

**DESARROLLO DE LA CALORIMETRIA Y SU CONTRIBUCION
AL PROGRESO DE LA BIOENERGETICA ANIMAL**

**TEXTO DEL DISCURSO DE INGRESO EN LA ACADEMIA
DE CIENCIAS VETERINARIAS DE ANDALUCIA ORIENTAL
DEL ACADEMICO DE NUMERO**

**Ilmo. Sr. Académico
D. JOSE FERNANDO AGUILERA SANCHEZ**

Diciembre, 1990

DESARROLLO DE LA CALORIMETRIA Y SU CONTRIBUCION AL PROGRESO DE LA BIOENERGETICA ANIMAL

**EXCELENTISIMO SEÑOR PRESIDENTE,
MUY ILUSTRES SEÑORES ACADEMICOS,
SEÑORAS Y SEÑORES:**

Si se analiza el desarrollo y el progreso del conocimiento científico desde una perspectiva histórica, aparecen diferenciadas épocas en las que destaca la reiteración con que es abordado el estudio de problemas específicos. La razón de ello pudiera estar en el reconocimiento por la comunidad científica de que se ha producido una innovación importante, tras la cual las investigaciones en ese área del conocimiento pueden realizarse con una nueva óptica. Me propongo desde esa perspectiva histórica comentar los acontecimientos científicos que marcaron hitos en el desarrollo de la calorimetría, para finalizar describiendo una faceta, que creo interesante, de nuestra aportación a esta parcela del conocimiento, en cuanto a su aplicación para estimar la eficiencia con que los animales utilizan la energía del alimento en sus procesos metabólicos. Me apresuro a decir que el conocimiento de los mecanismos de transferencia y utilización de la energía en el organismo animal es de vital importancia para definir las necesidades energéticas de los animales y la capacidad de los alimentos para satisfacerlas. Facilita el diseño de sistemas de alimentación con los que predecir el balance energético del animal, ésto es, con los que cuantificar en términos energéticos la cantidad de producto animal que procede de la ingesta de cantidades concretas de alimento.

Es común atribuir el origen de la calorimetría directa e indirecta a Antoine Laurent Lavoisier. En 1777 publicó en los Archivos de la Academia de Ciencias de París los resultados de sus ensayos sobre la respiración de los animales, en los que demostró la disminución del contenido de oxígeno del aire, el aumento del anhídrido carbónico y la

invariabilidad del volumen de nitrógeno con la actividad respiratoria. Sus conclusiones difieren de la teoría del flogisto desarrollada por Priestley en 1774, sostenida también por Adair Crawford en 1779, como resultado de investigaciones paralelas realizadas en Escocia, si bien más enfocadas a la medida de la producción de calor de los animales que al estudio del intercambio de gases durante la respiración.

Tres años más tarde, en 1780, junto al matemático y físico Pierre Simon de Laplace, publicó Lavoisier su célebre "Memoire sur la Chaleur", en que describe el calorímetro adiabático diseñado por Laplace y los métodos utilizados para su calibración. Con este primer calorímetro animal se inicia la historia de la calorimetría directa. El calor liberado por el animal se calculaba a partir de la cantidad de hielo circundante que fundía. Los resultados de sus experimentos sobre la actividad respiratoria y la producción de calor en el cobaya aparecen publicados con detalle en 1783 en las Memorias de la Academia de Ciencias. Los autores se lamentan del escaso número de determinaciones realizadas y culpan de ello a la falta de disponibilidad de hielo, a causa de las condiciones climatológicas excesivamente bonancibles de aquel invierno en París. Blaxter (Blaxter, 1989a) describe así los primeros ensayos: "A las ocho horas y doce minutos de la mañana del 3 de febrero de 1783, Antoine Lavoisier, trabajando en estrecha colaboración con Pierre Laplace, colocó un cobaya en el calorímetro que Laplace había diseñado y Lavoisier construido"... Y continúa: "El experimento se prolongó durante más de cinco horas y por la tarde el mismo cobaya permaneció en el calorímetro durante otras diez horas. Holmes (1985) ha escrito: "Con estos dos ensayos realizados en una vigilia maratoniana de veinticuatro horas, Lavoisier y Laplace iniciaron lo que Mendelsohn (1964) ha llamado "el grupo de experimentos más importantes en la historia de los estudios metabólicos". Todos estos ensayos demostraron la existencia de una estrecha relación, susceptible de expresar en términos cuantitativos, entre pérdida de calor del animal, de una parte, y consumo de oxígeno y producción de anhídrido carbónico, de otra, si bien las medidas de producción de calor y las de intercambio gaseoso no fueron realizadas simultáneamente.

