

Review [Revisión]



VEGETABLE TANNINS, RUMINAL MICROBIOTA AND RUMINANT METABOLISM INTERACTION †

[INTERACCIÓN TANINOS VEGETALES, MICROBIOTA RUMINAL Y METABOLISMO DEL RUMIANTE]

Bernardino Espinoza-Velasco¹ and Mónica Ramírez-Mella^{2*}¹*Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, Km 36.5 Carretera Federal México- Texcoco, 56230, Texcoco, Estado de México, México. Email:**bernardino.espinoza@colpos.mx*²*CONACYT-Colegio de Postgraduados Campus Campeche, Km 17.5 Carretera Federal Huitiuhcén-Edzná, 24450, Sihochac, Campeche, México. Email:**monicara@colpos.mx***Corresponding author*

SUMMARY

Background. Tannins, as polyphenolic secondary metabolites of plants, are attributed both beneficial and adverse functions when they are consumed by animals, effects that depend on the chemical structure and the concentration used. Among the beneficial properties of tannins, their ability to modulate the ruminal microbiota has been observed, reducing the populations of methanogens and methane (CH₄) emissions. In addition, effects of tannins have been observed on the performance of ruminants, attributable to tannins or the by-products of their degradation. **Objective.** Compile and analyze available information about the properties of tannins, their use in ruminant feeding, their effects on ruminal microorganisms, and the results obtained in the mitigation of CH₄. **Methodology.** A literature review was made through databases available on the web such as NCBI, ELSEVIER, Google Scholar, Oxford Academic, as well as information available in books. **Main findings.** In the present review, information was collected on the characteristics and properties of condensed tannins (TC) and hydrolyzable tannins (TH), their effects and adaptations in the populations of ruminal microorganisms, in addition to the effects of tannins on the metabolism of ruminants. **Implications.** The dose and source of tannins in the ruminant diet are decisive in the results obtained in terms of CH₄ emissions and animal response. Performance will depend on the tolerance of the animal species to the effects of each type of tannin consumed. **Conclusion.** A better understanding of the properties, the effects on the microbiota and on the animal metabolism, could help in the implementation of more appropriate strategies for the use of forages that can contribute to the reductions in CH₄ emissions, with a balanced approach with the production and animal welfare. **Key words:** phenolic compounds; secondary metabolites; ruminal microorganisms; methane.

RESUMEN

Antecedentes. A los taninos, como metabolitos secundarios polifenólicos de las plantas, se le atribuyen funciones tanto benéficas como adversas cuando son consumidos por los animales, efectos que dependen de la estructura química y de la concentración usada. Dentro de las propiedades benéficas de los taninos, se ha observado su capacidad para modular la microbiota ruminal, reduciendo las poblaciones de metanógenos y de las emisiones de metano (CH₄). Además, se reportan efectos de los taninos en las variables productivas de los rumiantes, atribuibles a los taninos o a los subproductos de su degradación. **Objetivo.** Recopilar y analizar información disponible a cerca de las propiedades de los taninos, su uso en la alimentación de los rumiantes, sus efectos sobre los microorganismos ruminales y el rumiante, y los resultados obtenidos en la mitigación de CH₄. **Metodología.** Se hizo una revisión de literatura a través de bases de datos disponibles en la web como NCBI, ELSEVIER, Google Académico, Oxford Academic, así como información disponible en libros. **Hallazgos principales.** En el presente trabajo se recopiló información sobre las características y propiedades de los taninos condensados (TC) y taninos hidrolizables (TH), sus efectos y adaptaciones en las poblaciones de microorganismos ruminales, además de los efectos de los taninos en el metabolismo de los rumiantes. **Implicaciones.** La dosis y la fuente de taninos en la dieta de los rumiantes son determinantes en los resultados obtenidos en cuanto a las emisiones de CH₄ y respuesta animal. La respuesta productiva dependerá de la tolerancia de la especie animal a los efectos de cada tipo de tanino consumido. **Conclusión.** Una mejor comprensión de las propiedades, los efectos en la microbiota y en el metabolismo animal, podrían ayudar en la implementación de

† Submitted September 13, 2021 – Accepted November 1, 2021. This work is licensed under a CC-BY 4.0 International License.
ISSN: 1870-0462.

estrategias más adecuadas para el aprovechamiento de forrajes que puedan contribuir en las reducciones en las emisiones de CH₄, con un enfoque equilibrado con la producción y bienestar animal.

Palabras clave: compuestos fenólicos; metabolitos secundarios; microorganismos ruminales; metano.

INTRODUCCIÓN

Los taninos son un grupo heterogéneo de polímeros polifenólicos de diferente peso molecular y complejidad. Los compuestos fenólicos y los taninos de las plantas se sintetizan para satisfacer las demandas fisiológicas ordinarias, pero también como una respuesta al estrés biótico y abiótico (Alonso-Amelot *et al.*, 2007). Los taninos se pueden clasificar en dos subgrupos, taninos condensados (TC; también llamados proantocianidinas) y taninos hidrolizables (TH; Hagerman *et al.*, 1992). Se ha descrito que ambas clases tienen efectos adversos o beneficiosos cuando son consumidos por los animales, lo cual depende de la concentración y estructura del tanino, la fuente (especie vegetal), la especie animal y su fisiología (Hagerman y Butler, 1989). Siendo que los TC tienen una alta afinidad a las proteínas, se ha demostrado que brindan protección contra la degradación microbiana del rumen, por lo que se consideran como proteínas de sobrepeso (Waghorn, 2008).

