

Factores estructurales de la pared celular del forraje que afectan su digestibilidad

Rafael Ramírez Orduña,* Roque Gonzalo Ramírez Lozano,** Francisco López Gutiérrez***

Los rumiantes han desarrollado la habilidad de utilizar el material vegetativo de las plantas como su única fuente de nutrientes, por medio de los microorganismos que alojan en su rumen. Aproximadamente del 35 a 80% de la materia orgánica (MO) de los tejidos vegetales está contenida en la pared celular, la cual proporciona rigidez estructural a la planta. Sin embargo, los rumiantes que dependen exclusivamente de las plantas consumidas en libre pastoreo obtienen sólo de un 30 a 40% de la energía digestible consumida de la pared celular del forraje.¹ Se han reportado animales que consumen altos niveles de forraje con alta concentración de pared celular y tienen baja digestibilidad y, por lo tanto, la disponibilidad de energía en su dieta es limitada.² Dependiendo de la constitución de la pared celular, su digestibilidad varía; de 100% en las células mesófilas a 0% en el xilema, esta variación ocurre en diferentes tejidos dentro de una parte de planta y entre tejidos similares en diferentes especies de forraje.³

Dependiendo del tipo de tejido y a medida que la célula de la planta madura, la pared celular se ensancha y comúnmente produce una pared secundaria de composición distinta con una notable deposición de constituyentes aromáticos, por lo que ocurren concomitantemente cambios químicos y anatómicos, afectando la digestibilidad. Sin embargo las diferencias en estructura pueden o no influir significativamente la tasa y grado de digestión del forraje; por ejemplo, las diferencias conformacionales entre la orientación de los componentes fenólicos relativas a los polisacáridos con los que se asocian, pueden sólo ser importantes si dichos polisacáridos contribuyen, en cantidades significantes, a la composición total de un tipo particular de tejido susceptible a la degradación. Asimismo, es posible que una mo-



Celtis pallida (granjeno).

derada lignificación pueda limitar el acceso microbial a los tejidos y un mayor grado de lignificación no tenga ningún efecto a menos que se disemine a otros tejidos.⁴

Generalidades sobre la pared celular

Descubrimientos recientes han cambiado la noción sobre la estructura rígida y estática asignada a la pared celular, por la de una extensión virtual del citoplasma. Se ha encontrado que las paredes celulares, particularmente las primarias, poseen marcadores de superficie que predicen patrones de desarrollo y marcan posiciones dentro del vegetal,^{5,6} asimismo, contienen componentes de señalamiento y co-

*Depto. de Zootecnia, Universidad Autónoma de Baja California Sur. A.P. 676, La Paz, BCS. **Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. A.P. 142, Suc. F, San Nicolás de los Garza, N.L., 66451. e-mail: roqramir@fcb.uanl.mx. ***Depto. De Desarrollo de Tecnología, CICIMAR, A.P. 592, La Paz, BCS

municación por la continuidad simplástica mediante los plasmodesmos.⁷

Las paredes celulares también mantienen continuidad molecular con la membrana plasmática y el citoesqueleto⁸ y conexiones firmes con la membrana plasmática, debido a adaptaciones al estrés osmótico.⁹ Señales de la pared celular provocadas por la predación de insectos inducen la producción de moléculas de defensa,¹⁰ formándose capas de proteínas y lignina, como respuesta a la invasión de patógenos fúngicos y virales.^{11,12}

Por otra parte, para que las células alcancen su forma funcional e individualidad tienen que elongarse y diferenciarse. La expansión coordinada y la diferenciación de las células individuales se logran por alteraciones sutiles de la estructura química de los componentes de la pared y las determinantes mecánicas de la forma de la célula.^{13,14}

Así, se puede apreciar que la pared celular primaria es una matriz extracelular químicamente dinámica, con un mosaico de respuestas y llena de diversas formas y funciones. Existen grupos de trabajo a escala mundial que estudian la pared celular desde varios ángulos: sus propiedades físicas y químicas, su participación en la resistencia a enfermedades, en el reconocimiento celular, como fuente de oligosacáridos con actividad biológica, y su digestibilidad.

Fibra detergente y fibra dietaria

El sistema de análisis que usa detergentes fue originalmente desarrollado para resolver el problema analítico relativo a la dieta de rumiantes, específicamente de forrajes. El objetivo del análisis es fraccionar el alimento en entidades químicas de acuerdo a su disponibilidad nutritiva¹⁵. La fibra es un producto analítico con características nutricionales que describe a aquellos componentes del forraje de baja solubilidad en un sistema de solventes específicos (detergente ácido y neutro) y son relativamente menos digestibles que el almidón. Este sistema reconoce que las asociaciones fisicoquímicas de los macropolímeros constituyentes son más importantes en determinar su disponibilidad que la composición química intrínseca. Basándose en esto, Van Soest¹⁵ señala que este sistema reconoce dos fracciones: La primera fracción (soluble en detergente neutro) corresponde al contenido celular, compuesta por carbohidratos no estructurales, lípidos, la mayor parte

de las proteínas y fibra soluble (también llamada polisacáridos no-almidón), esta última corresponde a las pectinas y b-glucanos, los cuales son solubles pero resistentes a las enzimas de mamíferos, son componentes de la pared celular que no tienen enlaces covalentes con la lignina y están completamente disponibles a la fermentación en el rumen.