Hacia finales del siglo XVIII se aceptaba que el origen del calor animal era un fuego interior, que producía un calor innato o vital. Se pensaba que este calor vital surgía del ventrículo izquierdo y que el papel del pulmón era enfriar este fuego interior por medio de la respiración. Lavoisier y Laplace ponen fin a este concepto antiguo que en la historia cultural de Europa duró cerca de dos milenios, cuando escriben: "La respiración es una combustión muy lenta pero por lo demás completamente similar a la del carbón; tiene lugar en las vías respiratorias sin desprendimiento perceptible de luz, dado que el fuego que se libera es pronto sofocado por el líquido de estos órganos". Con la célebre frase "La respiration est donc une combustion" Lavoisier funda tanto la calorimetría directa como la indirecta. Ningún reconocimiento mejor que el que hiciera Rubner en 1894 cuando escribió: "Esta era está iluminada por la brillante hipótesis de Lavoisier quien afirmó que el proceso de la vida es un proceso de oxidación mantenida por la respiración. Esta hipótesis se ha convertido en la piedra angular de una nueva era de la fisiología".

En 1794 Lavoisier fue guillotinado en París en pleno Reinado del Terror. Habría de transcurrir casi un siglo para que se produjesen nuevos hitos en el dominio de la calorimetría animal. Laplace sobrevivió porque sus conocimientos de física eran útiles

a la Revolución para llevar a cabo cálculos de trayectorias balísticas. Incluso alcanzó el puesto de Ministro del Interior, evidentemente sin éxito, pues Napoleón escribió de él: "Un matemático de primer rango como Laplace pronto se reveló a sí mismo sólo como un administrador mediocre... veía menudencias por todas partes, tenía sólo ideas confusas y finalmente llevó el espíritu de lo infinitamente pequeño a la administración". Casi doscientos años han transcurrido y la crítica del general francés dirigida al científico Laplace encontraría fácilmente en nuestros días científicos merecedores de su dureza.

La contribución de Lavoisier al conocimiento de la energética animal no quedó limitada a su elucidación sobre la relación entre respiración y producción de calor. Los estudios que realizó con Seguin sobre el metabolismo en el hombre evidenciaron la existencia de relaciones hasta entonces desconocidas. Algunas de ellas aparecen recogidas en una carta que Lavoisier escribió en noviembre de 1790 al físico y químico Joseph Black, profesor en Edimburgo, descubridor del anhídrico carbónico, al que llamaría aire fijo. Lavoisier demostró en el hombre el aumento del consumo de oxígeno con la ingestión de alimento, con el trabajo muscular y con la exposición al frío; demostró la proporcionalidad entre frecuencia respiratoria y metabolismo. Sus trabajos anteriores con animales le permitieron comprobar que, dentro de cada especie, el consumo de oxígeno es proporcional al tamaño corporal. Estos descubrimientos son hoy día en lo esencial absolutamente válidos.

En las décadas siguientes gran parte de la actividad científica de este área estuvo dirigida a averiguar el origen y la localización del calor animal. En 1822 la Academia de Ciencias de París propuso un premio de investigación con el título: "La determinación de la fuente de calor animal": Despretz (1824) y Dulong (1841) compitieron por ese premio y siguieron, independientemente, líneas de investigación casi idénticas. Lograron demostrar que el calor animal procedía de la combustión del carbono y del hidrógeno. Medidas simultáneas del consumo de oxígeno y de la producción de anhídrido carbónico les permitieron calcular las cantidades de carbono e hidrógeno oxidados y la cantidad de calor producida en su combustión, que debería ser igual a la cantidad de calor liberada por el animal, determinada directamente. Ambos autores encontraron una discrepancia próxima al 20% entre uno y otro métodos y concluyeron que la oxidación no podía ser la única fuente de calor animal. Estas y otras publicaciones aparecidas en la primera mitad del siglo XIX contenían errores inherentes a las técnicas disponibles en la época, cuyas limitaciones no siempre fueron reconocidas. Sorprende que un científico como Liebig llegase a afirmar: "... y con esto la cuestión del origen de la generación del calor en el animal es resuelta satisfactoriamente".

La prueba concluyente de que la oxidación no tenía lugar en el pulmón no se obtuvo hasta 1847, cuando Magnus demostró que la sangre arterial contenía más oxígeno y menos anhídrido carbónico que la venosa, y cuando en 1848 von Helmholtz demostró que el músculo aislado producía calor.

Un avance científico de trascendental importancia para el desarrollo subsiguiente de la calorimetría, con el que se inicia una nueva época en la interpretación del metabolismo energético de los animales, tiene lugar en 1842, cuando el germano Robert Mayer, médico de la marina, formula la primera ley de la Termodinámica. Cuatro años antes, en 1838, Germain Henri Hess, que ocupaba la cátedra de química en el Instituto

Pedagógico de San Petersburgo, demostraba que el calor producido en una reacción química es siempre el mismo, con independencia de que el proceso transcurra directamente o a través de un número de etapas intermedias, un principio contenido en el marco de la ley de Mayer. El monumental trabajo de James Prescott Joule sobre la equivalencia de trabajo y calor proporcionó finalmente el soporte para la formulación posterior de esta primera ley de la Termodinámica, dada por Herman von Helmholtz en 1847.

