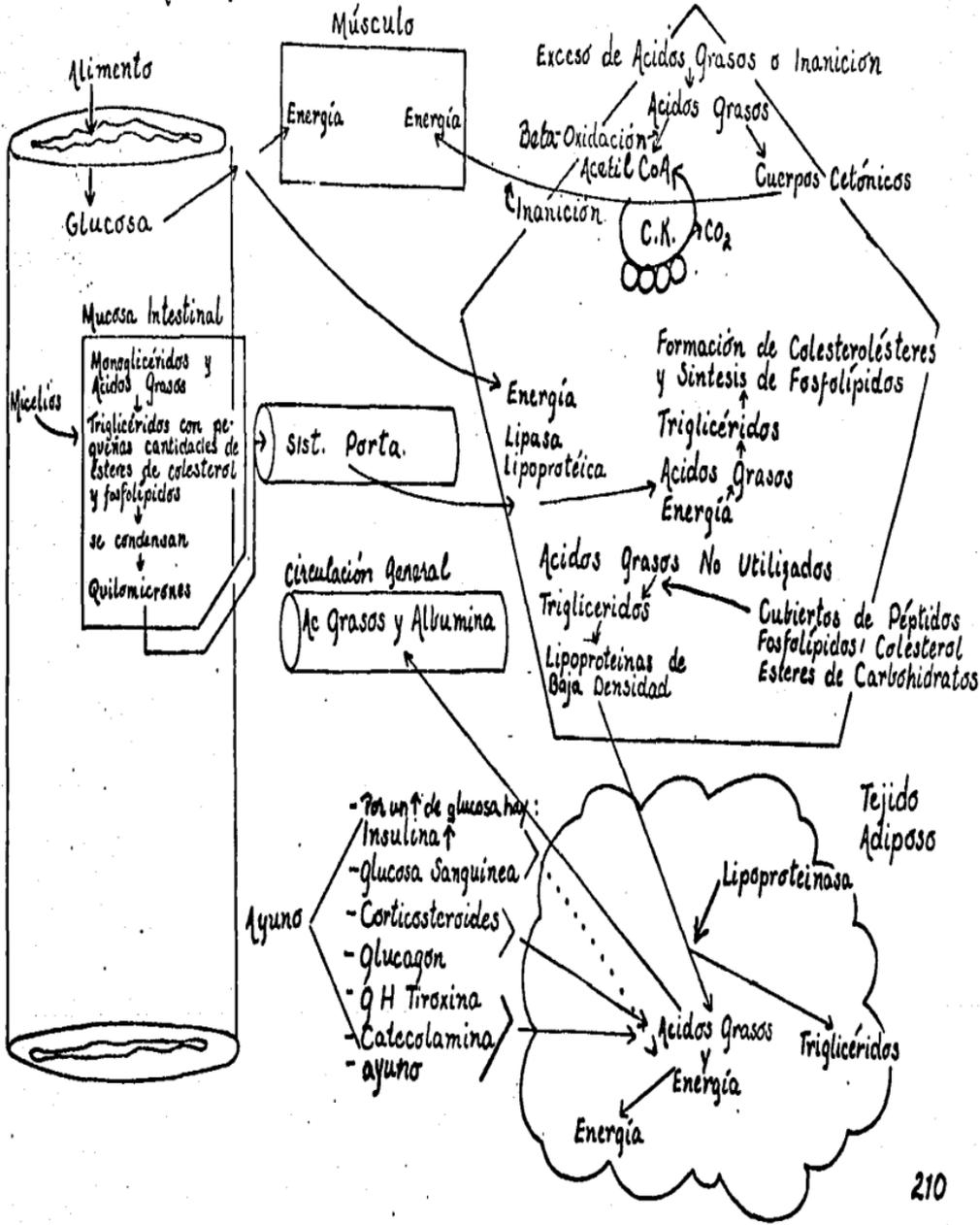
Metabolismo de Carbohidratos

Figura 15



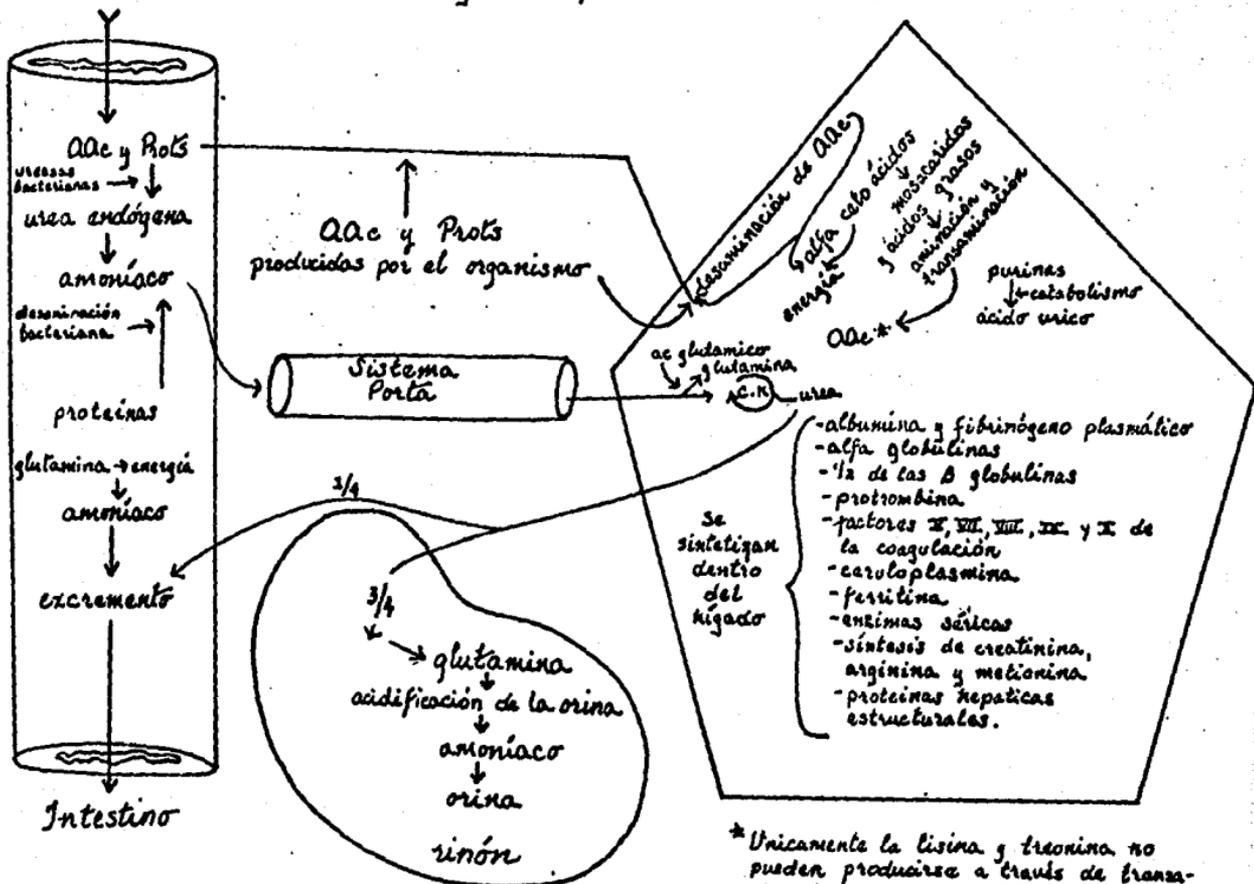
METABOLISMO DE LIPIDOS

Figura 16



Metabolismo de Proteínas y Amoníaco

Figura 17



* Únicamente la lisina y treonina no pueden producirse a través de transaminación de cuerpos cetónicos.