La segunda fracción (insoluble en detergente neutro) corresponde a la pared celular insoluble, cuya disponibilidad está controlada por las características estructurales que ligan a la celulosa, hemicelulosas y lignina. Como pasos posteriores, las hemicelulosas son disueltas en detergente ácido, y la fracción insoluble (fibra detergente ácido), representada por lignina y celulosa principalmente, puede ser tratada con permanganato de potasio o ácido sulfúrico, para separar la celulosa de la lignina. En el campo de la nutrición humana y de animales no rumiantes, se han desarrollado otros métodos gravimétricos para el aislamiento de todas las fracciones resistentes a las enzimas de mamíferos, incluyendo la llamada fibra soluble, dentro de estos el método de Prosky¹⁶ ha sido reconocido por la AOAC¹⁷ como un procedimiento válido para la determinación de fibra dietaria total.

Aparentemente no existen sistemas químico-analíticos que separen a los carbohidratos estructurales en fracciones digestibles e indigestibles. Dicha separación es más obtenida por el uso de bacterias ruminales, por métodos enzimáticos o por pruebas de digestibilidad in vivo e in situ.¹⁸

Estructura y digestibilidad de la pared celular

La estructura y función de la pared celular está controlada por la composición y organización de los componentes individuales. La pared celular está compuesta principalmente de azúcares dispuestos en polisacáridos de composición y estructura variable, ácido hidroxicinámico, lignina, proteína, iones y agua.^{19, 20}

Los estudios sobre la composición de la pared celular y digestibilidad generalmente utilizan tejidos de plantas, que son una mezcla homogénea de tipos celulares. Las paredes de diferentes tipos celulares varían mucho en sus características de digestión, por lo que dichos estudios son difíciles de interpretar a escala molecular, debido a la mezcla de características químicas y de digestión de los muchos tipos



Acacia greggi (uña de gato).

celulares.^{21 22}

La caracterización estructural de la pared de tipos celulares individuales es crítica para la determinación de la relación de los componentes de la pared y la digestibilidad; sin embargo, existen pocos estudios cuantitativos sobre la composición de los diferentes tipos celulares, debido a las dificultades en la separación de los tipos específicos de células en los tejidos de las plantas.²³

Estudios con tipos celulares de *Lolium perenne* y *L. multiflorum* reportan que el contenido de xilosa fue mayor en la pared celular de células fibrosas que en las mesófilas, reflejando un mayor contenido de hemicelulosa en las células fibrosas, la concentración de ácidos fenólicos eterificados y grupos acetilo también fueron considerablemente mayores en las células fibrosas.²³ Las células mesófilas fueron degradadas más rápido que las fibrosas, no encontrándose evidencias de una degradación preferencial de algún polisacárido componente de la pared celular durante la fermentación, dado que los monosacáridos constituyentes desaparecieron a una tasa similar a la desaparición de la materia seca (MS). Los autores concluyen que el grado de lignificación y la formación de complejos lignina-carbohidratos son los factores que controlan la degradación de la pared. Este y otro trabajo con paja de cebada indican que todos los polisacáridos dentro de la matriz de la pared celular son igualmente afectados por la lignificación.²³

En otros estudios, la tasa de degradación de la celulosa no cambió cuando la pared celular fue delignificada; sin embargo, la reducción en el tamaño de partícula (lo cual incrementa el área superfi-

cial) tuvo un efecto positivo sobre la degradación de la celulosa. La delignificación incrementó la tasa de degradación de polisacáridos no celulósicos en un grado mayor que la reducción del tamaño de partícula, por lo que los autores consideran que las características estructurales limitan la degradación de la celulosa más que la lignina, pero que la lignina tiene un efecto más profundo sobre los polisacáridos no celulósicos dentro de la matriz de la pared celular.²⁴

El grado de digestión diferencial de los monosacáridos se ha interpretado como indicador de la remoción selectiva de la celulosa y hemicelulosas con alto grado de sustitución. Sin embargo, las diferencias observadas en la digestibilidad de monosacáridos pueden ser explicadas por diferencias en composición entre la pared primaria y la pared secundaria lignificada. En trabajos con *Brassica oleracea* y alfalfa, la fracción de hemicelulosa solubilizada por KOH 4 M no fue tan fácilmente degradada como otros polisacáridos, mientras que la delignificación parcial de células del xilema resultaron en un incremento en la degradación. En estos trabajos, empleando diferentes tipos de tejidos se ha observado una resistencia selectiva de fracciones de carbohidratos, principalmente xilanos. Aunque está claro que la lignificación tiene el principal impacto sobre la degradación de la pared celular, su efecto puede no ser uniforme como en los pastos. Se puede interpretar que lo anterior es un reflejo de la degradación diferencial de tipos celulares y que la baja degradación de la xilosa indica que algunas paredes no contienen xilanos y son degradadas más fácilmente, mientras que otras contienen grandes cantidades y son de lenta degradación, pero algunos xilanos son más fácilmente degradados de algunas paredes celulares que de otras.²⁵

