

Relación entre el metabolismo energético, el equilibrio ácido-base y el estado productivo de la oveja de raza Gallega

Cristina Castillo Rodríguez*
Joaquín Hernández Bermúdez*
Marta López Alonso*
Ignacio Ayala de la Peña*
Marta Miranda Castañón*
José Luis Benedito Castellote*

Abstract

The relationship between metabolic parameters (serum glucose, urea, non sterified fatty acids and triglycerides), and acid-base balance (venous and urinary pH, pO_2 , pCO_2 , HCO_3^- and BE) were studied in Gallega-breed ewes. Three reproductive stages: anoestrus, late-pregnancy and lactation were considered. Variations of these parameters in each period depending on the effect of single or twin pregnancy were also studied. Results showed that the metabolism changed due to the requirements that characterized each period without influencing the venous pH, although there were modifications on compensatory mechanisms. Close to the end of the pregnancy there was a lipid mobilization to obtain energy; this fact implied the production of organic acids which were neutralized by buffers, the respiratory system and the kidney. There was no influence on the number of fetuses that female carried. During lactation the situation changed as the metabolic demands for milk production were low in this breed, although maternal metabolism needed mobilisation fat to obtain energy. At this stage, ewes with two lambs produced more milk, with lower buffer concentration in blood, and more intensive respiratory compensation than ewes with only one lamb.

Key words: EWE, METABOLISM, ACID-BASE BALANCE, PREGNANCY, LACTATION, TWIN PREGNANCY.

Resumen

Se estudiaron las relaciones existentes entre diversos parámetros metabólicos (glucosa, urea, ácidos grasos libres —AGL— y triglicéridos séricos) y del equilibrio ácido-base (pH venoso y urinario, pO_2 , pCO_2 , HCO_3^- y bases en exceso —BE—) en ovejas de raza Gallega durante tres etapas: anoestro, último mes de gestación y lactancia. Asimismo, se quiso estudiar la influencia que sobre el medio interno podía presentar la gestación sencilla y gemelar. Los resultados muestran que el metabolismo se modifica con base en las demandas propias de cada estado, y que ello, si bien no influye en el valor del pH sanguíneo, sí determina modificaciones sustanciales en los sistemas amortiguadores analizados. Pudo comprobarse que el final de la gestación produce un estado de lipomovilización con el fin de obtener energía; el resultado es la generación de sustancias ácidas que serán neutralizadas por los amortiguadores químicos, el aparato respiratorio y el riñón. No hay diferencias en lo que respecta a la gestación sencilla o gemelar; y resalta la capacidad reproductora de esta raza. En lactancia, la situación se modifica. El requerimiento metabólico para la producción de leche es menor, al tratarse de una raza no lactopoyética; sin embargo, se observó que la madre ha de recurrir a la movilización de ácidos grasos libres para obtener energía. Las principales diferencias se encontraron entre grupos, y son las hembras que han de amamantar dos corderos las que muestran menores niveles de sustancias amortiguadoras, con la necesaria participación del aparato respiratorio para compensar.

Palabras clave: OVEJA, METABOLISMO, EQUILIBRIO ÁCIDO-BASE, GESTACIÓN, LACTANCIA, GEMELAR.

Recibido el 3 de enero de 2000 y aceptado el 19 de agosto de 2000.

* Departamento de Patología Animal, Facultad de Veterinaria, Universidad de Santiago de Compostela, Campus Universitario, 27002, Lugo, España.

Introducción

El organismo precisa, para su correcto funcionamiento, de la existencia de un pH muy estable, que no presente cambios fuera de los límites normales. Las desviaciones por encima o por debajo de esta normalidad repercutirán en los grandes sistemas orgánicos, así como en las reacciones bioquímicas que ocurren en el interior de las células, con alteración de sus funciones.¹

Una de las fuentes de variación del pH lo constituye, fisiológicamente, el catabolismo celular, con capacidad para producir grandes cantidades de anhídrido carbónico e hidrogeniones, que difundirán rápidamente al líquido extracelular. Los distintos sistemas reguladores (amortiguadores químicos, aparato respiratorio y riñón) intentarán neutralizar tal producción, para devolver la estabilidad al medio interno.