Las vitaminas hidrosolubles se usan principalmente para hacer coenzimas en procesos metabólicos, y son absorbidos directamente por el intestino. Algunas fosforilaciones de estas vitaminas las lleva a cabo el hígado. Grandes cantidades de vitaminas hidrosolubles (excepto la vitamina C) son almacenadas en el hígado en forma de coenzimas, que pueden ser liberadas para formar vitaminas en otros tejidos. (Ver figura 10).

e) Metabolismo del hierro

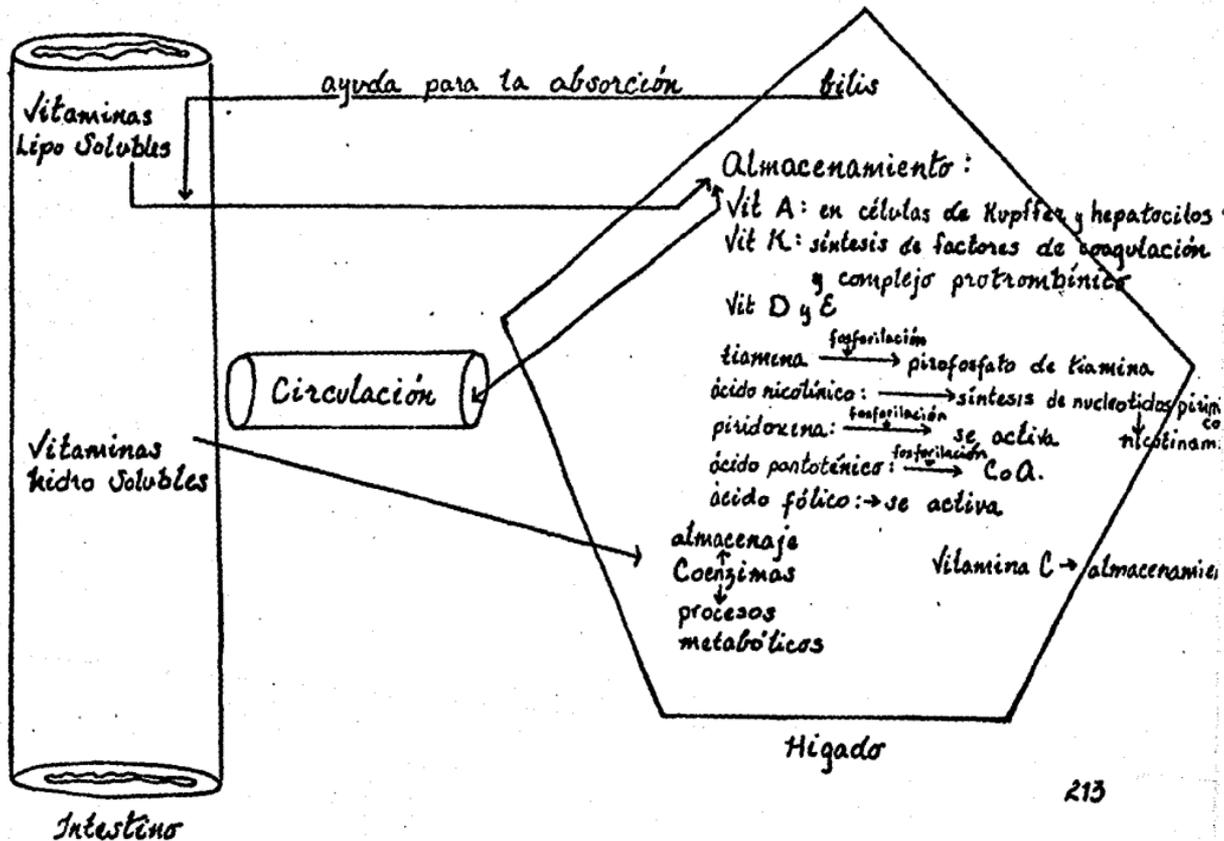
El hígado almacena el hierro. La absorción y concentración de hierro en el organismo es controlada por el intestino delgado. El hierro llega al hígado donde se almacena y es liberado según las necesidades del animal principalmente para la producción de hemoglobina. (Ver figura 19 y absorción).

f) Durante la etapa fetal y potencialmente en el adulto, actúa como órgano hematopoyético.

2. Funciones catabólicas del hígado

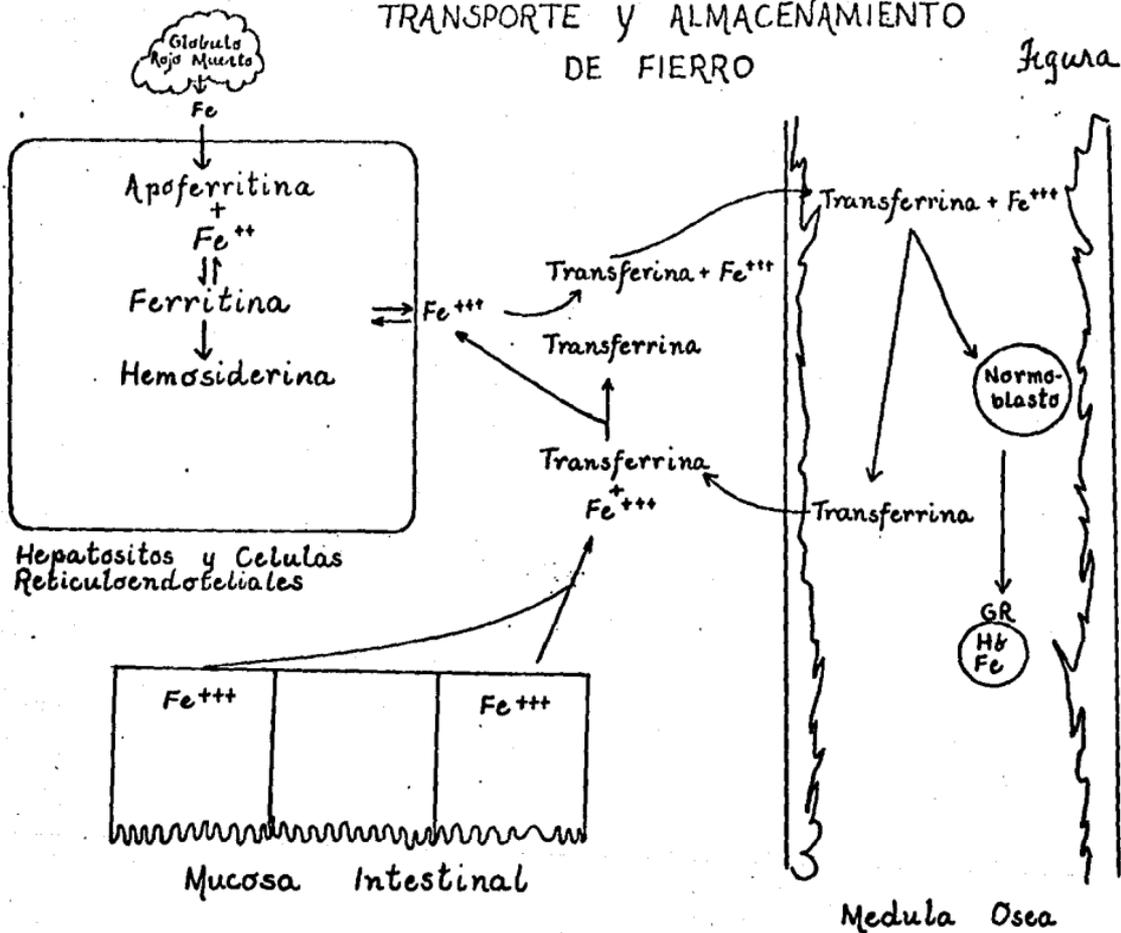
a) Metabolismo de drogas y esteroides (desintoxicación). El hígado inactiva, desintoxica y prepara sustancias endógenas y externas para su eliminación. Las sustancias endógenas incluyen hormonas esteroides, tiroxina, fenolindol, y escatol. La concentración de estas sustancias en el organismo se determina por la actividad enzimática hepática, y la cantidad de sangre que corre por el hígado. Los medicamentos (drogas) deben ser metabolizados por el hígado para poder ser eliminados. Este órgano, por ejemplo, convierte las drogas liposolubles a hidrosolubles para poder ser eliminadas fácilmente.

Metabolismo de Vitaminas Figura 18



TRANSPORTE Y ALMACENAMIENTO DE FIERRO

Figura 19



Tomado de Strombeck 1979

b) Actividad fagocitaria

Los macrofagocitos estrellados (células de Kupffer) del sistema histocitario, intervienen en los procesos de defensa del organismo; desnaturalizan e inactivan algunas toxinas; fagocitan glóbulos rojos muertos o viejos reutilizando algunas partes de las moléculas de hemoglobina, e intervienen en el funcionamiento del sistema inmune.