El progreso experimentado en otros campos científicos en la segunda mitad del siglo XIX provee la base para que el conocimiento del metabolismo animal aumente considerablemente. Me refiero al desarrollo del sistema de análisis de los alimentos de Henneberg y Stohmann de la Estación Agrícola Weende en 1862 y a los avances experimentados en el conocimiento de la fisiología. Por esta época ya es conocido el valor energético de los nutrientes individuales. Se reemplaza el uso de los nutrientes brutos por el de los nutrientes digestibles. Pues bien, a pesar de todo ello prevalecía una cierta inconsistencia, por cuanto que hasta entonces no se había realizado un balance energético completo en términos cuantitativos, lo que fue posible sólo después de que los científicos franceses Regnault y Reiset en 1849 construyeran su cámara de respirometría de circuito cerrado y de que el químico Pettenkofer, con el apoyo del fisiólogo Carl Voit, diseñara en 1862 su cámara de respirometría en circuito abierto, ambas para pequeños animales.

La lectura de los trabajos de Regnault y Reiset sorprende admirablemente por la franqueza y detalle del relato de los éxitos y fracasos en sus experimentos que hacen estos científicos franceses, por lo que es sumamente recomendable. Regnault y Reiset descubrieron que el cociente respiratorio variaba con la naturaleza del alimento consumido. Por su parte Pettenkofer y Voit consiguieron determinar las proporciones de carbono, nitrógeno y oxígeno que intervenían en los balances metabólicos de sus animales experimentales, alimentados con dietas de composición diversa, y demostraron que el metabolismo energético podía ser interpretado en términos de la oxidación de tres tipos de sustancias: proteínas, grasas y carbohidratos (Pettenkofer y Voit, 1866).

En el laboratorio del fisiólogo Carl Voit en Munich durante el año 1880 trabajó un grupo de estudiantes que dominarían la ciencia de la energética animal y del metabolismo en los inicios del siglo XX. Me refiero a Rubner, Atwater y Lusk. En este laboratorio Rubner propuso su ley isodinámica (Rubner, 1894 y 1902), según la cual los nutrientes ingeridos podían reemplazarse unos a otros en proporción a su valor calórico. Rubner marchó a Warburg, donde fue profesor de higiene, y allí demostró que la ley de la conservación de la energía era aplicable a los animales. Sus ensayos en perros, a los que alimentaba con carne y grasa o en ayuno, mostraron perfecta concordancia, con diferencias inferiores al 1%, entre el calor de combustión del alimento ingerido y la suma del calor liberado por el animal más el calor de combustión de sus excretas (Rubner, 1902). La única objeción a estos estudios reside en que los animales no realizaban trabajo alguno. Quedaba, pues, por llevar a cabo la demostración completa de la aplicabilidad de la ley de Mayer al organismo animal. Con este objetivo, Atwater, que había regresado a América y era profesor de química en el Wesleyan College, construyó en 1899 con la ayuda del físico Rosa, también profesor en este Centro, un calorímetro directo para humanos. Atwater pensaba, acertadamente, que el concurso del hombre como animal

experimental facilitaría la medida del trabajo relacionado con la actividad muscular. Y así fue: el trabajo realizado en un ergómetro conectado a una dinamo y a una bombilla eléctrica pudo ser cuantificado directamente como energía eléctrica y como calor. Este estudio, realizado con la colaboración de Langworthy y Benedict, fue publicado en 1903 por Atwater y Benedict con el título: "Experimentos sobre el metabolismo de la materia y energía en el cuerpo humano". Sus resultados calorimétricos directos concuerdan tan estrechamente con los calculados por medio de los balances de carbono, nitrógeno e hidrógeno, que no dejan lugar a duda alguna sobre la verificación de la ley de la conservación de la energía en el organismo animal, de importancia trascendental en los estudios de nutrición. A pesar de los noventa años de racionalismo científico transcurridos, continúa siendo verdaderamente admirable la solidez y elegancia de este monumental trabajo.

En los primeros años de este siglo Oscar Kellner en Rostock utilizó una unidad uniforme, la caloría, para relacionar la producción del animal con el alimento consumido. Kellner correlacionó la energía de los nutrientes digestibles ingeridos con la energía depositada en el animal (Kellner, 1905). Esta es la idea en que se fundamentan todos los sistemas de valoración energética.

En los años siguientes las técnicas calorimétricas encuentran amplia difusión. Son varios los laboratorios de Europa y América que disponen de equipos calorimétricos. Sin embargo, al término de la Segunda Guerra Mundial sólo una cámara de respirometría, la del profesor Møllgaard en Copenhague, sobrevivió en la ruina de Europa. No obstante, la comunidad científica sostenía con firmeza que era absolutamente necesario llevar a cabo estudios sistemáticos sobre la utilización de la energía de los alimentos en el organismo, con el objetivo final de elevar la producción de alimentos de origen animal. Por feliz sugerencia de la Doctora Grete Thorbek se convino en celebrar reuniones científicas, los simposios de metabolismo energético, para que la experiencia ganada en el diseño y construcción de equipos y metodologías fuese compartida. Estos eventos científicos han constituido y continúan siendo el auténtico motor en la historia más reciente de la bioenergética animal.