Son abundantes los estudios en donde se analiza este mecanismo fisiológico en distintas circunstancias, tales como la gestación, aunque básicamente referidos al ganado bovino. La escasez de referencias que toman como sujeto de estudio a la oveja fue una de las dos causas por las que se realizó este estudio. A ello hay que añadir la alta frecuencia con la que este animal presenta gestaciones gemelares, lo que en principio ha de suponer cambios importantes en el medio interno.

La siguiente razón tiene su origen en el creciente interés que desde hace algunos años despiertan las razas autóctonas. Su desplazamiento, en favor de otras más productivas, motivó una drástica reducción del censo, hasta el punto que en algunas zonas corren un serio peligro de extinción.

Este es el caso de la oveja de raza Gallega, una raza rústica, acostumbrada a vivir en climas húmedos y que está catalogada como una raza prolífica, con un índice superior al resto de las razas españolas, en la cual son frecuentes las gestaciones gemelares, y nada raras las triples.²⁻⁴ Su rusticidad les capacita para vivir en condiciones desfavorables y les otorga un metabolismo "peculiar", resistente a ciertas patologías metabólicas, especialmente las asociadas al manejo por parte del hombre y que son frecuentes en razas prolíficas sometidas a un exigente proceso de selección.⁵

El objetivo del presente estudio fue conocer las variaciones del medio interno, que con carácter fisiológico se presentan en la oveja de raza Gallega, con base en tres momentos productivos: anoestro (y que hemos considerado como un estado basal); final de gestación, momento en el que sabemos que se produ-

cen importantes cambios en el medio interno,⁶ y lactancia. Los parámetros analizados están relacionados con el equilibrio ácido-base (pH sanguíneo y urinario, pO_2 , pCO_2 , HCO_3^- actual, BE), así como con el metabolismo (glucosa, urea, triglicéridos y ácidos grasos libres -AGL-), que se modifican de acuerdo con las demandas de producción.^{7,8} Además, debido al carácter prolífico de esta raza, se ha querido saber cómo afecta la presencia de uno o dos fetos sobre el medio interno de la madre, por lo que se consideró también la gestación sencilla y gemelar.

Material y métodos

El estudio fue llevado a cabo en cuarenta hembras de raza ovina Gallega, clínicamente sanas y con un rango de edad que oscilaba entre los dos y cuatro años. La dieta de estos animales, sometidos a un régimen de pastoreo, consistió en pradera natural, compuesta básicamente por raygrass inglés y trébol blanco. En el último mes de gestación se les suministró ensilado de hierba, procedente de esta pradera, sin ningún tipo de suplementación. Tanto la dieta como el agua estuvieron siempre a libre disposición del animal.

Con el fin de que todas las hembras se encontrasen siempre en idénticas condiciones fisiológicas, medioambientales y nutricionales, los animales fueron sincronizados mediante el empleo de un progestágeno, aplicado con esponjas intravaginales, y PMSG,* de acuerdo con los protocolos marcados en la bibliografía.⁹ El diagnóstico de gestación y la separación de los animales en grupos de gestación sencilla y gemelar, se hicieron al segundo mes de la sincronización y mediante ecografía transrectal, pudiendo constatar que de las cuarenta hembras preñadas, veinticinco tenían una gestación gemelar, y las otras quince, una gestación sencilla.

En este estudio se tomaron cuatro muestras: la primera (muestra 1) con los animales en anoestro, que coincide con el día en que fueron sincronizadas, por lo que se consideró como toma basal. Las dos siguientes (muestras 2 y 3) coinciden con el cuarto mes de gestación y quince días antes del parto, respectivamente. Por último, la muestra 4 se obtuvo a los diez días posparto, cuando ya se encontraban en fase de lactancia.

La noche anterior al muestreo, los animales fueron separados del resto del rebaño con el fin de minimizar la respuesta al estrés provocado por el manejo. Todas las muestras se recogieron a primera hora de la mañana, con los animales en ayunas. Las muestras de sangre se tomaron de la vena yugular, considerando siempre aquellos factores que de una u otra manera podrían interferir en las mediciones, especialmente en lo que se refiere al equilibrio ácido-base.^{10,11} Las muestras de

* Chronogest® Laboratorios Intervet, España.