La lignificación de la pared celular de las plantas ha sido correlacionada con una reducción en la degradabilidad de la MS²⁶ y la concentración *in vitro* de ácidos grasos volátiles²⁷ del forraje de arbustos que crecen en México, similarmente el contenido de lignina también ha sido relacionado a una baja digestibilidad *in vitro*²⁸ e *in situ*²⁹ de la MS y concentración *in vitro* de ácidos grasos volátiles²⁹ en hojas de arbustos de México (tabla 1). Lo anterior puede ser debido a una baja digestibilidad de los polisacáridos estructurales, aunque los mecanismos responsables no han sido establecidos²³, hay una creciente especulación de que la utilización de la pared celu-

Tabla 1. Medias anuales de los componentes de la pared celular, degradabilidad efectiva de la materia seca (%) y concentración in vitro de ácidos grasos volátiles (AGV, mM) en arbustivas de México.

Especie	Pared celular	Celulosa	Hemilignina	Taninos	DEMS	AGV	
<i>Helieta parvifolia</i> ^a	19.0	14.0	1.0	4.0	0.2	76.2	69.0
<i>Celtis Pallida</i> ^a	23.0	11.0	6.0	4.5	0.1	76.4	47.0
<i>Bernardia myricaefolia</i> ^a	29.0	18.0	4.0	6.6	0.4	63.0	55.0
<i>Pithecellobium pallens</i> ^a	36.0	17.0	11.0	7.4	0.6	60.8	48.0
<i>Caesalpinia mexicana</i> ^a	28.0	13.0	7.0	7.6	0.3	65.9	43.0
<i>Eysenhardtia polystachya</i> ^a	34.0	11.0	15.0	8.4	0.2	63.1	51.0
<i>Gimnosperma glutinosum</i> ^a	25.0	11.0	4.0	10.4	4.4	63.9	27.0
<i>Diospyros texana</i> ^a	33.0	15.0	7.0	10.7	2.1	56.2	39.0
<i>Parkinsonia aculeata</i> ^a	49.0	23.0	15.0	11.1	0.04	47.4	35.0
<i>Pithecellobium ebanum</i> ^a	50.0	12.0	19.0	19.5	0.7	38.7	24.0
<i>Cyrtocarpa edulis</i> ^b	34.0	13.0	9.0	10.0	6.2	45.5	65.2
<i>Acacia peninsularis</i> ^b	37.0	16.0	9.0	12.0	5.7	49.1	49.5
<i>Prosopis sp</i> ^b	34.0	11.0	10.0	12.0	.5	59.5	69.9
<i>Cercidium floridum</i> ^b	27.0	14.0	7.0	6.0	6.4	60.0	72.3
<i>Mimosa xantii</i> ^b	34.0	22.0	4.0	7.0	5.4	45.8	61.7
<i>Turnera difusa</i> ^b	40.0	17.0	8.0	12.0	5.9	49.8	55.8
<i>Bursera microphyla</i> ^b	32.0	16.0	3.0	13.0	2.9	55.4	58.5
<i>Opuntia cholla</i> ^b	41.0	12.0	20.0	8.0	0.3	63.0	76.9
<i>Pithecellobium confine</i> ^b	40.0	18.0	7.0	14.0	5.7	40.0	58.1
<i>Lippia palmeri</i> ^b	43.0	13.0	8.0	21.0	0.3	56.1	61.5

^a Tomado de Ramírez et al. (28) y Ramírez et al. (29), ^b Tomado de Ramírez-Orduña et al. (26 27); DEMS= degradabilidad efectiva de la materia seca a una tasa de recambio ruminal de 2%/hora

lar del forraje como fuente de energía está regulada por la naturaleza de enlaces cruzados de los componentes de la pared.³⁰

La cantidad de lignina puede ser el factor clave que limite la degradación de la pared celular; sin embargo la organización de la matriz de la pared, en la cual se encuentra la lignina, puede regular el grado de su influencia sobre la degradación de los polisacáridos de la pared.²³

Se han propuesto tres posibles mecanismos mediante los cuales la lignificación puede limitar la fermentación microbiana o hidrólisis enzimática de los polisacáridos de la pared celular: 1) un efecto tóxico de la lignina sobre los microorganismos del rumen; 2) impedimento estérico causado por los enlaces lignina-polisacáridos que limita el acceso de enzimas a carbohidratos específicos y 3) un medio ambiente hidrofóbico creado por la lignina que impide la acción de enzimas, las cuales requieren un medio acuoso.³¹

Jung y Deetz³¹ hacen una revisión de estos mecanismos y concluyen que la hidrofobicidad y la toxicidad de la lignina son mecanismos de inhibición que

son poco probables de afectar cuantitativamente la degradación de la pared celular en el rumen en un grado significativo, y que el impedimento estérico parece ser el mecanismo principal que limita la degradación de la pared celular.