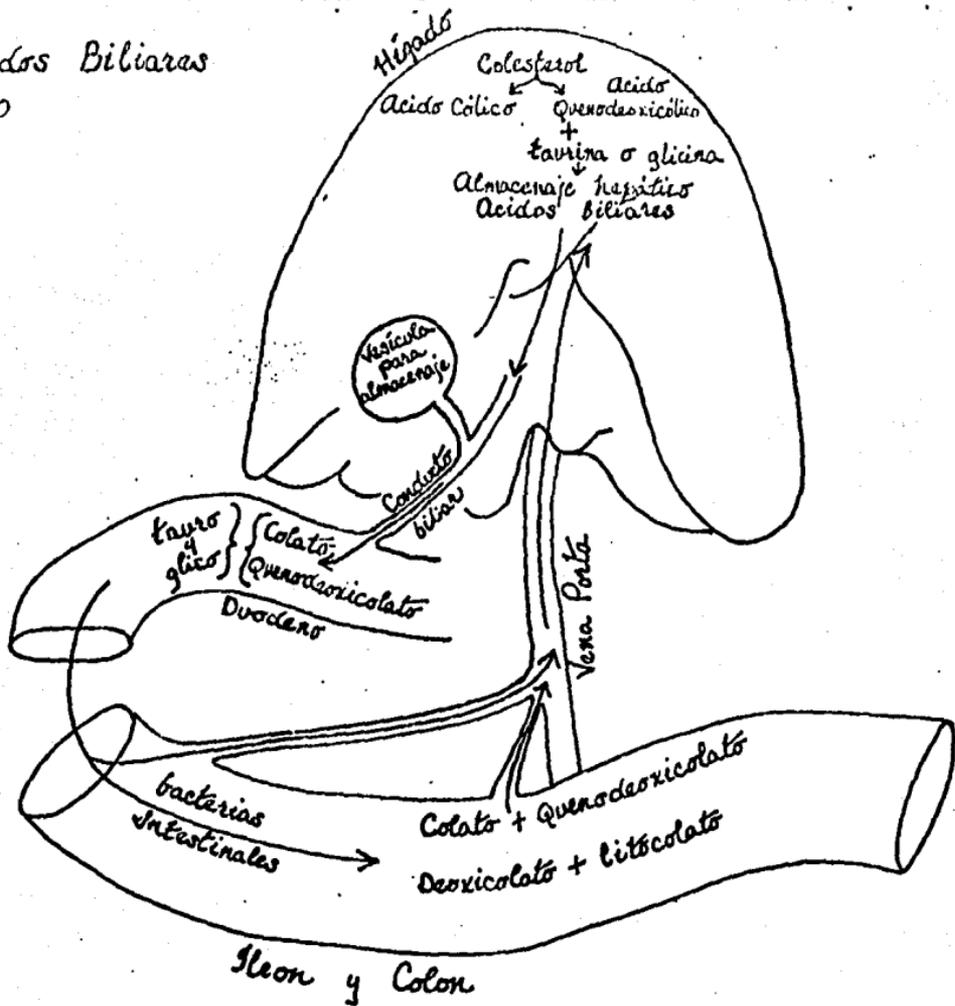
c) Sistema retículo endotelial.

Este sistema dentro del hígado ayuda a desintoxicar al organismo de sustancias tóxicas que producen los microorganismos intestinales.

d) La bilis (ver figura 20)

La bilis es un líquido viscoso, denso, de color café verdoso, elaborado por los hepatocitos y las glándulas anexas a las paredes de los conductos biliares, vesícula biliar y conducto biliar común. Contiene pigmentos biliares en forma de sales alcalinas, bilirrubina y biliverdina, ácidos biliares como: ácido glicocólico, ácido taurocólico y sales de sodio y de potasio. Una parte de la bilis que llega al intestino, se elimina con las heces, la restante regresa al hígado, efectuando una acción colagoga y colerética, favoreciendo la formación de más sales biliares (circulación entero hepática). La bilis favorece la neutralización del quimo gástrico, activa la lipasa pancreática, favorece la emulsión y saponificación de las grasas, la peristalsis intestinal y tiene acción antiputrefactiva. Las sales biliares precipitan las proteínas del contenido

Síntesis de Ácidos Biliares
Figura 20



intestinal, favoreciendo la acción de la tripsina pancreática. Los ácidos biliares forman, con los ácidos grasos, compuestos hirsolubles, favoreciendo su absorción (si no hay secreción de bilis, más de la mitad de las grasas ingeridas no pueden ser absorbidas por la mucosa intestinal y se eliminan con las heces; (heces acólicas). La bilis favorece la absorción de algunas vitaminas (A,D,E y K) y del calcio. Contiene dehidrogenasas que desaturan los ácidos grasos superiores, haciéndolos más solubles. Con la bilis se eliminan sustancias tóxicas como metales pesados, venenos, y sustancias medicamentosas, las cuales si se acumulan en el organismo podrían resultar dañinas (yodo, bromo, arsénico, salicilato, etc.).

Cantidad y composición de la bilis.

La secreción biliar constituye tanto una excreción como una secreción. Algunos productos metabólicos como los pigmentos biliares abandonan el organismo por vía biliar. Por otro lado, la bilis contiene ácidos biliares que participan de manera importante en la digestión en el intestino delgado.

Esta secreción se lleva a cabo de manera continua por las células hepáticas. Algunos animales poseen vesícula biliar, donde se almacena la bilis en los periodos interdigestivos. Durante la digestión es vertida al intestino mediante los conductos biliares. En el canino y felino, la vesícula además de almacenar la bilis, la concentra, y por esto existen diferencias entre la bilis hepática y la bilis vesicular. La bilis vesicular puede estar concentrada hasta diez veces, conteniendo por esto mucha más materia seca. La cantidad de bilis vesicular formada varía entre especies pero se

considera normal en caninos 12 ml., 14.5 ml en felinos y 12.1 ml. para los ovinos. El pH de la bilis oscila ampliamente, es ligeramente alcalino y se encuentra entre 7.4 y 8.0. La vesícula biliar esta ausente en el equino, y entre especies existen diferencias en el punto de desembocadura del biliar común con respecto al conducto pancreático.

La bilis es un líquido complejo formado de gran cantidad de sustancias. Encontramos principalmente pigmentos biliares ácidos biliares, además de lípidos, glucosa y aminoácidos que forman diferentes componentes como: lecitina, colesterol, globulinas y albúminas.

Los pigmentos biliares son la bilirrubina y la biliverdina y dan a la bilis una coloración amarilla y verde respectivamente. La bilis de los caninos sólo tiene bilirrubina como pigmento biliar. El 70% de la bilirrubina se origina de la hemoglobina de eritrocitos viejos. Del 10 al 20% se origina de un exceso de producción de protoporfirinas y hematinas sintetizadas por células eritroblásticas. El resto se produce en el sistema retículo-endotelial, ya sea en la médula ósea, en el bazo, o en el mismo hígado. (ver figura 15-A; p. 179)

La degradación de la hemoglobina da lugar a una serie de productos intermedios que terminan con la apertura del anillo tetrapirrólico y, con liberación del hierro y de la globina, y culmina con la formación de biliverdina. Esta sufre cambios y por medios enzimáticos se forma la bilirrubina. En los herbívoros existen pocas cantidades de esta enzima para llevar a cabo esta reacción, y por esto su bilis contiene preponderantemente biliverdina.

La biliverdina es excretada como tal mientras que la bilirrubina sufre aún más cambios hasta ser transformada a estercobilina.

La bilirrubina que entra en el intestino, es reducida por acción bacteriana para formar urobilinógeno (estercobilinogeno). Parte de éste se excreta, y al exponerse al el oxígeno, se oxida y forma estercobilina, lo que le da el color a las heces. Otra parte del urobilinógeno se reabsorbe y va por vía porta al hígado, donde es reconvertido a bilirrubina; parte se reelimina a intestino, y lo demás se excreta por los riñones.

Los ácidos biliares son un producto exclusivo del hígado, y son derivados del ácido colánico. Existen dos tipos: los primarios que se sintetizan en el hígado y los secundarios que son formados por microorganismos de la luz intestinal. En el hígado se transforman a ácidos primarios u otros derivados y vuelven a excretarse con la bilis.

Los ácidos primarios más frecuentes son el cólico y el que nodesoxicólico. Los ácidos secundarios más comunes son el litocólico, y el hiodesoxicólico. El ácido cólico es definitivamente el más común en la bilis del canino, bovino, ovino, caprino y es el único existente en los felinos. El ácido hiodesoxicólico forma el 40% de los ácidos biliares del suino.

Antes de ser secretados los ácidos biliares se conjugan con glicina y taurina. En el suino se conjugan con glicina principalmente, mientras que en el canino y el felino predomina el ácido taurocólico. En los ovinos, bovinos y caprinos se conugan con ambos

de igual manera. Esta conjugación aumenta significativamente la solubilidad de los mismos.

Los ácidos biliares que junto con la bilis se vierten al intestino, son transportados de regreso al hígado por la circulación portal (circulación enterohepática). Los ácidos grasos y monoglicéridos son separados de los ácidos biliares y son absorbidos en el yeyuno en forma de micelas, los ácidos biliares siguen su trayecto por el intestino. En el íleon, mediante transporte activo, son absorbidos a la circulación enterohepática. En el canino sólo se pierden aproximadamente 10% de los ácidos biliares, ya sea en el intestino o al ser destruidos directamente en el hígado.