Hacia finales de los años cincuenta se inicia la aplicación de las técnicas físicas para el análisis de gases en sustitución del clásico método químico de Carpenter-Haldane, de gran precisión pero inadecuado a medidas de rutina, y de la microelectrónica al tratamiento de datos y automatización de equipos.

El estudio de Blaxter presentado en el último Simposio de Metabolismo Energético (Blaxter, 1989b) sobre el presente, pasado y futuro del metabolismo energético de los animales de granja constituye una magnífica referencia para describir los aspectos más significativos de la actividad investigadora desarrollada en el campo de la bioenergética animal en los últimos treinta años. Yo aludiré fundamentalmente a los estudios metabólicos relativos a rumiantes, por cuanto es en estos animales en los que principalmente realizo mis estudios calorimétricos.

Gran parte de los primeros trabajos llevados a cabo en rumiantes tras la gran contienda mundial fue continuación de los que años atrás desarrollaron Kellner y Fingerling en Alemania y Armsby y Forbes en los Estados Unidos. Nehring confirmaba en Rostock las estimaciones de Kellner sobre la retención de energía asociada a la

ingestión de nutrientes específicos y las relacionadas con la determinación de los contenidos en energía metabolizable y neta de los alimentos para distintas especies animales (Nehring et al. 1970).

Kenneth Lion Blaxter, tras numerosos estudios realizados primero en el Instituto Hannah de Ayr y después en el Instituto Rowett de Aberdeen, propuso en 1965 un sistema basado en el uso de la energía metabolizable para la evaluación del contenido energético de los alimentos y de la utilización de la energía por el organismo animal, que constituye el fundamento de la inmensa mayoría de los sistemas de alimentación actuales (Blaxter, 1989a). Blaxter, en ovino y vacuno, estableció que la eficiencia de uso de la energía de la ración variaba con la composición de ésta, disminuyendo cuando lo hacía su calidad, y que esta caída era mayor cuando la energía era utilizada en procesos productivos, que en procesos de mantenimiento. La energía se utilizaba con mayor eficacia para mantener a los animales que para engordarlos.

Los trabajos realizados en vacuno lechero por Van Es, en Holanda, Flatt y Moe, en Estados Unidos, y Vermorel, en Francia, demostraron hacia 1970 que la eficiencia con que el animal utiliza la energía metabolizable de la ración en soporte de la síntesis y secreción de leche es mayor y varía menos con la composición de la dieta que cuando la emplea el animal adulto no lactante para la formación de tejido graso (ARC, 1980).

El diseño de esquemas coherentes para estimar las necesidades energéticas de los animales y el valor energético de los alimentos ha sido un logro importantísimo, aunque empírico, por cuanto constituye un modelo descriptivo y provee un marco para la acumulación de información práctica. No proporciona explicaciones fisiológicas o bioquímicas de los procesos de transferencia de energía en el animal. De aquí que simultáneamente a los estudios sobre la utilización de alimentos se hayan realizado trabajos con el propósito de obtener tales explicaciones.

En Escocia se llevaron a cabo las primeras preparaciones quirúrgicas en un intento de aislar hechos asociados con la fermentación ruminal. Estos trabajos mostraron que cuando se infunden en el rumen los ácidos grasos volátiles —los productos finales más importantes de la degradación ruminal— se utilizan desde el punto de vista energético menos eficazmente que la glucosa dada por infusión continua en el abomaso o por vía parenteral. Se demostró que la energía de los productos finales de la digestión ruminal se utiliza con menor eficacia en los procesos de síntesis que tienen lugar en el animal en producción, que cuando las mismas observaciones se realizan por debajo de mantenimiento.

Se han propuesto explicaciones a estas observaciones en términos de cálculos estequiométricos de producción ATP cuando los productos finales de la digestión son completamente oxidados o cuando el ATP o los coenzimas reducidos intervienen para llevar a cabo procesos de síntesis (Annison y Armstrong, 1970). Las observaciones realizadas en animales en mantenimiento mostraron perfecta concordancia con los cálculos estequiométricos: los nutrientes absorbidos se reemplazan en los procesos de mantenimiento en proporción a la energía libre que producen al ser oxidados total o parcialmente. En los procesos de síntesis neta el grado de concordancia entre observación y teoría sólo era satisfactorio para la glucosa y el ácido propiónico, con amplias discrepancias cuando los ácidos acético y n-butírico constituían las fuentes energéticas.

Blaxter y Schiemann comprobaron que el uso eficiente de la energía de estos compuestos dependía de un adecuado suministro de cofactores reducidos proporcionados en la oxidación de propiónico, glucosa o aminoácidos gluconeogénicos.

Actualmente están en desarrollo modelos dinámicos del metabolismo del rumen y de órganos y tejidos, principalmente por Baldwin, en California, Black, en Australia, y Thorney, Beever y Hill, en Inglaterra.