Otro factor en el forraje, además de la lignina, que limita la degradación de la pared celular es la cutícula que contiene ceras y polímeros cerosos, su efecto sobre la degradación parece estar limitado a la membrana cuticular.¹⁸ La cutina, ceras y suberina pueden influir la digestión, la cutina y las ceras están adheridas a la pared de la epidermis sobre la superficie de la planta. La cutina está frecuentemente esterificada con ácidos fe-

nólicos y en asociación no covalente con la pectina de la pared celular epidermal. Estos compuestos forman una barrera disfuncional que impide la digestibilidad del tejido intacto.^{4 18} La suberina, a diferencia de la cutina, es una parte integral de la pared celular y puede estar esterificada con monómeros, oligómeros fenólicos y lignina.⁴

La sílice tiene efecto negativo sobre la digestibilidad de los pastos, causando un decremento de un 3% en la digestibilidad in vitro de la MS por unidad de incremento de sílice, principalmente por decremento en la digestión de los polisacáridos de la pared celular.³² El contenido de sílice se ha encontrado que está asociado con una baja digestibilidad de la fibra e interactúa con la lignina.³³

La presencia de taninos en la fibra detergente neutro (FDN) y fibra detergente ácido (FDA) indica que los taninos están fuertemente ligados a la fibra.¹⁸ La fibra ligada a taninos puede resistir su degradación por los microorganismos ruminales y también los taninos libres pueden inactivar los microorganismos y sus enzimas. Consecuentemente la fermentación pudiera ser inhibida en el rumen. Bae et al.³⁴

estudiaron el efecto de los taninos condensados provenientes de *L. corniculatus* sobre la bacteria ruminal *Fibrobacter succinogenes* S85. Ellos observaron que los efectos inhibitorios de los taninos condensados sobre la digestión de la celulosa pudieran deberse no sólo a la inactivación de enzimas extracelulares, sino que también pudiera estar involucrado una interferencia en la adhesión de la bacteria sobre la celulosa. La inhibición de la digestión de la celulosa pudiera producir una reducción en la producción de energía metabolizable en el rumen. Por lo tanto, se daría una inhibición en la producción de ácidos grasos volátiles, en un sistema ruminal *in vitro*, causada por la presencia de taninos condensados purificados de *L. corniculatus*.³⁵ La disponibilidad de la proteína microbiana rica en aminoácidos esenciales puede ser limitada debido a los efectos bacteriostáticos y bactericidas de los taninos en el rumen.³⁶

En las tablas 2 y 3 se muestran la relación entre los componentes de fibra y la degradabilidad efectiva de la pared celular (DEPC) y digestibilidad in

vivo de la pared celular (DIVPC) de algunas arbustivas forrajeras que crecen en México y, como componentes de dietas para rumiantes. En general, estas plantas y las dietas contienen bajos porcentajes de pared celular, pero alto contenido de lignina y taninos condensados en comparación con otros grupos de plantas como serían los pastos. Aparentemente, cuando el contenido, ya sea de lignina o de taninos condensados es elevado, la DEPC o DIVPC son bajas, independientemente del contenido de pared celular en el forraje o en la dieta.

La identificación de factores estructurales específicos, limitantes de la degradación es compleja y la importancia relativa de cada uno de ellos puede variar con la madurez del forraje; sin embargo, esta información puede contribuir en gran medida a incrementar la utilización de la energía contenida en la pared celular del forraje. Esto puede sentar las bases para programas de mejoramiento genético o de manipulación biotecnológica, dirigidos a eficientar la utilización de recursos forrajeros tanto domestica-

Tabla II. Relación entre los constituyentes de la pared celular y la degradabilidad efectiva de la pared celular de arbustos que crecen en México, colectadas durante la primavera de 1993^a y 1999.^b

Plantas arbustivas	Pared celular %	Celulosa %	Hemicelulosa %	Lignina %	Taninos %	DEPC %
<i>Acacia rigidula</i> ^a	52.3	17.9	17.2	17.2	15.2	13.4
<i>Cercidium macrum</i> ^a	24.8	4.9	10.2	9.7	3.9	48.2
<i>Acacia farnesiana</i> ^a	37.7	9.0	14.0	14.3	1.8	30.7
<i>Portieria angustifolia</i> ^a	38.7	14.4	10.8	13.6	0.5	32.9
<i>Celtis pallida</i> ^a	33.7	10.8	19.4	3.5	0.3	74.3
<i>Acacia berlandieri</i> ^a	36.6	10.8	9.6	16.2	13.2	10.8
<i>Leucaena leucocephala</i> ^a	32.4	38.7	15.6	8.3	7.5	53.7
<i>Leucophyllum texanum</i> ^a	44.5	11.2	22.3	22.3	0.4	33.4
<i>Desmanthus virgatus</i> ^a	25.9	6.1	9.1	10.8	8.9	47.0
<i>Acacia greggii</i> ^a	41.9	21.5	10.5	10.0	3.4	34.5
<i>Cordia boissieri</i> ^a	35.9	20.5	9.5	5.9	0.3	38.2
<i>Condalia obovata</i> ^a	29.2	6.4	12.0	10.8	0.9	54.5
<i>Ziziphus obtusifolia</i> ^a	26.0	6.0	8.9	11.1	13.7	39.1
<i>Prosopis glandulosa</i> ^a	47.1	19.4	11.7	16.1	0.2	26.1
<i>Opuntia lindehimeri</i> ^a	47.1	12.8	32.2	2.2	0.2	67.8
<i>Acacia wrightii</i> ^b	41.8	19.5	9.5	12.8	0.2	43.2
<i>Bumelia celastina</i> ^b	35.7	13.9	2.3	19.4	0.0	36.0
<i>Castela texana</i> ^b	45.7	9.1	13.7	22.0	3.5	54.2
<i>Forestiera angustifolia</i> ^b	50.9	9.9	27.7	13.0	0.0	66.3
<i>Karwinskia humboldtiana</i> ^b	39.8	8.4	14.4	16.9	1.2	61.3
<i>Larrea tridentata</i> ^b	26.7	8.9	3.2	12.6	0.9	35.7
<i>Schaefferia cuneifolia</i> ^b	47.6	9.3	18.8	18.9	0.0	48.6
<i>Zathoxylum fagara</i> ^b	40.1	11.1	18.4	9.8	0.0	40.7