Cuadro 1
VALORES ($\mu \pm$ DESVIACIÓN ESTÁNDAR) PARA CADA PARÁMETRO A LO LARGO DE LAS DIFERENTES TOMAS. SE INDICAN TAMBIÉN LOS NIVELES DE SIGNIFICANCIA ENCONTRADOS. LAS LETRAS QUE APARECEN EN SUPERÍNDICE A LO LARGO DE CADA FILA, SEÑALAN LOS GRUPOS ESTADÍSTICOS ENCONTRADOS

Parámetro	Toma 1	Toma 2	Toma 3	Toma 4	Efecto Toma Prob > F
PH venoso	7.401 \pm 0.065 ^a	7.390 \pm 0.052 ^a	7.368 \pm 0.047 ^a	7.400 \pm 0.032 ^a	0.7452
PO ₂ (mmHg)	32.58 \pm 13.37 ^a	43.38 \pm 10.03 ^b	41.07 \pm 8.94 ^b	36.09 \pm 5.44 ^c	0.0025
PCO ₂ (mmHg)	42.34 \pm 7.76 ^a	40.35 \pm 4.23 ^a	38.21 \pm 1.79 ^a	40.53 \pm 5.29 ^a	0.4415
HCO ₃ ⁻ (mmol/l)	26.07 \pm 2.94 ^a	24.61 \pm 2.37 ^b	22.91 \pm 2.80 ^c	25.27 \pm 3.15 ^a	0.0161
BE (mmol/l)	2.24 \pm 1.35 ^a	0.88 \pm 0.91 ^b	-1.27 \pm 1.25 ^c	1.43 \pm 1.46 ^a	0.0096
Glucosa (mmol/l)	3.28 \pm 0.53 ^a	4.87 \pm 0.12 ^b	4.89 \pm 0.16 ^b	4.86 \pm 0.15 ^b	0.0000
Urea (mmol/l)	8.28 \pm 0.64 ^a	8.01 \pm 0.42 ^a	6.99 \pm 0.63 ^b	7.10 \pm 0.58 ^c	0.0000
Triglicéridos (mmol/l)	0.37 \pm 0.09 ^a	0.41 \pm 0.02 ^a	0.57 \pm 0.08 ^b	0.30 \pm 0.05 ^c	0.0000
AGL (mmol/l)	0.28 \pm 0.03 ^a	0.36 \pm 0.07 ^b	0.32 \pm 0.03 ^c	0.30 \pm 0.04 ^c	0.0000
PH urinario	7.561 \pm 0.340 ^a	6.890 \pm 0.751 ^b	6.293 \pm 0.452 ^b	8.035 \pm 0.981 ^a	0.0000

sangre entera se conservaron adecuadamente, para la determinación de los parámetros del equilibrio ácido-base (pH, pO₂, pCO₂, HCO₃⁻ actual y bases en exceso —BE—), en un analizador de gases.* El suero obtenido de otra muestra se empleó para la determinación de las concentraciones de glucosa, urea, triglicéridos y ácidos grasos libres, mediante métodos enzimáticos y técnicas estandarizadas.**

La orina fue recolectada mediante cateterización guardando todas las medidas de esterilidad pertinentes. El pH de la orina fue medido al momento mediante tira reactiva*** y posteriormente, confirmados en el laboratorio, mediante un pH-metro digital (estos últimos valores son los que se exponen en los resultados).

Una vez verificada la distribución normal de la población estudiada (prueba de Kolmogorov Smirnov), considerando que la población no seguía una distribución normal cuando ($P < 0.05$),¹² se realizó un análisis de varianza, de una y doble vía para comprobar el efecto del estado fisiológico y del número de crías al final de la gestación. Se empleó la prueba de Tuckey-Kramer HSD,¹² para establecer las diferencias que surgían al comparar los diferentes periodos productivos, y la prueba "t" de Student, para las diferencias que podían surgir al comparar los grupos de hembras; para ambos casos se consideró un nivel de significancia de 95% ($P < 0.05$). Toda la operación se llevó a cabo en

el programa estadístico JMP (versión 2.0.2.) de Macintosh.