La aplicación del modelo estadístico del polaco Kielanowski ha demostrado, tanto en animales monogástricos como en rumiantes, que la eficiencia de utilización de la energía en los procesos productivos depende del material depositado. La síntesis neta de proteína es un proceso mucho menos eficiente que la formación de depósito graso y ello no guarda concordancia con los cálculos estequiométricos. La medida del turnover protéico puede proporcionar explicaciones a esta discrepancia. Es evidente que no pueden separarse metabolismo energético y protéico, y se realiza en la actualidad un gran esfuerzo para elucidar sus interrelaciones, los efectos de la naturaleza de la dieta, del potencial animal para sintetizar proteína propia y de los factores endocrinos para modular la respuesta integrada.

Considerable énfasis se ha dado muy recientemente a los determinantes de la producción de calor asociados a la dinámica de la función celular. Un 15% de la producción de calor basal se explica por el proceso continuo de síntesis y degradación de la proteína orgánica. Las investigaciones de Milligan en Canadá sobre el mantenimiento de los gradientes electroquímicos sugieren que el flujo iónico dependiente de la actividad ATP-asa de membrana explica un porcentaje elevado de la producción total de calor basal. Paralelamente el estudio de la contribución de órganos específicos al metabolismo total del animal ha adquirido extraordinaria importancia tras los trabajos de Koong en Estados Unidos, que demuestran que diferencias muy amplias en actividad metabólica pueden ser consecuencia de variaciones en las contribuciones metabólicas de los distintos órganos.

España se incorpora tarde al grupo de países que dispone de equipos calorimétricos. No es extraño, dada la complejidad instrumental y la amplitud de recursos económicos y humanos que las técnicas calorimétricas imponen, difíciles de reunir en un país cuya sociedad y administración no han prestado la atención apropiada ni el necesario apoyo a la investigación científica. La idea surge del Profesor Varela a finales de los años sesenta y encuentra en el Dr. Boza el empuje y entusiasmo imprescindibles para poner alas a un proyecto de tan difícil viabilidad. Hacia el año 1983 la Unidad de Fisiología Animal de la Estación Experimental del Zaidín del CSIC cuenta con una planta de respirometría de circuito abierto (Aguilera y Prieto, 1986) y la infraestructura adecuada para aplicar las técnicas calorimétricas al conocimiento de la bioenergética animal. Se había elegido la calorimetría indirecta en razón a su precisión y a que puede proporcionar registros continuos de variaciones y ritmos de consumo de oxígeno y de producción de anhídrido carbónico y, por lo tanto, de la oxidación de sustratos en el organismo.

Gran parte del trabajo realizado ha tenido como objetivo establecer las necesidades energéticas del ganado caprino, con énfasis particular sobre la lactación, atendiendo de este modo a la prioridad que la comunidad científica especializada ha establecido y que

se refiere al conocimiento de diferencias en necesidades energéticas en función de la especie y raza.

No se habían realizado estudios calorimétricos dirigidos a elucidar la utilización de la energía de los alimentos en los procesos de mantenimiento y producción en esta especie rumiante. Los resultados de medidas comparativas de metabolismo basal nos confirmaron la existencia de diferencias en actividad metabólica frente a ganado ovino (324 vs. 272 kJ/KgP^{0.75} y día; (Aguilera et al., 1986; Prieto et al., 1990).

Cualquier intento que pretenda establecer un análisis cuantitativo del metabolismo del animal requiere ineludiblemente el conocimiento en términos cuali y cuantitativos de los nutrientes absorbidos. Esto es relativamente fácil de obtener en animales monogástricos, pero presenta dificultades extraordinarias en el rumiante a causa de la existencia de los procesos fermentativos ruminales. No se dispone de un método único que proporcione una estimación cuantitativa de los productos de la fermentación ruminal, que el animal utilizará, directamente o previa transformación, como fuente energética y como sustratos para la secreción de leche, crecimiento y resíntesis de compuestos orgánicos degradados. La extensa actividad microbiana en el rumen proporciona al animal un suministro insuficiente de glucosa, de modo que no sólo los ácidos grasos volátiles constituyen sus principales fuentes energéticas, sino que en el rumiante la glucogénesis es cuantitativamente más importante que en el animal monogástrico. Existe una clara adaptación metabólica a este aporte escaso de glucosa. La baja actividad ATP citrato liasa en la glándula mamaria y en otros tejidos limita la utilización de la glucosa para la síntesis de ácidos grasos. No obstante, la glucosa es esencial a procesos específicos. La disponibilidad de glucosa para la glándula mamaria es el principal factor limitante de la síntesis y secreción lácteas. En la cabra de alta producción lechera la mama utiliza un 60 a 85% de la glucosa disponible para el animal.

La naturaleza de la fermentación ruminal determina las proporciones relativas de sus productos finales y, por lo tanto, influye en la cantidad de ATP formado, en su uso para la síntesis de material microbiano y en el potencial redox. En consecuencia, afecta no sólo a la eficiencia con que la energía del alimento se utilizará en los procesos de mantenimiento y producción del animal, sino también a la cantidad de proteína microbiana que llega al intestino y al grado de hidrogenación de los ácidos grasos insaturados de origen alimentario.