^aObtenido de Ramírez et al. (37); ^bobtenido de Moya-Rodríguez et al.(38); DEPC = degradabilidad efectiva de la pared celular estimada a una tasa de recambio ruminal del 2%/hora.

Tabla II. Relación entre los constituyentes de la pared celular y la degradabilidad efectiva de la pared celular de arbustos que crecen en México, colectadas durante la primavera de 1993^a y 1999^b

Plantas arbustivas	Pared celular %	Celulosa %	Hemicelulosa %	Lignina %	Taninos %	DEPC %
<i>Acacia rigidula</i> ^a	52.3	17.9	17.2	17.2	15.2	13.4
<i>Cercidium macrum</i> ^a	24.8	4.9	10.2	9.7	3.9	48.2
<i>Acacia farnesiana</i> ^a	37.7	9.0	14.0	14.3	1.8	30.7
<i>Porlieria angustifolia</i> ^a	38.7	14.4	10.8	13.6	0.5	32.9
<i>Celtis pallida</i> ^a	33.7	10.8	19.4	3.5	0.3	74.3
<i>Acacia berlandieri</i> ^a	36.6	10.8	9.6	16.2	13.2	10.8
<i>Leucaena leucocephala</i> ^a	32.4	38.7	15.6	8.3	7.5	53.7
<i>Leucophyllum texanum</i> ^a	44.5	11.2	22.3	22.3	0.4	33.4
<i>Desmanthus virgatus</i> ^a	25.9	6.1	9.1	10.8	8.9	47.0
<i>Acacia greggii</i> ^a	41.9	21.5	10.5	10.0	3.4	34.5
<i>Cordia boissieri</i> ^a	35.9	20.5	9.5	5.9	0.3	38.2
<i>Condalia obovata</i> ^a	29.2	6.4	12.0	10.8	0.9	54.5
<i>Ziziphus obtusifolia</i> ^a	26.0	6.0	8.9	11.1	13.7	39.1
<i>Prosopis glandulosa</i> ^a	47.1	19.4	11.7	16.1	0.2	26.1
<i>Opuntia lindehimeri</i> ^a	47.1	12.8	32.2	2.2	0.2	67.8
<i>Acacia wrightii</i> ^b	41.8	19.5	9.5	12.8	0.2	43.2
<i>Bumelia celastina</i> ^b	35.7	13.9	2.3	19.4	0.0	36.0
<i>Castela texana</i> ^b	45.7	9.1	13.7	22.0	3.5	54.2
<i>Forestiera angustifolia</i> ^b	50.9	9.9	27.7	13.0	0.0	66.3
<i>Karwinskia humboldtiana</i> ^b	39.8	8.4	14.4	16.9	1.2	61.3
<i>Larrea tridentata</i> ^b	26.7	8.9	3.2	12.6	0.9	35.7
<i>Schaefferia cuneifolia</i> ^b	47.6	9.3	18.8	18.9	0.0	48.6
<i>Zathoxylum fagara</i> ^b	40.1	11.1	18.4	9.8	0.0	40.7

^aObtenido de Ramírez et al. (37); ^bobtenido de Moya-Rodríguez et al.(38); DEPC = degradabilidad efectiva de la pared celular estimada a una tasa de recambio ruminal del 2%/hora.

dos como silvestres nativos.

Resumen

La naturaleza de enlaces cruzados de los componentes de la pared celular y la cantidad de lignina y taninos condensados pueden ser los factores clave que limiten su degradación; sin embargo, la organización de la matriz puede regular el grado de influencia de la lignina sobre la degradación de los polisacáridos de la pared. Su efecto parece no ser igual en arbustos y pastos. El impedimento estérico parece ser el mecanismo principal que limita la degradación. Esto parece aplicarse a arbustos nativos de zonas áridas, la identificación de factores limitantes específicos, como la lignina y los taninos, pueden contribuir a incrementar la utilización de la energía de la pared celular del forraje.

Palabras clave: Pared celular, Fibra, Estructura, Digestibilidad, Rumiantes.