Resultados

En el Cuadro 1 se presentan los estimadores de los distintos parámetros en función de la toma. En el Cuadro 2 se expresan los datos obtenidos en estos mismos parámetros pero en función del número de crías que presentó la hembra en el último mes de gestación (muestras 2 y 3) y lactancia (muestra 4). En ambos se menciona el nivel de significancia encontrado.

En este sentido, se presentan los resultados en dos apartados: En función del estado productivo y en función del número de crías encontrado al final de la gestación y en lactancia.

Tomando en cuenta el periodo productivo, podría decirse que los valores del pH venoso y del pCO₂ no variaron significativamente en ninguna etapa (aunque en el caso de este último se observó un progresivo descenso en sus concentraciones), al contrario de lo que ocurrió en los otros parámetros. En primer lugar, los valores de pO₂ difieren en las tres etapas: los máximos valores se registraron en gestación, y los menores en el estado basal. En cuanto a las concentraciones de HCO₃⁻ y BE, los dos siguieron un comportamiento paralelo, y muestran que durante la gestación tiene lugar un destacado descenso de las bases amortiguadoras, más importante en los últimos días, hasta el punto de poder hablar de déficit de base, señalado por el signo negativo que muestra el parámetro BE. El valor del pH urinario corre paralelo a la evolución de los dos anteriores parámetros, y

* BG Electrolytes, IL-1400.

** Reactivos Cromatest®, Laboratorios Knickerbocker, España y Bio-Merieux Laboratories, Francia.

*** Medi-Test Combi 9, Macherey-Nagel, Alemania.

Cuadro 2

VALORES MEDIOS ($\mu \pm$ DESVIACIÓN ESTÁNDAR) DE LOS DISTINTOS PARÁMETROS EN FUNCIÓN DEL NÚMERO DE CRÍAS QUE PORTE AL FINAL DE LA GESTACIÓN (MUESTRAS 2 Y 3) Y DE LAS QUE AMAMANTE EN LACTANCIA (MUESTRA 4). LOS NÚMEROS EN NEGRITA SEÑALAN LAS DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS

Parámetro	Toma 2	Toma 3	Toma 4	Efecto Toma x Crías Prob>F
PH venoso	S: 7.395 \pm 0.055 G: 7.386 \pm 0.052	S: 7.378 \pm 0.043 G: 7.355 \pm 0.051	S: 7.397 \pm 0.035 G: 7.403 \pm 0.030	0.7820
PO ₂ (mmHg)	S: 42.71 \pm 9.57 G: 44.20 \pm 10.72	S: 37.61 \pm 4.91 G: 43.50 \pm 5.50	S: 36.53 \pm 6.48 G: 35.71 \pm 4.62	0.6700
PCO ₂ (mmHg)	S: 40.09 \pm 3.57 G: 40.60 \pm 4.88	S: 38.52 \pm 1.73 G: 38.00 \pm 1.89	S: 43.40 \pm 4.97 G: 38.11 \pm 4.39	0.0113
HCO ₃ ⁻ (mmol/l)	S: 24.81 \pm 2.83 G: 24.42 \pm 1.94	S: 22.62 \pm 3.47 G: 23.11 \pm 2.40	S: 26.79 \pm 2.49 G: 23.98 \pm 3.14	0.0259
BE (mmol/l)	S: 1.15 \pm 1.02 G: 0.63 \pm 0.82	S: -1.19 \pm 1.45 G: -0.82 \pm 0.94	S: 2.72 \pm 1.39 G: 0.34 \pm 1.61	0.0492
Glucosa (mmol/l)	S: 4.90 \pm 0.14 G: 4.85 \pm 0.10	S: 4.88 \pm 0.16 G: 4.90 \pm 0.17	S: 4.84 \pm 0.19 G: 4.87 \pm 0.12	0.8435
Urea (mmol/l)	S: 7.72 \pm 0.47 G: 8.17 \pm 0.38	S: 7.06 \pm 0.71 G: 6.94 \pm 0.58	S: 6.78 \pm 0.49 G: 7.37 \pm 0.64	0.0111
Triglicéridos (mmol/l)	S: 0.41 \pm 0.03 G: 0.41 \pm 0.01	S: 0.53 \pm 0.05 G: 0.59 \pm 0.05	S: 0.28 \pm 0.05 G: 0.31 \pm 0.04	0.1114
AGL (mmol/l)	S: 0.35 \pm 0.05 G: 0.37 \pm 0.09	S: 0.30 \pm 0.05 G: 0.33 \pm 0.02	S: 0.31 \pm 0.03 G: 0.29 \pm 0.05	0.7690
PH urinario	S: 6.822 \pm 0.621 G: 6.980 \pm 0.751	S: 6.393 \pm 0.351 G: 6.185 \pm 0.480	S: 8.117 \pm 1.056 G: 7.97 \pm 0.850	0.1140