Con esta breve pincelada sólo quiero subrayar que el estudio del metabolismo en el animal rumiante ofrece un atractivo singular. La posibilidad de manipular la fermentación ruminal y dirigirla hacia la formación de sustratos usualmente limitantes de procesos productivos específicos, como vía para incrementar la eficiencia energética con que el rumiante utiliza el alimento, constituye un objetivo permanente en los estudios relativos a la nutrición y metabolismo de estos animales.

El conocimiento de la eficiencia con que el animal en lactación emplea la energía útil del alimento, ésto es, su energía metabolizable, en soporte de la secreción láctea presenta complicaciones especiales por la posible existencia de procesos concomitantes de deposición de grasa corporal o de movilización de reservas, cuyas eficiencias energéticas difieren de la que corresponde a la síntesis y secreción de leche. La precisión en la estimación de estos cambios de reservas tiene vital importancia para el cálculo de ésta.

Para la determinación de la eficiencia energética de la lactación en la cabra hemos llevado a cabo numerosos balances energéticos individuales en animales con niveles productivos ampliamente variables, en los que hemos cuantificado rigurosamente la ingesta energética con el alimento y todas las pérdidas energéticas inherentes a su digestión y metabolización, es decir, las correspondientes a las excreciones fecal y urinaria y a la producción de calor total, determinada a través de la medida del consumo de oxígeno y de la producción de anhídrido carbónico y de metano. La energía contenida en la leche producida más la retenida en el organismo la relacionamos con la energía suministrada con el alimento mediante técnicas de regresión, con las que nos es posible separar la fracción de energía ingerida que el animal destina a la atención de los procesos fisiológicos relacionados con el mantenimiento de su homeostasis interna, de aquella otra fracción que el animal emplea en soporte de la secreción láctea. Nuestros resultados sugieren la existencia de diferencias interespecíficas en cuanto a las necesidades energéticas de mantenimiento frente a otras hembras ruminantes en lactación (401 kJ de energía metabolizable/kgP^{0.76} y día frente a 510 kJ o 318 kJ, en la vaca y oveja, respectivamente). Indican así mismo, una eficiencia de utilización de la energía metabolizable del alimento para la producción de leche próxima al 67% (Aguilera et al., 1990).

La eficiencia energética de la lactación, determinada calorimétricamente, es siempre inferior a la que puede calcularse teniendo en cuenta las eficiencias bioquímicas de los procesos de síntesis de cada uno de los constituyentes inmediatos de la leche —grasa, proteína y lactosa— calculadas a partir del conocimiento de las correspondientes vías metabólicas y de sus costos energéticos y la contribución de dichos constituyentes al contenido energético de la leche. Esta eficiencia bioquímica global es próxima al 86%, pero no tiene en cuenta el costo de la síntesis y secreción de componentes minoritarios, ni las necesidades energéticas de mantenimiento de la glándula mamaria. En efecto, la eficiencia bioquímica de la síntesis de lactosa a partir de glucosa, con mucho su principal precursor, es del 96%. La captación de aminoácidos esenciales y no esenciales por la glándula mamaria es suficiente para formar las proteínas lácteas. No obstante algunos aminoácidos no esenciales pueden formarse en la mama. La eficiencia bioquímica de la síntesis de proteínas a partir de sus aminoácidos es del 88%. A igual que con la lactosa este valor representa un máximo, puesto que no considera el costo energético del transporte de los aminoácidos desde el plasma al retículo endoplásmico, ni de las proteínas a través del sistema Golgi a la leche por exocitosis. Asume, además, que la mezcla de aminoácidos del plasma es perfectamente adecuado a la composición de las proteínas lácteas y que, consecuentemente, no es necesaria la síntesis de ningún aminoácido. Los precursores de la grasa de la leche varían con la especie, con la naturaleza de la dieta y su ingesta. En la glándula mamaria de la cabra es muy importante la captación de acetato y B-hidroxi butirato y también la de lipoproteínas de baja densidad y quilomicrones. La mitad del acetato es oxidado y el resto y el B-hidroxi butirato utilizado en la síntesis de novo de ácidos grasos de hasta catorce átomos de carbono y parte de los de 16 átomos de carbono. Estos ácidos forman un 40% de los ácidos grasos de la leche. La eficiencia bioquímica de su síntesis varía ligeramente con cada ácido graso. La eficiencia media se acerca al 74%. Las lipoproteínas de baja densidad y los quilomicrones, éstos bien de origen exógeno o procedentes de la movili-

zión de triglicéridos de tejido adiposo, son los precursores de ácidos grasos de cadena más larga. Una parte del glicerol se sintetiza en la glándula mamaria a partir de glucosa con una eficiencia del 91%. El costo energético de la síntesis del triglicérido es bajo, aproximadamente 600 kJ/mol, lo que representa una eficiencia ligeramente superior al 98%.