Abstract

The cross-linked nature of the wall components, the amount of lignin and condensed tannins may be the key limitation to the cell-wall degradation; however, the organisation of the wall matrix would regulate the extent of lignin influence on degradation of the wall polysaccharides. This effect would not appear to be similar in legumes as in grasses. The steric hindrance would appear to be the major mechanism limiting forage cell wall degradation. This seems to apply to native shrubs from arid zones; the identification of specific limiting-factors such as lignin and tannins may contribute to enhancing the utilisation of forage cell wall energy.

Keywords: Cell wall, Fiber, Structure, Digestibility, Ruminants.

Referencias

1. Jung, H.G. and M.S. Allen. Characteristics of

Tabla III. Relación entre los componentes de la pared celular (% de la materia seca) de dietas de rumiantes conteniendo arbustivas nativas mezcladas con pajas de bajo valor nutritivo y la digestibilidad <i>in vivo</i> (%) de la pared celular							
Estudio y especie animal	Relación de ingredientes en la dieta	Pared celular	Celulosa	Hemi-celulosa	Lignina	Taninos	DIVPC
Ramírez et al. (39)	-49.2% <i>M. sativa</i> + 50.8% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	56.8	24.5	21.7	8.6	0.0°	52.3
Borregos	-36.2% <i>Celtis pallida</i> + 63.8% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	54.9	18.5	22.9	9.3	0.0°	48.3
Pelibuey x Rambouillet	-43.9 <i>Ziziphus obtusifolia</i> + 56.1% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	53.4	20.6	18.7	12.3	6.6°	36.7
Rodríguez-Santillán (40)	-49.2% <i>M. sativa</i> + 50.8% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	55.3	28.7	17.3	8.0	0.0	54.5
Borregos	-32.8% <i>Pithecellobium pallens</i> + 67.2% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	53.3	24.8	20.7	5.8	0.0	45.5
Pelibuey x Rambouillet	-62.4% <i>Parkinsonia aculeata</i> + 37.6% paja de zacate estrella + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	58.6	27.4	22.8	7.0	1.4	49.8
Moreno-Villanueva (41)	-23% <i>M. sativa</i> + 77% paja de zacate bermuda + 5% de melazas + 0.5% premezcla mineral	62.5	28.9	18.4	5.5	0.0°	40.9
Borregos	-26.3% <i>Acacia greggii</i> + 70.7% paja de zacate bermuda + 5% de melazas + 0.5% premezcla mineral	59.1	27.7	20.4	7.6	0.0°	40.6
Pelibuey x Rambouillet	-14.3 % <i>Prosopis glandulosa</i> + 76.3% paja de zacate bermuda + 5% de melazas + 0.5% premezcla mineral	66.4	30.0	16.3	6.5	0.0°	38.6
Ramírez y Ledezma-Torres (42)	-23 % <i>Medicago sativa</i> + 77% paja de frijol	52.3		13.4		0.2	55.7
Cabras	-25 % <i>Acacia rigidula</i> + 75% paja de frijol	50.1		8.1		18.0	48.5
Españolas	-20% <i>Acacia farnesiana</i> + 80% paja de frijol	50.1		11.4		1.8	43.7
García-Castillo et al. (43)	-41.4% <i>M. sativa</i> + 53.1 rastrojo de maíz + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	50.2	24.5	19.9	4.8	0.2°	55.7
Borregos	-30.6% <i>Leucaena leucocephala</i> + 63.9% rastrojo de maíz + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	55.5	24.8	25.0	4.1	1.9°	46.2
Pelibuey x Rambouillet	-37.7% <i>Acacia berlandieri</i> + 56.8% rastrojo de maíz + 5% melazas + 0.5% premezcla mineral	59.5	26.3	27.2	5.0	4.5°	39.9
Ramírez y Lara (44)	-26% <i>M. sativa</i> + 74% paja de buffel + 400 g.día grano de sorgo y melazas	68.0		30.2	3.5	0.2	47.5
Borregos	-30% <i>A. rigidula</i> + 70 paja de buffel + 400 g.día grano de sorgo y melazas	67.1		28.6	5.7	14.8	39.0
Pelibuey x Rambouillet	-16% <i>Cercidium macrum</i> + 84% paja de buffel + 400 g.día grano sorgo y melazas	67.9		25.8	3.0	4.0	45.9
	-21% <i>A. farnesiana</i> + 79% paja de buffel + 400 g.día grano sorgo y melazas	64.5		26.7	4.1	1.8	46.5
Ramírez (45)	-23 % <i>M. sativa</i> + 77% paja de frijol	57.3		16.3	3.9	0.2	56.9
Cabras	-22% <i>Celtis pallida</i> + 78% paja de frijol	52.6		13.8	3.9	0.3	48.0
Españolas	-18% <i>Leucophyllum texanum</i> + 18% <i>Porlieria angustifolia</i> + 64% paja de frijol	51.1		12.8	4.0	0.4	46.2
Ramírez et al. (46)	-23% <i>M. Sativa</i> + 77% paja de frijol	58.3		14.5	3.8	0.02	49.1
Cabras	-13% <i>C. macrum</i> + 87% paja de frijol	59.5	41.9	21.2	6.5	3.9	48.9
Españolas	-100% paja de frijol	60.6		14.5	4.9	0.7	36.2
DIVPC = digestibilidad <i>in vivo</i> de la pared celular							