refleja la acidificación de la orina en gestación, con restablecimiento del valor basal en la lactancia. En cuanto a los parámetros metabólicos, la gestación y lactancia se caracterizan por un aumento en los niveles de glucosa y AGL, con respecto al estado basal; mientras que en el caso de los triglicéridos, se observó un acusado ascenso en la preñez, que descendió significativamente en la lactancia. Por último, las concentraciones de urea descendieron en la gestación y aumentaron en la última toma.

Si se considera el número de crías que porta la madre en el último mes de gestación, sorprendentemente ningún parámetro se vio modificado de forma acusada. Por el contrario, ya en lactancia, los valores de pCO₂, HCO₃⁻, BE y urea, variaron significativamente, según el número de corderos que amamantó la hembra.

Discusión

El hecho de que el valor del pH sanguíneo no sufra modificaciones, ni en función del estado productivo ni en función del número de crías, no resulta extraño. No en vano el mantenimiento de la concentración de H⁺

dentro de los límites normales es imprescindible para el correcto funcionamiento orgánico.^{1,10,13} La cuestión radica entonces en saber cómo se consigue mantener tal estabilidad, máxime teniendo en cuenta las modificaciones del metabolismo energético.

Y es que durante la gestación, el crecimiento de los tejidos que comprenden el útero grávido, junto con el desarrollo de la glándula mamaria, tiene una elevada prioridad en cuanto a las necesidades de energía.¹⁴ Esta situación afecta, en consecuencia, al medio interno, en donde se hace evidente durante los últimos días de la preñez. Se sabe que los cambios endocrinos, característicos de este periodo, promueven la gluconeogénesis, cetogénesis y la movilización de ácidos grasos.^{7,8,15} El feto (o fetos) recibe así un aporte continuo de glucosa, necesaria tanto para su actividad tisular como para los primeros momentos tras el nacimiento.¹⁶ Sólo el desarrollo fetal llega a consumir entre 40% y 70% de la glucosa materna,¹⁷ de tal manera que una hembra preñada portadora de dos crías llega a producir 42% más de glucosa que otra no preñada.¹⁵ Diversos autores^{18,19} han encontrado descensos en los niveles de glucosa a medida que progresa la gestación, debido a estas intensas demandas; a lo que hay que

agregar el complejo equilibrio hormonal existente en esta fase, y donde destaca la pérdida de sensibilidad de los tejidos periféricos hacia la insulina,¹⁹ así como por la reducción en la capacidad de ingestión de la madre, que limita el consumo energético.⁹

Sin embargo, la oveja de raza Gallega presentó en todas las fases productivas, valores de glucosa en sangre incluidos en los rangos de referencia que para esta especie citan diversos investigadores^{13, 21} con un acusado ascenso en el último mes de gestación, el cual se mantiene en lactancia. Estos datos discrepan de los aportados por otras razas ovinas más selectas, como la Merino y sus cruces, y en las cuales la probabilidad de padecer patologías metabólicas, asociadas a desajustes en la homeostasis glucídica, es alta.²² Además, en esta raza rústica la demanda que impone el desarrollo de dos fetos, o incluso amamantarlos, no parece influir negativamente en el balance de la glucosa.

La explicación a tal comportamiento no sólo radica en factores individuales o raciales,²⁰ sino más bien en el carácter rústico de esta raza,²³ de manera que sus reducidos requerimientos productivos y, por tanto, la poca influencia que conlleva el manejo asociado a ellos, condicionan una mayor estabilidad del metabolismo glucídico y, en consecuencia, menor sensibilidad o predisposición al padecimiento de toxemias gestacionales, de gran interés en las hembras portadoras de dos fetos.