En resumen, la gran eficacia energética de todos los procesos de síntesis de los constituyentes mayoritarios de la leche conducen a una eficiencia bioquímica global extraordinariamente elevada, que sobrevalora la eficacia energética de la lactación, por cuanto no tiene en cuenta el costo de transferencia de nutrientes, el de activación de vías metabólicas alternativas, necesarias para adecuar el suministro plasmático de nutrientes a los requerimientos de la glándula mamaria, o los costos de síntesis y transporte de componentes minoritarios. Tampoco considera el gasto energético necesario para mantener el balance iónico en la mama o el que supone la mayor actividad cardíaca para perfundirla o los costos asociados a un número de procesos secundarios inherentes a la lactación. Estas omisiones explican, desde nuestro punto de vista, la aparente discrepancia en eficiencia energética de la síntesis de leche, en modo tal que podría considerarse que la divergencia de casi 20 unidades porcentuales existente entre nuestras estimaciones calorimétricas, por otro lado perfectamente concordantes con los resultados obtenidos en vacuno lechero, y las basadas en cálculos estequiométricos son mutuamente corroborativas.

La medida del flujo sanguíneo en la glándula mamaria y la cuantificación de las diferencias arteriovenosas en concentración de los principales precursores de los constituyentes de la leche han permitido calcular y comparar la captación de sustratos con la secreción de sus correspondientes productos en la leche. El empleo de técnicas isotópicas ha sido de enorme ayuda a este respecto. La validez de esta metodología, desarrollada en la cabra por Barry y Linzell está bien sustentada, dada la estrecha concordancia que se produce entre el valor energético de la totalidad de los precursores captados por la glándula mamaria y el de la leche segregada correspondiente más el equivalente energético del oxígeno consumido en este territorio. Los resultados muestran que la glándula mamaria es muy eficiente y convierte la energía captada de la sangre que la perfunde en energía en leche con una eficiencia que se sitúa en el rango de 66 a 75% (Barry, 1964; Linzell, 1974). La concordancia con nuestras estimaciones basadas en balances calorimétricos es bien manifiesta.

Los balances calorimétricos que hemos llevado a cabo en cabras que simultáneamente a la producción de leche presentaban retención energética corporal positiva corroboran resultados obtenidos en otras especies rumiantes y son indicativos de que el animal en lactación deposita grasa con superior eficiencia energética que la hembra no lactante, sin que se conozcan las razones bioquímicas que expliquen este fenómeno.

No cabe duda de que en el rumiante en lactación la regulación del balance energético no sólo es compleja, sino precisa y de que la calorimetría constituye una técnica valiosísima con la que conocer la respuesta del animal en lactación a la ingesta de nutrientes. La precisión en la obtención de los costos energéticos y, por tanto, de la eficiencia de uso de la energía del alimento en los procesos de síntesis y secreción lácteas depende de la obtención de buenas estimaciones de los cambios que se operan en las reservas energéticas corporales del animal lactante.

Ilustrísimos señores: En virtud del generoso nombramiento que me habéis otorgado, ingreso en esta Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental con enorme satisfacción y profunda gratitud, no exentas de preocupación, la que me produce el deseo firme de contribuir en la medida ciertamente modesta de mis capacidades a la producción y desarrollo de las actividades culturales y científicas de esta Muy Ilustre Corporación.

Mis palabras han de tener necesariamente un colofón de agradecimiento a quienes comparten conmigo en el laboratorio día a día éxitos y fracasos; a los más jóvenes, savia nueva imprescindible en todo grupo de investigación, estímulo permanente e irrenunciable para los que tenemos la responsabilidad de formarles; a los que ya no lo son tanto, excelentes científicos. Infatigables, inconformistas y autoexigentes; a quienes me preceden. Con ellos me inicié en esta fascinante profesión. Ellos trazaron mi camino, tal vez porque unieron al rigor científico la calidez de un clima entrañable; en fin, a todos lo que de una u otra manera, con su generoso esfuerzo y profesionalidad hacen posible nuestra tarea investigadora; pero muy en especial, al Profesor Julio Boza, mi maestro y amigo, con quien tengo contraída una deuda insaldable que me enorgullece. Siempre aglutinador, dinámico excepcional y, sobre todo, profundamente humano. A todos, muchas gracias.