Secreción biliar

La secreción de bilis es continua, porque se eliminan constantemente productos inútiles y se segregan ácidos biliares, pero el vaciamiento de la vesícula es periódica. Las sustancias que estimulan la secreción de bilis se denominan coleréticas, mientras que las que estimulan el vaciamiento de la vesícula son colagogas. La secreción puede aumentarse mediante varios factores: 1) la ingestión de alimento, en especial de proteínas 2) por la vía humoral, gracias a la secretina. Esta hormona produce un aumento de la secreción biliar sin aumentar la producción de pigmentos biliares, ácidos biliares y demás sólidos. Provoca sin embargo, un aumento en el contenido de HCO_3^- y por lo tanto, baja su influencia, la producción de bilis es más alcalina. La pancreozimina-colesistoquinina también estimula la producción de bilis agua y bicarbonato.

3) Los ácidos biliares al regresar al hígado tienen un importante efecto colerético. 4) Un aumento en el aporte sanguíneo de la vena porta. 5) El nervio vago también estimula la producción de bilis, 6) y por último los reflejos condicionados que pueden provocar aún más secreción que todas las anteriores.

En los rumiantes la secreción es también continua pero se ha visto que además de lo anterior, su secreción es estimulada por el contenido de las dilataciones gástricas y el transporte continuo del contenido abomasal al duodeno.

Funciones de la bilis

La principal función de la bilis, es promover la emulsificación y solubilización de los lípidos a través de las sales biliares. Como los lípidos son esencialmente insolubles en agua, la hidrólisis enzimática ocurre solamente en la interfase entre la gota lipídica y la fase acuosa. El resto de la reacción es en parte determinada por el área de la gota lipídica, y a mayor grado de emulsificación, menor será el tamaño de la gota y mayor el área disponible para la acción enzimática.

La bilis también ayuda en la absorción de lípidos formando micelas, y por lo tanto, también influye en la absorción de vitaminas liposolubles (A, D, E y K).

La bilis y el jugo pancreático, son un poco alcalinos y sirven en parte, para neutralizar la acción del quimo gástrico. En el ambiente más o menos neutro del duodeno, los ácidos biliares existen como aniones y sirven como agentes emulsificantes. En presencia de

estos "detergentes", el efecto del peristaltismo resulta en un es tado progresivamente más fino de la distribución de lípidos de la dieta en la fase acuosa, facilitando así la lipólisis.

XII Vesícula Biliar

A. Anatomía

Es un órgano hueco, unido a la porción ventral del hígado. En algunos animales como el equino, ciervo, camello, rata y palomas, no existe vesícula biliar; la bilis se vierte directamente y en for ma continua al intestino, pasando de los conductos biliares directamente al conducto biliar común, el que a su vez desemboca en el duodeno, cerca de la desembocadura del conducto pancreático. Esta desembocadura difiere entre especies.

B. Histología

1. Mucosa

Epitelio. Es un epitelio cilíndrico simple, cuyas células presentan microvellosidades en su borde libre y pequeñas proyeccio nes filiformes, en especial en animales que concentran su bilis. En ocasiones (se ha descrito en el hombre), el epitelio penetra for mando invaginaciones que llegan a la capa muscular, formando pliegues de la túnica mucosa (los senos de Rokitansky Aschoff) que son indicadores de padecimientos biliares y que en ocasiones se confun den con glándulas. Las microvellosidades nos indican que las célu las contribuyen a la reabsorción de agua, concentrando a la bilis.

En los rumiantes, se intercalan muchos exocrinocitos caliciformes.

En el canino, con microscopía electrónica, se han descrito dos tipos celulares: unas claras, con vesículas de pinocitosis, que tal vez intervengan en la secreción del moco y colesterol, el segundo tipo, son células oscuras de revestimiento.

Lámina Propia. Esta formada por tejido conjuntivo colágeno laxo, con algunas fibras elásticas, y en algunas regiones tejido linfóide, rara vez formando nódulos. Presenta en los rumiantes glándulas túbulo alveolares ramificadas, de secreción mucosa, en otras especies no presenta glándulas. En posición subepitelial se encuentra un plexo capilar bien desarrollado. La mucosa se caracteriza por presentar elevaciones papiliformes en el canino y en el felino; en otras especies, las elevaciones son bajas o ausentes.

Muscular de la mucosa. Se presenta como varias láminas incompletas de miocitos no estriados que pueden ser discontinuas, y por esto en donde no existe muscular de la mucosa, la mucosa se continúa con la submucosa.

2. Submucosa

Esta formada de tejido conjuntivo colágeno laxo, continuo con la de la mucosa en las regiones sin muscular de la mucosa, puede encontrarse tejido linfóide agregado o aislado.

3. Muscular

Consiste en una capa musculoelástica, fuertemente vascularizada, cuyas fibras musculares se distribuyen en dirección circular,

oblicua y longitudinal, inervada por ramas del simpático y parasimpático.

4. Serosa

Similar a todas las descritas en el aparato digestivo.

C. Conducto del Colédoco o Biliar Común.

El conducto del Colédoco recuerda a la estructura de la vesícula biliar, difiriendo en su diámetro y en la presencia de dos capas musculares, la interna circular y la externa longitudinal; en los rumiantes esta capa es gruesa, en los carnívoros delgada y en otras especies discontinua.

D. Fisiología de la vesícula biliar

Los conocimientos existentes sobre la vesícula se basan en estudios realizados en felinos. En este animal la producción de bilis es continua pasando a los conductos biliares y de ahí al colédoco. Su paso al intestino está impedido, durante los periodos interdigestivos por el esfínter de Oddi.

Para que ocurra el vaciado vesicular ésta está dotada de dos tipos de movimientos: las contracciones rítmicas que ocurren dos a seis veces por minuto, con una ligera contracción del volumen vesicular y un débil aumento de presión; y las tónicas que aumentan notablemente la presión y duran de 10-30 minutos. Este tipo de movimientos son los que realmente vacían la vesícula.

Al momento de entrar alimento al intestino se produce la contracción de las paredes vesiculares con el consiguiente aumento

de presión intravesicular y la relajación del esfínter de Oddi:

El colédoco, se cree, también se contrae. Todos estos movimientos dan lugar al vaciamiento vesicular.

El estímulo del vaciamiento es dado primordialmente por el alimento (quimo), principalmente las grasas, y en segundo lugar el ácido clorhídrico. La colesistoquinina que se libera de las paredes intestinales al ser estimuladas por el ácido clorhídrico es también un potente estimulador. También la estimulación por el nervio vago, provoca el vaciamiento, mientras que la acción del nervio esplácnico ejerce el efecto contrario. Los reflejos condicionados como la vista y el olor del alimento también pueden provocar el vaciamiento de la vesícula biliar.

E. Funciones de la vesícula biliar

a) Su función primordial es la de almacenar la bilis, evitando que esta se pierda como sucede en el equino que no tiene vesícula.

b) La concentración de bilis que lleva a cabo la vesícula del cánino la cual es otra función importante.

c) En los animales donde no se lleva a cabo la concentración pero si presentan vesícula biliar, como bovinos, ovinos, caprinos y suinos lleva a cabo una función reguladora de presión. Actúa en realidad como receptáculo accesorio del sistema canalicular.

d) Por último la vesícula añade mucina biliar que producen sus glándulas mucosas.

XII. Absorción

A. Generalidades

El líquido que hay dentro de las células se llama intracelular, y el que está afuera se llama extracelular, la célula depende de este último para llevar a cabo su metabolismo, y esto ocurre mediante el intercambio de sustancias a través de la membrana celular. Las sustancias se transportan o pasan a través de la membrana de dos maneras principales: difusión o transporte pasivo y transporte activo.

La difusión

La difusión significa movimiento libre de sustancias al azar, causados por los movimientos cinéticos normales de la materia, en especial al gradiente de concentración.

Es importante conocer también lo que es la osmosis: es un proceso de difusión de agua que depende de un gradiente de concentración. El agua difunde a través de la membrana, al lado donde exista mayor concentración para mantener un equilibrio (principio de electro neutralidad). Esto es un ejemplo de difusión y ocurre mecánicamente sin necesidad de energía.

Transporte activo

El transporte activo es el movimiento de un metabolito o de un ión inorgánico, a través de una membrana y contra un gradiente de concentración, por lo que necesita y utiliza energía.

Un transporte activo tiene ciertas peculiaridades:

Depende de la cinética de saturación y tiene especificidad para la sustancia transportada.

En los tejidos animales, existen 3 tipos principales de sistema de transporte activo:

1. La bomba de Na^+ y K^+ que emplea energía metabólica para transportar el sodio al exterior celular y el K^+ al interior.
2. Los sistemas de transporte activo de glucosa y otros azúcares.
3. Los sistemas de transporte activo de los aminoácidos.

La bomba de $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ es esencial para el funcionamiento de la bomba de glucosa y aminoácidos.

Bomba de sodio y potasio

El transporte activo funciona sólo si el Na^+ está presente en el lumen del intestino al mismo tiempo que la sustancia que se va a transportar, y que se mueve a través de las microvellosidades en la misma dirección.