En cualquier caso, y a partir de aquí, se sabe que el incremento de glucosa va destinado a cubrir las demandas fetales (en el caso de la gestación), o la síntesis de la lactosa de la leche (en el caso de la lactancia); por ello, el metabolismo materno dependerá de la energía generada por el catabolismo lipídico. Aquí entonces hay que diferenciar ambas fases, pues la evolución ha sido diferente.

En la gestación, y como consecuencia de la lipomovilización, se encontró un aumento en los niveles de triglicéridos, destinados a generar glicerol (precursor glucogénico) y AGL; este aumento produjo la energía necesaria para la madre.^{8,13,24} La metabolización de estos compuestos generó ácidos orgánicos que fueron amortiguados por acción de los tampones sanguíneos, con descenso en el valor de HCO_3^- y BE. Puede decirse que los últimos quince días fueron los más importantes, y en donde es posible encontrar un déficit de base. Esta actividad metabólica es llevada por igual en las ovejas de una o dos crías, sin que pueda considerarse un estado de acidosis metabólica, puesto que no se registraron valores patológicos, pero sí llama la atención este periodo, con vistas a una explotación racionalizada de este tipo de ganado, con modificación sustancial de sus requerimientos.

Por otro lado, en lactancia el comportamiento es diferente, y desde luego con menores repercusiones

sobre la homeostasis ácido-base, al menos tal y como lo refleja la recuperación de los valores de pH venoso y sistemas compensadores; en este caso, el factor determinante es la producción de leche. Las razas rústicas, en general, disponen de una producción de leche limitada, debido, en gran parte, al medio en el que se desenvuelven, aunque suficiente como para sacar adelante a sus crías; aquí queda incluida perfectamente la oveja Gallega.²⁵ Sin embargo, su producción de leche lleva implícita una serie de demandas. En lo que respecta a la glucosa, la síntesis de lactosa va a estimular la gluconeogénesis hepática, además de contar con la disminución de sensibilidad de los tejidos periféricos hacia la insulina, que explican el mantenimiento de la glucemia en esta fase. Además, la formación de la grasa de la leche implica una lipomovilización, en demanda de triglicéridos, constituyentes importantes de esa grasa.²⁴ Precisamente esa demanda es mayor al principio de la lactancia. De nuevo, el metabolismo de la madre se ve obligado a recurrir al empleo de AGL como fuente de energía, de ahí que se mantengan los valores con respecto al final de la gestación.

Lo anterior apenas afecta al medio interno; es decir, tal situación no implica una generación excesiva de sustancias ácidas que obliguen a un consumo de tampones amortiguadores. En este sentido, se puede decir que en lo que respecta a la homeostasis ácido-base, la oveja, en su conjunto, se encuentra en un periodo parecido al basal; sólo si consideramos los grupos de hembras se verá que aparecen diferencias, y que sólo pueden ser atribuidas a la producción de leche. En efecto, las hembras de parto gemelar producen más cantidad (hasta 30%-40% más de leche respecto de las que amamantan una cría), la Gallega no es una excepción.^{4,9,25} Este resultado implica diferencias sobre el medio interno, por la mayor actividad metabólica, sencillamente una mayor producción de sustancias ácidas en las hembras gemelares, fruto de esa demanda glucídica y ese estado de lipomovilización, que causa menores valores de bases amortiguadoras, pero sin alcanzar un estado de déficit de base.

El medio interno constituye una compleja cadena en donde todos sus eslabones están interrelacionados, aunque a efectos prácticos y aclaratorios sea preciso desglosarlo en apartados. Sin embargo, en el momento de hablar del papel que juega el aparato respiratorio y el riñón en la gestación y lactancia, hay que interrelacionarlos. De una forma resumida, se ha observado que en gestación existe una mayor producción de sustancias ácidas con origen metabólico, las cuales motivan el descenso en los niveles de HCO_3^- y BE. En lactancia, la situación cambia, el esfuerzo metabólico es menor y se asiste al restablecimiento de los niveles. Ahora es, pues, el momento de abordar los otros sistemas compensadores: Aparato respiratorio y riñón.