- plant cell wall affecting intake and digestibility of forage by ruminants. 1995. *J. Anim. Sci.* 73:2774.
2. Galyean, M.L. and A.L. Goetsch. Utilization of forage fiber by ruminants. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. 1993. pp. 33- 62. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 3. Akin, D.E. Perspectives of cell wall biodegradation. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. 1993. p 76. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 4. Himmelsbach, D.S. Structure of forage cell walls. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. 1993. pp 271-280. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 5. Knox, J.P. Emerging patterns of organization at the plant cell surface. *J. Cell Sci.* 1990. 96:557-561.
 6. Pennell, R.I. and K. Roberts. Sexual development in the pea is presaged by altered expression of arabinogalactan protein. *Nature*. 1990. 344:547-549.
 7. Robards, A.W. and W.J. Lucas. 1990. Plasmodesmata. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41:369-419.
 8. Roberts, K. Structure at the plant cell surface. *Curr. Opinions Cell Biol.* 1990. 2:920-928.
 9. Carpita, N.C. and D.M. Gibeaut. Biosynthesis and secretion of plant cell wall polysaccharides. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology*. 1988. 7:112-133.
 10. Ryan, C.A. Protease inhibitors in plants: Genes for improving defenses against insects and pathogens. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1990. 28:425-449.
 11. Bowles, D.J. Defense-related proteins in higher plants. *Ann. Rev. Biochem.* 1990. 59:873-907.
 12. Vance, C.P., T.K. Kirk and R.T. Sherwood. Lignification as a mechanism of disease resistance. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1980. 18:259-288.
 13. Taiz, L. Plant cell expansion: regulation of cell wall mechanical properties. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1984. 35:585-657.
 14. López-Gutiérrez, F. Physical and chemical alteration of *Distichilis spicata* L. cell walls with NaCl and water stress. Ph. D. Thesis. Colorado State Univ. Fort Collins, Colorado. 1991.
 15. Van Soest, P.J., J.B. Robertson and B.A. Lewis. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and non-starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J. Dairy Sci.* 1991. 74:3583.
 16. Prosky, L., N.G. Asp, T.F. Schweizer, I. Furda and J.W. Devries. Determination of insoluble, soluble, and total dietary fiber in foods and food products: interlaboratory study. *J. Assoc. Offic. Anal. Chem.* 1988. 71:1017.
 17. AOAC, Official Methods of Analysis 17th Edn. Association of Agricultural Chemists, Washington, DC. 1997.
 18. Van Soest, P.J. Nutritional ecology of the ruminant (2nd Edition). Comstock, Cornell Univ. Press, Ithaca, NY. 1994.
 19. Carpita, N.C. Fractionation of hemicelluloses from maize cell walls with increasing concentrations of alkali. *Phytochemistry*. 1984. 23:1089-1093.
 20. Aman, P. Composition and structure of cell wall polysaccharides in forages. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. 1993. pp 183-195. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 21. McNeil, M., A.G. Darvill, P. Åman, L.E. Franzén, and P. Albersheim. Structural analysis of complex carbohydrates using high-performance liquid chromatography, gas chromatography and mass spectrometry. *Methods Enzymol.* 1982. 83:3-45.
 22. Sweeley, C.C. and H.A. Nunez. Structural analysis of glycoconjugates by mass spectrometry and nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Ann. Rev. Biochem.* 1985. 54:765-801.
 23. Hatfield, R.D. Cell wall polysaccharides interactions and degradability. . In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. 1993. p 286. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 24. Merchen, N.R. and L.D. Bourquin. Processes of digestion and factors influencing digestion of forage-based diets by ruminants. . In: G.C. Fahey Jr, M. Collins, D.R. Mertens and L.E. Moser (Ed.) *Forage Quality, Evaluation and Utilization*. 1994. pp 564-599. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 25. Hespell, R.B. and T.R. Whitehead. Physiology and genetics of xilan degradation by gastrointestinal tract bacteria. *J Dairy Sci.* 1990. 73:3013-3022.
 26. Ramírez-Orduña, R., R.G. Ramírez, J.M. Ramírez-Orduña, J.M. Avila-Sandoval, R. Cepeda-Palacios and J.A. Armenta-Quintana. Kinetics of