La cantidad de Na^+ extracelular es muy elevada, y muy baja dentro de la célula. El K^+ se mantiene a la inversa. Esto sucede gracias a que existe un bombeo de Na^+ continuo y activo hacia el exterior de la célula. Se lleva a cabo mediante un mecanismo conocido como bomba de sodio que existe en todas las células de la economía. La energía requerida para ello se obtiene por una hidrólisis de ATP. Como coenzima interviene una ATPasa que es activada por el sodio. El mismo sistema actúa en contracorriente introduciendo

iones K^+ a la célula. (El potasio intracelular, de alta concentración por cierto, es necesaria para que la célula lleve a cabo varios procesos: es importante para el óptimo funcionamiento de muchas enzimas, para la biosíntesis de proteínas por los ribosomas, y para mantener un potencial de membrana en los tejidos excitables, como el muscular).

El sodio se combina con un transportador que lo lleva a la superficie externa de la membrana, donde se libera el Na^+ , y el portador cambia su composición química ligeramente. Esto le ocurre para convertirse en transportador de K^+ que se une a él, y lo desplaza hacia adentro de la membrana, así queda el mismo transportador que vuelve a sacar Na .

La separación del K^+ y el transportador se lleva a cabo con la influencia de la enzima ATPasa; la energía proviene de $MgATP$. En este caso el magnesio activa a la ATPasa. Sin embargo este mecanismo es más eficaz para transportar Na^+ que K^+ .

Modo de acción de la ATPasa:

Cuando la concentración exterior de K^+ aumenta y en el interior celular hay una elevada concentración de Na^+ , se produce una elevada hidrólisis de ATP. Durante la hidrólisis de ATP, el Na^+ sale de la célula y el K^+ penetra dentro de ella. El K^+ externo, puede ser substituído por otros cationes, pero el Na^+ interno es un requerimiento absoluto para la ATPasa; el Mg^{++} es indispensable, porque forma parte del complejo $Mg-ATP$.

La actividad de la ATPasa es reversible en caso de que la concentración de K^+ interna se eleve y la concentración de Na^+ externa se eleva, fluye K^+ hacia afuera mientras penetra Na^+ , formandose ATP a partir de ADP y fosfato. Así, un gradiente electroquímico de Na^+ y de K^+ a través de la membrana puede propulsar la síntesis de ATP. Esto se ha comprobado en los eritrocitos.

El complejo $Na^+ - K^+$ ATPasa se extiende por todo el espesor de la membrana, con sitios de unión para K^+ y ouabaina (un inhibidor) situados en la superficie externa, y sitios de unión para Na^+ y para el ATP que se encuentran en la superficie interna. Es importante el descubrimiento de que el transporte de glucosa en el intestino se encuentra acomplado con el transporte de Na^+ ; el transporte de glucosa hacia el interior es óptimo cuando existe un gran gradiente de Na^+ hacia la célula (ver absorción de glucosa).

B. Absorción de agua

También el agua atraviesa la membrana intestinal por un proceso de difusión, siguiendo las leyes usuales de la osmosis. Por lo tanto cuando el quimo se diluye la mucosa absorbe agua por este proceso de osmosis. Esto ocurre de igual manera del plasma al quimo cuando este es hiperosmótico, manteniendo así una situación de isosmosis siempre dentro del intestino. Cuando iones y nutrientes son absorbidos también lo es un equivalente isoosmótico de agua. De esta manera antes de que el quimo pase al intestino grueso, gran parte del agua que contiene ya ha sido absorbido.

El agua se absorbe en pequeñas cantidades en el estómago, pero se absorbe muy rápidamente en el intestino.

El transporte "activo" del agua, es consecuencia de la absorción activa de solutos. El agua se mueve a lo largo del gradiente establecido por la bomba de sodio y por diferencia de presión osmótica e hidrostática. Para pasar a plasma, la membrana es relativamente permeable a Na^+ y sólo existe una pequeña diferencia de presión osmótica. El agua fluye siguiendo el gradiente de presión hidrostática.

C. Electrolitos monovalentes

1. El Na^+ como ya se dijo se transporta activamente. La diferencia potencial de 4-8mV entre serosa y mucosa, es la causa del transporte activo que bombea el Na^+ fuera del lumen intestinal hacia plasma.

El transporte activo de sodio disminuye su concentración intracelular, al sacar el sodio al espacio extracelular (al plasma), hasta llegar a un valor bajo. Esto estimula que el sodio, que se encuentra en altas concentraciones en el quimo, difunda hacia el espacio intracelular, sustituyendo así, al sodio que esta saliendo de la célula. ("Esto por supuesto acarrea una cantidad de agua isosmótica necesaria, así agua nueva difunde al espacio intracelular y finalmente al plasma).

En la parte distal del ileon y del intestino grueso, las células pueden absorber iones de Cl^- en forma activa, también con

intercambio de iones de bicarbonato. Esto es importante para contrarrestar la acidez de toxinas bacterianas formadas ahí, especialmente en el intestino grueso. En este caso, salen con el bicarbonato iones de Na^+ y estos, juntos, llevan su equivalente isoosmótico de agua. En casos extremos esto puede producir diarrea.

En general los iones monovalentes son absorbidos fácilmente y en grandes cantidades. También son absorbidos activamente a través de la membrana.

El Cl^- sigue la absorción de Na^+ pasivamente, pero esto varía según la especie, y ocurre en la parte alta del intestino.

El K^+ se mueve pasivamente, únicamente en respuesta a el gradiente de concentración. Además de formar parte de la bomba de Na^+ y K^+ .

El bicarbonato (HCO_3^-) se absorbe de manera secundaria a la secreción de H^+ , además, cuando hay formación de CO_2 durante su difusión a través del lumen, o debido al modelo doble de intercambio (Na^+ por H^+ y Cl^- por HCO_3^-).

D. Absorción de cationes divalentes

1. El Ca^{++} se absorbe en el duodeno principalmente por un proceso que consta de dos pasos: a) del lumen a la mucosa, b) de mucosa al plasma. Ambos pasos requieren de vitamina D, y el segundo de oxidación fosforilativa.

La principal forma de absorción de Ca^{++} es el fosfato de calcio, seguida por carbonato, tartrato y oxalato de calcio. La absorción de Ca^{++} aumenta con la presencia de azúcares y aminoácidos básicos. La lactosa aumenta marcadamente la absorción de éste.

Puede presentarse como sal insoluble del ácido ftico (éster hexafosfórico de inositol) que esta presente en los cereales y no se absorbe como tal. Sin embargo la fitasa, una enzima que se encuentra en la mucosa del ileon, cataliza la hidrólisis del fitato y ácido ftico dejando libre al Ca^{++} , y permitiendo así, que se absorba.

Los iones Ca^{++} son absorbidos generalmente en el duodeno y ésta absorción esta controlada exactamente según los niveles de necesidad que tenga la economía. Probablemente la hormona paratiroidea tenga gran influencia sobre la absorción de Ca^{++} . Además la vitamina D acelera su absorción.

2. El Mg^{++} probablemente se absorbe activamente a todo lo largo del intestino delgado, aunque no se sabe exactamente su mecanismo de absorción.

3. La absorción de Fe^{++} es influenciada por el estado nutricional del individuo, y parece ser que el mecanismo de regulación de absorción es el epitelio columnar del duodeno.

Hay un mecanismo intestinal que incluye un transportador que regula el paso del lumen al plasma. El ion ferroso que entra a la mucosa epitelial, se oxida rápidamente a hidróxido férrico, que se

combina con la apoferritina. Dentro de la mucosa, se reduce el ion férrico a ferroso, y se forma la ferritina permitiendo la absorción adicional de hierro porque la mantiene en "almacenamiento". La capacidad de unión de la apoferritina, puede limitar la absorción de hierro. Una vez en la célula el hierro se oxida y la transferrina lo toma y lo transporta en el plasma en forma de Fe^{++} trivalente. El hierro que no es tomado del intestino por la transferrina, se pierde con la descamación del epitelio.

E. Absorción de carbohidratos

Los carbohidratos de la dieta, se presentan para su absorción en forma de mono y disacáridos principalmente.

Absorción de disacáridos:

Algunos disacáridos se absorben y se hidrolizan dentro de la célula epitelial (sacarosa, maltosa y lactosa). La lactosa se absorbe en duodeno, la maltosa e isomaltosa en yeyuno e ileon.

Recientemente se ha propuesto un transporte de carbohidratos relacionados a unas disacaridasas. En este sistema, la disacaridasa es vectorial, esto es, capaz de hidrolizar a la sacarosa, a glucosa y fructosa y transferirlas en dirección intracelular. Este sistema es independiente de Na^{+} y no ha podido ser comprobado por completo.

1. Absorción de monosacáridos

La mayoría de las pentosas pueden ser absorbidas pasivamente, pero las hexosas son absorbidas por un transporte activo, principal-

mente. Para este tipo de transporte, se requiere tiamina, piridoxina, sodio, agua ácido pantoténico, etc.