Durante la gestación, la evolución seguida por los niveles de pO_2 y pCO_2 indica que el animal se halla con una actividad ventilatoria superior a la basal; todo ello con el fin de eliminar la cantidad de CO_2 producida en mayor volumen de lo habitual, y como consecuencia de la intensa actividad metabólica. Obviamente, no se puede olvidar la influencia de las altas concentraciones de progesterona sobre el centro respiratorio,^{26,27} ni la mayor demanda de O_2 por parte de los tejidos periféricos, para la obtención de energía;²⁸ sin embargo, en este contexto, la atención se centra en su función compensadora. Efectivamente, la actividad desarrollada por el aparato respiratorio no tiene otro objetivo que eliminar esa producción mayor de CO_2 y H^+ ²⁹; sin embargo, el descenso paralelo en el valor de pH urinario indica que el papel compensador ejercido por los pulmones no basta por sí solo para restablecer la normalidad del medio interno, y que ésta se mantiene debido a la participación del riñón, que actúa reabsorbiendo HCO_3^- y eliminando H^+ y NH_4^+ . Este último parámetro está estrechamente vinculado al ciclo de la urea y producción de HCO_3^- . Efectivamente, en condiciones de mayor producción de sustancias ácidas, con descenso del pH sanguíneo, la concentración de HCO_3^- disminuye, y su disponibilidad para participar en el ciclo de la urea también, lo que causa el descenso en la concentración sanguínea de este metabolito. Además, ante la mayor concentración de H^+ se estimula la actividad de la glutaminasa renal, que motiva la eliminación de NH_4^+ por la orina, una de las dos formas de eliminar H^+ .^{1,10,13,29}

En lactancia, el grupo que amamanta a dos corderos mantiene las principales diferencias, además el pH venoso se mantiene, a pesar de la mayor producción de leche, como resultado de la participación de los amortiguadores químicos y del aparato respiratorio. En ambos casos la situación no progresa a más, y no es necesaria la actuación del riñón, evidente por su valor de pH. Asimismo, es curioso observar cómo se ha recuperado la concentración de urea, paralelamente a la recuperación del HCO_3^- , aunque hay que añadir que las hembras lactantes tienden de por sí a conservar urea, básicamente mediante reabsorción a nivel renal, mucho más incluso que en gestación.³⁰