- dry matter digestion in leaves of native shrubs from the Sonoran desert of Mexico. 8th World Conference on Animal Production. Contributed Papers Vol. I. 1998. pp 380-381.
27. Ramírez-Orduña, R., R.G. Ramírez, J.M. Ramírez-Orduña, J.M. Ávila-Sandoval, R. Cepeda-Palacios I.V. Sarabia-Soto and R. Contreras-Lopez. In vitro volatile fatty acids concentration in leaves of native shrubs from the Sonoran desert of Mexico. 8th World Conference on Animal Production. Contributed Papers 1998. Vol. II. pp 526-527.
 28. Ramírez, R.G., L.A. Hauad, R. Foroughbakch and L.A. Pérez-López. Seasonal concentrations of in vitro volatile fatty acids in leaves of 10 native shrubs from northeastern Mexico. Forest, Farm and Community Tree Network. 1997. 2:45-50.
 29. Ramírez, R.G., L.A. Hauad, R. Foroughbakch and J. Moya-Rodríguez. Extent and rate of digestion of the dry matter in leaves of 10 native shrubs from northeastern Mexico. YTON International Journal of Experimental Botany. 1998. 68:127-130.
 30. Fry, S.C. Cross-Linking of matrix polymers in the growing cell walls of angiosperms. Ann. Rev. Plant Physiol. 1986. 37:165-186.
 31. Jung, H.G. and D.A. Deetz. Cell wall lignification and degradability. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) Forage Cell Wall Structure and Digestibility. 1993. pp 315-339. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 32. Hoover, W.H. Chemical factors involved in ruminal fiber digestion. J. Dairy Sci. 1986. 69:2755:2766.
 33. Van Soest, P.J. Cell wall matrix interactions and degradation. In: H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield and J. Ralph (Ed.) Forage Cell Wall Structure and Digestibility. 1993. pp 377-392. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.
 34. Bae, H.D., T.A. McAllister, J. Yanke, K.J. Cheng y A.D. Muir. Effect of condensed tannins on endogluconase activity and filter paper digestion by *Fibribacter succinogens* S85. Applied and Environmental Microbiology. 1993. 59:2132-2138.
 35. Van Hoven, W. y D. Furstenburg. The use of purified condensed tannins as a referene in determining its influence on rumen fermentation. Comparative Biochemistry and Physiology. 1992. 101: 381-385.
 36. Kumar, R. y J.P.F. D'Mello. 1995. Anti-nutritional factors in forage legumes. En: D'Mello y D. Devendra (eds.), Tropical Legumes in Animal Nutrition. CAB International, pp. 95-133.
 37. Ramírez, RG, RR Neira-Morales, RA Ledezma-Torres and CA Garibaldi-González. Ruminal digestion characteristics and effective degradability of cell wall of browse species from northeastern Mexico. Small Ruminant Research. 2000. 36:49-55.
 38. Moya-Rodríguez, J.G., R.G. Ramírez, y R. Foroughbaschkch. Digestibilidad in situ de la materia seca, proteína cruda y fibra detergente neutro de las hojas de 10 especies arbustivas del noreste de México. 10^a Conferencia de los Estados Fronterizos México/EUA, sobre recreación, áreas protegidas y vida silvestre. San Nicolás de los Garza, N.L., México. 2000. p 67.
 39. Ramírez, R.G., J.F. Hernández-Chávez y J.E. Palacios-Flores. Influence of leaves from shrubs *Celtis pallida*, *Ziziphus obtusifolia* and alfalfa hay on nitrogen utilisation by sheep fed straw diet. VIII World Conference on animal Production. Seul, Corea, 1998. pp. 255-259.
 40. Rodríguez-Santillán, P. Digestibilidad *in vivo*, balance de N y parámetros ruminales en borregos alimentados con heno de alfalfa y las arbustivas nativas retama (*Parkinsonia aculeata*) y tenaza (*Pithecellobium pallens*). Tesis de licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, N.L., México. 1997.
 41. Moreno-Villanueva, R. Digestibilidad *in vivo* y parámetros ruminales en borregos consumiendo heno de alfalfa (*M. sativa*), uña de gato (*Acacia greggii*) y mezquite (*Prosopis glandulosa*) alimentados con una dieta a base de zacate bermuda (*Cynodon dactylon*). Tesis de Licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, N.L., México. 1997.
 42. Ramírez, R.G. y R.A. Ledezma-Torres, Forage utilisation from native shrubs *Acacia rigidula* and *Acacia farnesiana* by sheep and goats. Small Ruminant Res. 1997. 25:43-50.
 43. García-Castillo, C.G., R.G. Ramírez y E. Espinoza-Vázquez, Tasa de digestión y porcentaje de pared celular degradable en dos arbustivas del noreste de México. XVIII Reunión Anual de la Asociación Mexicana de Producción animal,

- Tapachula de Cárdenas y Ordóñez, Chiapas, 2000. pp. 234-236.
44. Ramírez, R.G. y J.A. Lara. Influence of native shrubs *Acacia rigidula*, *Cercidium macrum* and *Acacia farnesiana* on digestibility and N utilisation by sheep. *Small Ruminant Research*. 1998. 28:39-45.
45. Ramírez, R.G. Nutrient digestion and N utilisation by goats fed native shrubs *Celtis pallida*, *Leucophyllum texanum* and *Porlieria angustifolia*. *Small ruminant Research*. 1998. 28:47-51.
46. Ramírez, R.G. R.A. Ledezma-Torres and R. Martínez. Nutrient utilisation of bean straw, alfalfa hay and leaves of the shrub *Cercidium macrum* by goats and sheep. *J. Applied Animal Research*. 1999. 15:137-148.