Se sabe que la energía libre estandar de hidrólisis del ATP, podría teóricamente rendir energía más que suficiente para transportar un mol de glucosa contra un gradiente 10 veces mayor.

Los derivados de la glucosa con alguna modificación en el Cl^- sí son transportados, pero cuando el grupo sustitutivo es demasiado grande, la mucosa es incapaz de transportar el compuesto.

2. Transporte de glucosa

Se ha postulado que la glucosa se transporta por un método conocido con el nombre de contransporte. Este es un transporte específico, que puede también captar Na^+ en otro centro, y llevar a la glucosa y al Na^+ dentro de la célula.

Se cree que existe un portador que tiene un lugar para captar ambos la glucosa y el Na^+ y transportarlos al interior de la célula. Los dos tienen que unirse simultáneamente, sino el transporte no ocurre. La energía para esto proviene de la diferencia de concentración de Na^+ entre exterior e interior. Cuando el Na^+ difunde al interior de la célula "tira" del portador y por tanto también la glucosa.

Si la concentración externa es mucho mayor que la interna, el Na^+ ligado al transportador, tenderá a trasladarse hacia adentro, a favor del gradiente de Na^+ . El transportador liga a la glucosa y la arrastra al interior celular.

De esta manera, se puede pasar glucosa contra un gradiente de glucosa, siempre que el gradiente hacia dentro del Na^+ producido por la $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATPasa, exceda al gradiente hacia afuera de la glucosa.

La energía requerida para transportar glucosa al interior de la célula, la proporciona el gradiente hacia adentro de Na^+ producido por la ATPasa, mediante dos pasos:

1. La $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ - ATPasa bombea Na^+ al exterior de la célula, para crear un gradiente de Na^+ dirigido al interior a expensas de ATP.

2. El gradiente hacia el interior de Na^+ así inducido, tira de la glucosa hacia el interior celular, gracias a el transportador pasivo que posee por lo menos 2 centros de unión, uno para Na^+ y otro para glucosa.

La fructuosa es convertida en glucosa antes de penetrar a la sangre portal, esto ocurre dentro de la célula epitelial.

Las glucosas D y L, la galactosa y la fructosa, se absorben activamente en el siguiente orden: galactosa, glucosa, fructuosa, manosa, xilosa y arabinosa.

La fructosa puede ser absorbida pasivamente por difusión. Una vez que ha penetrado a las células de la mucosa, se convierte en ácido láctico o en glucosa. Esto no sucede en todas las especies. Cuando se encuentra en grandes concentraciones la fructosa, se absorbe como tal. Esto también sucede en diabetes sacarina o pancreática.

En los suínos recién nacidos, la fructosa se absorbe como tal. La tasa de absorción de fructosa, es proporcional a la concentración. La utilización de fructosa, y la actividad de fructoquinasa del hígado, aumentan con la edad. También la concentración de fructosa en el suino recién nacido, es muy alta, y desaparece algunas horas después de haber nacido. Se excreta principalmente por orina. A pesar de la alta concentración de fructosa, los suínos son incapaces de metabolizarla antes del 5° día.

3. Inhibición de la absorción de glucosa.

La Ouabaina es un glucósido cardíaco que es capaz de alterar la excitabilidad del músculo cardíaco, función que depende del equilibrio de Na^+ y K^+ . Esta inhibe la actividad de la ATPasa.

La Ouabaina bloquea la absorción de la glucosa. Esto parece reflejarse en la inhabilidad de la célula epitelial de transferir Na^+ del lumen al plasma. Este glucósido causa que se equilibre la concentración de Na^+ en ambos lados de la membrana, desaparece el gradiente, y se imposibilita el transporte de glucosa.

La glucosa y galactosa compiten por el mismo sitio de absorción. La xilosa y la 6 desoxiglucosa pueden usar el mismo transportador que glucosa, pero éste tiene mayor afinidad por ésta última. La D-glucosamina no es transportada, pero puede inhibir la absorción de glucosa.

Los dipéptidos y algunos aminoácidos interfieren con el transporte activo de glucosa. La glicina-alanina-alanina, leucina-alanina, etc. inhiben también el transporte activo de glucosa. Los dipéptidos

que son más efectivos en inhibir la absorción de glucosa, son aquellos que se hidrolizan al pasar a plasma. Los que se hidrolizan en las microvellosidades, son menos activos.

Se cree que la inhibición del transporte activo de glucosa, no es completa y que esto puede deberse, ya sea a que el transportador tiene mayor afinidad por glucosa, o que hay otro mecanismo activo de transporte de glucosa. También se sabe que existen algunos tóxicos metabólicos que bloquean la absorción de la glucosa.

F. Absorción de proteínas

La absorción de proteínas intactas es mínima sin embargo, se ha demostrado que se puede absorber péptidos intactos de caseína, hidroxiprolina y de pasta de soya digerida. La caseína contiene un fosfopéptido que es resistente a la hidrólisis enzimática. Durante las primeras horas de vida, sin embargo, sí se absorben anticuerpos intactos, por ejemplo en el suino no hay transferencia placentaria de anticuerpos y los recién nacidos de esta especie, adquieren sus anticuerpos a través del calostro. Las globulinas son protegidas por un inhibidor de la tripsina, que se encuentra en el calostro.

La región proximal del intestino delgado, puede transmitir IgG intactas, mientras que la región distal, no. Puede haber 2 mecanismos: la IgG se une a un receptor que la protege, y el otro mecanismo es la absorción de fragmentos de bajo peso molecular.

La cantidad de inmunoglobulina transportada después de una administración intraduodenal, es proporcional al grado de endocitosis. En el suino, la endocitosis es la ruta principal para el transporte de macromoléculas. El calostro de la cerda, estimula la formación de vesículas endocitóticas.

Absorción de aminoácidos

Los aminoácidos se absorben a todo lo largo del intestino delgado. Se absorben rápidamente y en el siguiente orden: glicina, alanina, cistina, acetilcolina, glutamina, valina, metionina, leucina, tripsina e isoleucina.

En concentraciones bajas, la absorción neta es proporcional a su concentración en el lumen, y es independiente de la naturaleza del aminoácido. La absorción de aminoácidos puede ser mucho más rápida que su digestión, así es que en circunstancias normales, los aminoácidos se van absorbiendo a medida que se van digiriendo.

Se sabe además que el fosfato de piridoxal (derivado de la piridoxina) es necesaria para el transporte de muchos.

Existen varias teorías para la absorción de aminoácidos, a continuación explicaremos las dos más aceptadas que son, mediante sistemas de transporte y mediante el ciclo del glutatión.

Sistemas de transporte:

Parece ser que los aminoácidos se absorben mediante 5 sistemas de transporte:

1. Pequeños aminoácidos neutros: Este grupo incluye a histidina. Es el más eficiente y opera a grandes concentraciones. Estos aminoácidos se absorben más rápido que los básicos y los hidrofóbicos.

2. Aminoácidos básicos: Es el grupo que comprende ornitina, arginina y lisina, y puede ser usado por cistina. Se inhibe por algunos aminoácidos neutros, como metionina.

3. Grandes aminoácidos neutros

4. Aminoácidos básicos

5. El aminoácido prolina.

Estos sistemas transportan determinado grupo de aminoácidos estrechamente relacionados, funcionan en un pH óptimo, tienen sustratos específicos y son inhibibles competitivamente por aminoácidos análogos.

Cierto número de aminoácidos neutros, compiten por el mismo sistema de transporte a través de la membrana celular.

Los aminoácidos se pueden absorber por medio de un transporte activo.

El mecanismo del transporte aminoácidos se encuentra ligado a las microvellosidades. La célula de absorción metaboliza ornitina y arginina, de tal manera que estos aminoácidos aparecen en menor concentración en el sistema porta, de la que se esperaría. La metionina es transformada a solfóxido de metionina, antes de ser transportada por el sistema porta.

. Los ácidos glutámico y aspártico, sufren una transaminación, para producir alanina que se libera en el sistema porta.

La absorción de aminoácidos, es un proceso que requiere energía y oxígeno. Se requiere de Na^+ externo, para impulsar al transporte de los aminoácidos hacia el interior de la célula. Cuanta mayor es la concentración externa de Na^+ , mayor es la capacidad del sistema de transporte de aminoácidos para introducirlos a la célula.

El transporte puede requerir la formación de un transportador que tenga sitios de unión muy similares al utilizarlo para la glucosa para los aminoácidos y para el Na^+ . En la superficie de la mucosa, se forma un complejo binario entre los aminoácidos y el transportador. Después se une al Na^+ . Los ácidos catiónicos forman un complejo binario más estable que los aniones. Se ha postulado que el transportador se mueve a través de la membrana, y libera primero aminoácido y luego el Na^+ . El Na^+ se bombea activamente hacia afuera y el aminoácido se difunde a través de la membrana. Este último transporte depende de la concentración de aminoácidos y no de Na^+ . Todos los aminoácidos neutros comparten su sitio común de unión en el transportador.