BIBLIOGRAFIA

- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL (1980). The nutrient requirements of ruminant livestock. Slough: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- AGUILERA, J. F., MOLINA, E., PRIETO, C. y BOZA, J. (1986). Estimación de las necesidades energéticas de mantenimiento en ganado de raza Segureña. Archivos de Zootecnia, 35, 89-96.
- AGUILERA, J. F. y PRIETO, C. (1986). Description and function of an open-circuit respiration plant for pigs and small ruminants and the techniques used to measure energy metabolism. Archives of Animal Nutrition, Berlín, 11, 1009-1018.
- AGUILERA, J.F., PRIETO, C. y FONOLLA, J. (1990). Protein and energy metabolism of lactating Granadina goats. British Journal of Nutrition, 63, 165-175.
- ANNISON, E. F. y ARMSTRONG, D. G. (1970). Volatile fatty acid metabolism and energy supply. En: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant, pág. 422-437 (A. T. Phillipson, ed.). Newcastle upon Tyne: Oriel Press.
- ATWATER, W. O. y BENEDICT, F. G. (1903). Experiments on the metabolism of energy and matter in the human body. United States Department of Agriculture, Office of Experimental Stations, Bulletin 136.
- ATWATER, W.O. y ROSA, E. B. (1899). Description of a new respiration calorimeter and experiments on the conservation of energy in the human body. United States Department of Agriculture, Office of Experimental Stations, Bulletin 63.
- BARRY, J. M. (1964). A quantitative balance between substrates and metabolic products of the mammary gland. Biological Reviews, 39, 194-213.
- BLAXTER, K. L. (1989a). Energy metabolism in animal and man. Cambridge: University Press.
- BLAXTER, K. L. (1989b). Energy metabolism of farm animals: Past, present and future. En: Proceeding of the 11th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals. EAAP Publ. nº 43, pág. 379-384. (Y. van der Honing y W. H. Close, ed.). Wageningen: Pudoc.
- CRAWFORD, A. (1779). Experiments and observations on animal heat and the inflammation of combustible bodies. Being an attempt to resolve these phenomena into a general law of nature. Londres: J. Murray.
- DESPRETZ, C. (1824). La cause de la chaleur animale. Journal de Physiologie Experimentale et de Patologie, 4, 143-159.

- DULONG, P. R. (1841). Memoire sur la chaleur animale. *Annales de Chimie et de Physics*, 3e Série, 1, 440-455.
- HELMHOLTZ, H. von (1847). Über die erhaltung der kraft. Berlín: G. Reiner.
- HELMHOLTZ, H. von (1848). Über die wärmeenwicklung bei der muskelaction. *Wissenschaftlichen Abhandlung*, 2, 745-763.
- HESS, G. H. (1838). The evolution of heat in multiple proportions. *Poggendorf's Annalen der Chemie und Physik*, 47, 210.
- HOLMES, F. L. (1985). *Lavoisier and the chemistry of life*. Madison: University of Wisconsin Press.
- KELLNER, O. (1905). *Die ernährung der landwirtschaftlichen nutztiere*. Berlín .
- LAVOISIER, A. L. (1777). Experiences sur la decomposition de l'air dans le poulmon et sur un des principaux usages de la respiration dans l'economie animale. *Archives de l'Academie des Sciences*. París.
- LAVOISIER, A. L. (1790). Carta a Joseph Black. Publicada por A. Mielo (1943). Una lettera di A. Lavoisier a J. Black. *Archion*, 25, 238-239.
- LAVOISIER, A. L. y LAPLACE, P. S. (1780). Memoire sur la chaleur. *Memoires de l'Academie des Sciences*, pág. 355-408.
- LAVOISIER, A. L. y LAPLACE, P. S. (1783). Memoire sur la chaleur. *Memoires de l'Academie des Sciences*, pág. 404 y sig.
- LINZELL, J. L. (1974). Mammary blood flow and methods of identifying and measuring precursors of milk. En: *Lactation* (B. L. Larson y V. R. Smith), vol. 1, pág. 143-225. Nueva York y Londres: Academic Press.
- MAGNUS, G. (1847). Über die in blute enthalten gase, sauerstoffe, stickstoff und kohlenensaure. *Annalen der Physik und Chemie*, 40, 583-606.
- MAYER, J. R. (1842). Bemerkungen über die krafte der umbelebten Natur. *Liebig's Annalen der Chemie und Pharmacie*, 42, 233-240.
- MENDELSON, E. (1964). *Heat and life. The development of the theory of heat and life*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- NEHRING, K., BEYER, M. y HOFFMAN, B. (1970). *Futtermitteltabellenwerk*. Berlín: Deutsch Landwirtschaftsverlag.
- PETTENKOFER, M. (1862). Ueber die respiration. *Annalen der Chemie und Pharmacie*, 123, Suppl. 2, 1-52.
- PETTENKOFER, M. y VOIT, C. (1866). Untersuchungen über den Stoffverbrauch des normalen menchen. *Zeitschrift für Biologie*, 2, 478-573.
- PRIESTLEY, J. (1774). *Experiments and observations on different kinds of air*. Londres: J. Johnson.
- PRIETO, C., AGUILERA, J. F., LARA, L. y FONOLLA, J. (1990). Protein and energy requirements for maintenance of indigenous Granadina goats. *British Journal of Nutrition*, 63, 155-163.
- REGNAULT, V. y REISET, J. (1849). Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses clases. *Annales de Chimie et de Physique, Series III*, 26, 299-519.
- RUBNER, M. (1894). Die quelle der tierischen wärme. *Zeitschrift für Biologie*, 30, 73-142.
- RUBNER, M. (1902). *Die gesetz des energieverbrauchs bei der ernährung*. Leipzig: Franz Deuticke.