Referencias

1. Lens XM. Regulación fisiológica y métodos de evaluación clínica del equilibrio ácido-base. En: Montoliú J, editor. *Metabolismo electrolítico y equilibrio ácido-base*. Barcelona, España: Mosby-Doyma Libros, 1995:43-54.
2. Sánchez L, Iglesias A, Vallejo M. Raza ovina Gallega. Lugo, España: Diputación Provincial, 1989.
3. Fahmy MH. Prolific sheep. Wallingford (UK): CAB International, 1996.
4. Molina A, Garde JJ, Gallego L. Producción de leche en la oveja. En: Buxadé C, editor. *Producción ovina*. Tomo VIII. Madrid, España: Mundi-Prensa, 1996:241-258.
5. Bruss ML. Ketogenesis and ketosis. In: Kaneko JJ, editor. *Clinical biochemistry of domestic animals*. 4th ed. San Diego (CA): Academic Press, 1989:86-105.
6. Castillo C, Hernandez J, Lopez M, Miranda M, Garcia P, Benedito JL. Relationship between venous pH, serum calcium and proteins in the course of anoestrus, pregnancy and lactation in the ewe. *Arch Tierärz Dummerstorf* 1997;40:257-263.
7. Herdt TH. Fuel homeostasis in the ruminants. *Vet Clin North Am: Food Anim Pract* 1988;4:213-231.
8. Jean-Blain C. Metabolisme hepatic du glucose et des lipides chez les ruminants. *Sci Vét Méd Comp* 1990;92:3-14.
9. Daza A. Reproducción y sistemas de explotación del ganado ovino. Madrid, España: Mundi-Prensa, 1997.
10. Carlson GP. Fluid, electrolyte and acid-base balance. In: Kaneko JJ, editor. *Clinical biochemistry of domestic animals*. 4th ed. San Diego (CA): Academic Press, 1989:543-575.
11. Pruden EL, Siggaard-Andersen O, Tietz NW. Blood gases and pH. In: Burtis CA, Ashwood ER, editors. *Tietz textbook of clinical chemistry*. Philadelphia: W.B. Saunders, 1994:1 375-1 410.
12. Williams B. Biostatistics: concepts and applications for biologists. London (UK): Chapman and Hall, 1994.
13. Clarenburg R. Physiological chemistry of domestic animals. San Louis (MO): Mosby Year Book, 1992.
14. Ferrell CL. Metabolismo de la energía. En: Church CD, editor. *El rumiante: fisiología digestiva y nutrición*. Zaragoza, España: Acribia, 1993:283-303.
15. Clarke L, Bryant MJ, Lomax MA, Symonds ME. Maternal manipulation of brown adipose tissue and liver development in the ovine fetus during late gestation. *Br J Nutr* 1997;77:871-883.
16. Kaneko JJ. Carbohydrate metabolism and its diseases. In: Kaneko JJ, editor. *Clinical biochemistry of domestic animals*. 4th ed. San Diego (CA): Academic Press, 1989:44-85.
17. Bickhardt K, Köning G, Jäger-Bloh SA, Meyer Th. Plasma concentrations of glucose and b-hydroxybutyrate in ewes of different breeds and of different stages of reproduction and in ketotic ewes. *Züchtungskunde* 1989;61:121-130.
18. González JR. Dismetabolismos energéticos en ovejas de alta producción: profilaxis y tratamientos (tesis doctoral). León, España: Facultad de Veterinaria. Universidad de León, 1992.
19. Vernon RG, Sasaki S. Control of responsiveness of tissues to hormones. In: Tsuda T, Sasaki Y, Kawashima R, editors. *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*. San Diego (CA): Academic Press, 1991:155-182.
20. Schlumbohm C, Sporleder HP, Gurtler H, Harmeyer J. Effect of insulin on glucose and fat metabolism in ewes during various reproductive states in normal and hypocalcemia. *Dtsch Tierärztl Wochenschr* 1997;104:365-369.
21. Hernandez J, Benedito JL, Castillo C, Montes A, Gutierrez C, Ayala I, et al. Use of blood parameters as ethnic characteristics in cattle breeds. *Arch Tierärztl Dummerstorf* 1997;40:521-533.
22. Weekes TEC. Hormonal control of glucose metabolism. In: Tsuda T, Sasaki Y, Kawashima R, editors. *Physiological*

- aspects of digestion and metabolism in ruminants. San Diego (CA): Academic Press, 1991:183-196.
23. Byers FM, Schelling GT. Los lípidos en la nutrición de los rumiantes. En: Church CD, editor. El rumiante: fisiología digestiva y nutrición. Zaragoza, España: Acribia, 1993:339-356.
 24. López M, Fernández B, Calvo C, Sánchez L. Influencia de la producción lechera en las cualidades maternas de la raza ovina Gallega. En: Gutiérrez C, Prieto F, editores. Sanidad y producción de rumiantes en el área del Mediterráneo. Murcia, España: Universidad de Murcia, 1996:415-420.
 25. Jainudeen MR, Hafez ESE. Gestación, fisiología prenatal y parto. En: Hafez ESE, editor. Reproducción e inseminación artificial en animales domésticos. 5a ed. México (DF): Interamericana, 1989:248-280.
 26. Stabenfeldt GH. Preñez y parto. En: Cunningham JG, editor. Fisiología veterinaria. México (DF): Interamericana-McGraw-Hill, 1994:506-544.
 27. Freetly HC, Ferrell CL. Oxygen consumption by and blood flow across the portal drained viscera and liver of pregnant ewes. J Anim Sci 1997;75:1950-1955.
 28. Cullen LK. Equilibrio ácido-base. En: Robinson WF, Huxtable CRR, editores. Principios de clinopatología médica veterinaria. Zaragoza, España: Acribia, 1993:93-107.
 29. Rodríguez MN, Tebot I, Bas A, Nieves C, Leng L, Cirio A. Renal functions and urea handling in pregnant and lactating Corriedale ewes. Can J Anim Sci 1996;76:469-472.