Ciclo de glutación para el transporte de aminoácidos

A. Meister (1973) ha desarrollado una hipótesis nueva para el transporte de aminoácidos, constituye un ejemplo de transportación de grupo, según la cual, el sustrato transportado aparece en el interior celular en una forma química distinta. El ciclo de la glutación, comprende a una secuencia de 6 enzimas que se han aislado del cerebro, riñón y mucosa intestinal. Una de las

enzimas esta ligada a la membrana, mientras que las otras residen en el citoplasma. También esta implicado el tripéptido glutatión (Glutamil-cisteinil-glicina).

G. Absorción de grasa (introducción)

Los ácidos grasos de cadena corta, se absorben por la célula epitelial, y pasan al sistema porta, donde son transportados al hígado. Sólo la leche es rica en ácidos grasos de cadena corta.

Absorción de colesterol

Hay dos fuentes de colesterol: el que viene en la dieta y el endógeno proveniente de la bilis y de las células del intestino que se estan descamando. El colesterol es absorbido junto con la grasa, en forma de micelas. Existe una colesterol esterasa en el jugo pancreático.

Aunque el colesterol entra al epitelio a una tasa comparable a la de las grasas, una vez dentro de la célula, se acumula y se libera muy despacio. Mucho de este colesterol se pierde al descamarse las celulas de epitelio intestinal.

Una vez absorbido el colesterol, es esterificado (aprox. 2/3 del colesterol que aparece en la linfa, está esterificado). El colesterol se transporta a la linfa, formando parte de los quilomicrones.

Mecanismos de absorción de lípidos:

Los lípidos de la dieta consisten principalmente de triglicéridos. Son insolubles en agua, y aún así, a todo lo largo del intestino se absorben por la mucosa intestinal y aparecen en

la linfa torácica como quilomicrones. Para llevar a cabo este proceso, se realizan funciones en el lumen intestinal y en las células columnares del epitelio.

a) Fase luminal: Los triglicéridos son emulsificados por la acción de las sales biliares. Esta emulsión es el blanco para la lipasa pancreática, que actúa en la interfase entre la gota de aceite de la emulsión y la fase acuática.

Los triglicéridos emulsificados se hidrolizan por la lipasa, formando 2 monoglicéridos, ácidos grasos libres y glicerol. Lo más común es que el 2 monoglicérido + ácidos grasos libres + sales biliares + otros componentes como colesterol, fosfolípidos, vitaminas liposolubles, etc. formen una micela. En esta forma, los monoglicéridos y los ácidos grasos son transportados a la superficie de las microvellosidades de las células epiteliales. Al entrar en contacto con estas superficies tanto los monoglicéridos como los ácidos grasos inmediatamente difunden a través de la membrana epitelial dejando las micelas de ácido biliar en el quimo. Regresan así al quimo y recogen más ácidos grasos y monoglicéridos, transportándolos de igual manera a los ácidos biliares que "remolcan" las grasas para que éstas puedan ser absorbidas.

Penetración: Los ácidos grasos y monoglicéridos son absorbidos probablemente por difusión, que es independiente de temperatura y no requiere energía.

b) Fase intracelular: En las células intestinales de la mucosa, se encuentran sistemas enzimáticos, que convierten a los ácidos grasos libres + monoglicéridos, en triglicéridos.

Los ácidos grasos libres van al retículo endoplásmico, donde son activados a sus derivados de CoA y resintetizados a triglicéridos, por la acción de un complejo multienzimático que cataliza la hidrólisis de los esteres de colesterol.

La síntesis de los triglicéridos, requiere de energía en la forma ATP, de Mg^{++} y CoA. Los ácidos grasos activados, se combinan con glicerofosfato, para formar ácido fosfatídico, que después de perder su grupo fosfato, se convierte en un diglicérido. Este se une a otro ácido graso activado, para formar el triglicérido. El diglicérido también puede ir a la formación de fosfolípidos. La esterificación directa de los monoglicéridos absorbidos a diglicéridos y triglicéridos, se conoce como poza de monoglicéridos.

Si no hay ácidos grasos activados disponibles, los monoglicéridos pueden ser hidrolizados a glicerol + ácido graso.

Si los ácidos grasos están disponibles, pero no hay monoglicérido, la biosíntesis de triglicérido puede ocurrir vía el método de alfa glicerofosfato. El glicerol puede provenir de glucosa.

El paso final en la síntesis y transporte de triglicéridos, es la formación de quilomicrones que son transportados a la

linfa. Los quilomicrones están cubiertos por una proteína que forma menos del 1% del peso del quilomacrón (una beta-proteína esencial para la ausencia de éstos). Mientras se reduce la síntesis de triglicéridos, también se producen fosfolípidos y proteína que se combinan, y junto con ésteres de colesterol, forman la beta-proteína que es la cobertura del quilomacrón. Esta proteína sirve para evitar que los quilomicrones se adhieran a las paredes linfáticas. Estos pasan a través de la membrana basal y van al conducto linfático. La masa globulosa junto con su revestimiento de proteína es pasada entre los espacios intercelulares y de ahí pasa al quilífero central de cada vellosidad. De ahí va al sistema linfático y al organismo en general.

H. Absorción de vitaminas

Las vitaminas hidrosolubles son absorbidas por la mucosa intestinal, junto con otros constituyentes de los alimentos. Se absorben por difusión pasiva y por mecanismos que facilitan el movimiento de agua.

El ácido fólico contiene 3 ácidos glutámicos, ácido paraaminobenzoico PABA y Pterina. Se hidroliza en intestino, y forma un derivado glutámico que se puede absorber. El transporte pasivo, depende de un pH ácido. Se ha observado una ATPasa, que se encuentra en la superficie celular y que depende de Mg^{++} , que hidroliza el ATP y genera los protones necesarios para la acidificación de un microambiente donde se absorbe pasivamente el soluto neutro.

Para la vitamina B₁₂ o cobalamina existe una absorción pasiva y una activa. La absorción pasiva es rara y se realiza sólo en la presencia de grandes cantidades de B₁₂. El mecanismo de absorción activa es más común y esta mediada por la producción del factor intrínseco que opera en el íleon. Se sabe que se requiere de Ca⁺⁺ y/o Mg⁺⁺. El factor intrínseco no se absorbe, y la B₁₂ se libera antes de entrar a la célula de la mucosa. Una vez que la B₁₂ atraviesa la mucosa intestinal, entra a la sangre unida a un transportador (ver fisiología de intestino delgado).

Absorción de vitaminas liposolubles

Las vitaminas liposolubles se absorben bajo las mismas condiciones que los lípidos.

La vitamina A o retinol se absorbe principalmente en la forma de ésteres de la vitamina A, alcohol con ácidos grasos. Los ésteres se hidrolizan en el lumen, pero se reesterifican en la célula epitelial. La presencia de la bilis, es necesaria para la absorción de caroteno, pero no para la vitamina A.

Los ésteres de retinol se hidrolizan en el intestino, se reesterifican a palmitato y se transportan en los quilomicrones.

La absorción de las vitaminas liposolubles requiere de la presencia de sales biliares para la formación de micelas.

La vitamina D (Calciferol) en intestino, se absorbe rápidamente y depende de que la absorción de lípidos en intestino sea normal. Esta vitamina ayuda a la absorción de Ca⁺⁺ intestinal formando, en las células del epitelio, una proteína con gran

afinidad por el calcio, que junto con una ATPasa dependiente de calcio es requerida para la absorción de éste.

Las vitaminas E (tocoferol) y K (filloquinona) son absorbidas igual a los demas lípidos en intestino delgado.

CUADRO N° 4

ENZIMAS

NOMBRE	ORIGEN	ZIMOGENOS Y/O ENZIMAS	ACTIVACION Y CON- DICIONES OPTIMAS	SUSTRATOS Y/O MODO DE ACCION	PRODUCTOS
SALIVA	Glándulas pa- rótidas, sub- maxilar, sub- lingual y otras	Alfa amilasa Fosfatasa Anhidrasa Carbónica	Requiere Cl y Ca++ pH óptimo 6.6 a 6.8 pH de 6.6 a 6.8 Requiere Zn++	Hidroliza el enlace glucosídico alfa 1-4 Hidrólisis de éste- res de ácido fosfó- rico Transporte de CO ₂ producción de H ₂ CO ₃	Dextrina Dextrina límite Maltotriosa Maltosa Ortofosafa- tos (H ₂ PO ₄ y HPO ₄) H ₂ CO ₃
JUGO GASTRICO	Glándulas 1. Cardiales 2. Fúndicas a) Cuello b) Princi- pales	Mucoproteína Mucoproteína Pepsinógeno Prorenina (Rumiantes)	Pepsina Retina	Endopeptidasa grupo amino de fen, tri, tir y con me- nor actividad sobre leu y residuos áci- cos caseína	Proteasas Peptonas Péptidos Paracaselnato de calcio

NOMBRE	ORIGEN	ZIMOGENOS Y/O ENZIMAS	ACTIVACION Y CONDICIONES OPTIMAS	SUSTRATO	PRODUCTO
	PRINCIPALES	Gelatinasa	pH de 6	gelatina	gelatina líquida
		Lipasa		Hidrólisis de ésteres, de ácidos grasos de cadena corta.	glicerol más ácidos grasos
		Ureasa		Urea	NH ₄ y CO ₂
	PARIETALES	Solución de HCl		Activación de proenzimas y desnaturalización	
	PILORICA	Anhidrasa Carbónica			
		Mucoproteínas Factor intrínseco			

NOMBRE	ORIGEN	ZIMOGENOS Y/O ENZIMAS	ACTIVACION Y CONDICIONES OPTIMAS	SUSTRATOS	PRODUCTOS
Jugo	Acinis	Tripsinógeno	Enteroquinasa Tripsina	Endoproteasa: grupo carboxílico de arg y lis.	
Pan-creá-tico	glan-dula-res del pancreas	Quimotripsinógeno	Tripsina	Endoproteasa: grupo carbox. de fen, tir y trip	
		Proelastasa	tripsina	Elastasa Endoproteasa: residuos neutros y alifáticos	Dipéptidos
		Procarboxipeptidasa A	tripsina	Carboxipeptidasa A Exoproteasa: grupo carboxílico de los a.a. excepto arg y lis.	y
		Procarboxipeptidasa B	tripsina	Carboxipeptidasa B Exoproteasa: g. carboxílico de arg y lis	Aminoácidos
		Colagenasa	tripsina	Colagenasa Endoproteasa: enlace pro-gli	
		Prolipasa	bilis	Lipasa Hidrólisis de ésteres de T.G. en posición I y 3	Beta M.G. 2 ac. grasos
		Colesterol esterasa	bilis pH alcalino	Colesterol esterasa Hidrólisis de los ésteres de colesterol	Colesterol
		Profosfolipasa A	bilis y tripsina	Fosfolipasa A Hidrólisis de lecitina	lisolecitina y ac. graso
		Profosfolipasa B	bilis y tripsina	Fosfolipasa B Hidrólisis de lisolecitina	fosforil colina glicerol ac. graso

CONTINUACION CUADRO No. 4

NOMBRE	ORIGEN	ZIMOGENOS Y/O ENZIMAS	ACTIVACION Y CONDICIONES OPTIMAS	SUSTRATOS	PRODUCTOS
		Ribonucleasa	Ribonucleasa	Hidrólisis de polinucleótidos de DNA	nucleótidos
		Deoxiribonucleasa	pH 6.8	Hidrólisis de polinucleótidos de DNA	nucleótidos
		Alfa-amilasa	pH 6.6 a 6.8	Hidrólisis del enlace glucosídico de alfa 1-4	Maltosa Maltotriosa Oligosacáridos

SIMBOLOS Y ABREVIATURAS UTILIZADAS

AAC	-	Amino Acidos
Prots.	-	Proteinas
Int.	-	Intestino
C.K.	-	Ciclo de Krebs
Peq.	-	Pequeños
→	-	Estimula
ooooo>	-	Inhibe
Vit.	-	Vitamina
Vits.	-	Vitaminas
CoA	-	Coenzima A
g	-	Grupo
T.G.	-	Triglicéridos
M.G.	-	Monoglicéridos
Arg.	-	Arginina
Lis.	-	Lisina
Fen.	-	Fenilalanina
Tir.	-	Tirosina
Trip.	-	Tripsina
Pro.	-	Prolina
Gli.	-	Glicina
Leu.	-	Leucina

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- Adams Donald R. Canine Anatomy, a Systemic Study. Ames: Iowa University Press. 1986.
- Andrew Warren, and Hickman Cleveland P., Histology of the Vertebrates. Saint Louis: The C.V. Mosby Company., 1974.
- Banks J. William. Histología Veterinaria Aplicada. México, D.F.: Editorial Manual Moderno, 1986.
- Bone Jesse F., Animal Anatomy and Physiology, 2a. ed. Reston Virginia: Reston Publishing Company. 1982.
- Bresse G., Morphologie et Physiologie Animale. Paris: Libraire Larousse., 1973.
- Buddecke E. Elementos de Bioquímica para el estudiante de medicina y biología. Barcelona: Ediciones Omega. 1983.
- Church D.C., Digestive Physiology and Nutrition of the Ruminants. 2 Vols. Published by D.C. Church., pp: 130-132.
- Dellmann Horst-Dieter. Veterinary Histology., Philadelphia: Lea and Febiger. 1971.
- Dellmann Horst-Dieter, Brown Esther. Textbook of Veterinary Histology. 2a. ed. Philadelphia: Lea and Febiger. 1981.
- Dukes H. H., Swenson M.J. Fisiología de los Animales Domésticos. 2 vols. México: Aguilar Editor, S.A. 1981.
- Ettinger Stephen J. Textbook of Veterinary Internal Medicine, Diseases of the Dog and Cat. 2a. Ed. 2 Vols. Philadelphia Pa: W. B. Saunders Co. 1983.
- Evans E. Howard, and de La Hunta Alexander. Disección del Perro de Miller. Philadelphia: W.B. Saunders Company., 1971.

- Filotto U. y Chiericato G.M., Ricerche Istologiche ed Istochimiche sull'epitelie del Rumine de Vitelloni Alimentati con Diete Caratterizzate da un Diverso Contenuto di Maiz Vaporizzato e Schiacciato., Clinica Veterinaria., pp. 100-102 y 86-100. 1977.
- Filotto U. Rilievi Morfologici ed Istochimici sulla Linina Propia della Mucosa dell'Omaso., Clinica Veterinaria., pp.: 77-85 100-102. 1977.
- Franson R.D. Anatomy and Physiology of Farm Animals. 2a. Ed. Philadelphia: Lea and Febiger. 1974.
- Getty Robert. Sisson y Grossman: Anatomía de los Animales Domésticos. 5a. ed. 2 vol. Barcelona: Salvat Editores. 1982.
- Gürtler H., Ketz H. A., Kolb El, Schröder L., Siedel H. Fisiología Veterinaria. 2 vols. Zaragoza España: Editorial Acribia. 1987.
- Guyton Arthur C. Tratado de Fisiología Médica, 5a. ed. Philadelphia: W.B. Saunders Company., 1977.
- Ham Arthur. Tratado de Histología. 7a. Ed. México D.F.: Nueva Editorial Interamericana. 1975.
- Hoeller H., Fecke M., Schaller K., Permeability of Thiamine of the Sheep Rumen Wall in Vitro. Journal of Animal Science. Vol. 44 (1) pp. 138-161. 1977.
- Junqueira L.C., y Carneiro J., Histología Básica. Barcelona: Salvat Editores, S.A. 1977.
- Lassiter J. W., Edwards Hardy Jr. Animal Nutrition. Reston, Virginia: Reston Publishing Company Inc. 1982.
- Lehninger Albert L. Bioquímica. 2a. ed. Barcelona: Ediciones Omega. 1988.
- Maynard Leonard A., et. al. Animal Nutrition. New York: Mc Graw Hill Book Company., 1979.

- Mc Donald P., Edwards R.A., Greenhalgh J.F.D., Nutrición Animal. 3a. ed., Zaragoza España: Editorial Acribia. 1986.
- Meyer Jones L. Booch Nicolas, H., and Mc Donald Leslie E. Veterinary Pharmacology and Therapeutics, 4a. ed. Ames, Iowa: The Iowa State University Press., 1977.
- Nomina Anatómica Veterinaria. México: Editorial Aedos, 1975.
- Nusshag W. Anatomía y Fisiología de los Animales Domésticos. Zaragoza: Edsitorial Acribia. 1977.
- Ruckebusch Y. y Thivend P. Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. International Medical Publishers. MTP Press Limited. 1979.
- Schwarze E., Schröder L. Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo II. Zaragoza: Editorial Acribia. 1970.
- Seren E., Diagnostica e Terapia delle Malatte Degli Stomaci del Bovini Milano: Instituto Editorial Cisiliano. 1971.
- Strombeck Donald R., Small Animal Gastroenterology. Davis, California: Stonegate Publishing. 1979.
- Swenson Melvin J. Dukes' Physiology of Domestic Animals. 8a. ed. Londres: Cornell University Press. 1970.