Una de las propiedades más estudiadas de los taninos es su capacidad para modular la microbiota ruminal (Rira *et al.*, 2015) y su especificidad sobre ciertas poblaciones microbianas como los metanógenos (Bhatta *et al.*, 2009; Aboagye y Beauchemin, 2019). Por ello, mediante la incorporación de TC o TH en la dieta de los rumiantes domésticos se ha buscado reducir las emisiones ruminales de metano (CH₄) (Min *et al.*, 2003; Carulla *et al.*, 2005; Grainger *et al.*, 2009). Ya sea en forma de suplementos alimenticios, como extractos o taninos purificados, o en forma natural a través de diversos forrajes, los taninos han demostrado reducir en alrededor de un 30% las emisiones de CH₄ en el rumen (Woodward *et al.*, 2001, 2002; Waghorn, 2008; Grainger *et al.*, 2009). Adicionalmente, las diferentes dosis y fuentes de taninos han influido en la respuesta productiva y reproductiva de los rumiantes (Min *et al.*, 1999; Turner *et al.*, 2005; Krueger *et al.*, 2010). Sin embargo, hay trabajos que reportan efectos nulos o incluso detrimentales en los parámetros productivos (ganancia diaria de peso (GDP), conversión alimenticia (CA), rendimiento de leche, grasa en leche y perfil de ácidos grasos en carne y leche) y respuesta reproductiva de los rumiantes ante la inclusión de taninos en la dieta (Maamouri *et al.*, 2011; Attia *et al.*, 2016; Sallam *et al.*, 2019), efectos atribuibles en gran parte a la absorción a nivel intestinal de algunos de los componentes de los taninos (Murdia *et al.*, 1990; Bhat *et al.*, 1998) o subproductos de la degradación ruminal de éstos que influyen en la fisiología y metabolismo del rumiante. Por ello, es preciso considerar y regular la dosificación de los taninos incluidos en la dieta de los rumiantes, ya

que aun no existiendo signos visibles de intoxicación en los animales, la presencia de ciertos metabolitos en sangre pueden indicar alteraciones en el metabolismo del rumiante (Hervás *et al.*, 2003a; Whitney *et al.*, 2017; Reynolds *et al.*, 2020). Por lo anterior, el objetivo de esta revisión es describir las propiedades de los TC y TH, las adaptaciones de los microorganismos ruminales a éstos, así como los efectos tóxicos y benéficos de los taninos sobre el metabolismo de los rumiantes.

Metodología

La recopilación bibliográfica se llevó a cabo en los meses de julio de 2020 a mayo de 2021. Las fuentes consultadas fueron bases de datos disponibles en la web como NCBI, Google Académico, Oxford Academic, Elsevier, Redalyc, Springer link y PMC, entre otras. Se buscaron principalmente artículos científicos, libros electrónicos, reportes científicos, resúmenes de congresos y libros impresos, mayormente en inglés. Se usaron palabras claves en español y sus equivalentes en inglés para llevar a cabo la búsqueda, entre las cuales estuvieron: “taninos”, “rumiantes”, “taninos condensados”, “taninos hidrolizables”, “degradación ruminal de taninos”, “mitigación de metano ruminal”, “toxicidad con taninos”, “respuesta fisiológica a los taninos”, “microbiota ruminal” y “respuesta productiva y reproductiva de los rumiantes a los taninos”. La búsqueda de información se llevó a cabo sin restricción en la fecha de publicación, pero se dio prioridad a aquellos reportados en los últimos 10 años. Se excluyeron aquellos trabajos que no especificaban las concentraciones, el tipo (TC, TH) o la fuente de taninos (purificado, extracto comercial o forraje) empleados en sus ensayos. Se incluyeron solamente ensayos hechos con rumiantes domésticos, específicamente bovinos (lechero, engorda y doble propósito), caprinos (lechero y para carne), ovinos (lechero y de carne) y búfalos domésticos. Finalmente, el material recopilado se analizó y se procesó, descartando aquellos trabajos que no cumplieran con los criterios de la búsqueda.

CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LOS TANINOS

Los taninos son polímeros polifenólicos solubles en agua, de peso molecular relativamente alto y con capacidad para formar complejos principalmente con proteínas debido a la presencia de un gran número de grupos hidroxilo fenólicos (Patra y Saxena, 2009). Se encuentran en muchos árboles forrajeros, arbustos y leguminosas, frutas, cereales y granos importantes desde el punto de vista nutricional para humanos y

animales. Los taninos se clasifican generalmente en dos grupos: TH y TC. Los TH son moléculas complejas con un poliol como núcleo central, como glucosa, glucitol, ácidos quínicos, quercitol y ácido shikímico que está parcial o totalmente esterificado con un grupo fenólico, es decir, ácido gálico (ácido 3, 4, 5-trihidroxibenzoico; galotaninos) o ácido gálico dima ácido hidroxidifenílico (elagitaninos). Los grupos fenólicos resultantes pueden ser esterificados o reticulados oxidativamente para producir un TH más complejo. La hidrólisis de los TH se produce por ácidos, bases o esterasas que producen poliol y los ácidos fenólicos constituyentes (Haslam, 1989).

Los TC son principalmente polímeros formados por la condensación de dos o más monómeros de flavan-3-ol (catequinas), que están unidos por enlaces interflavonoides C4-C8 y C4-C6 (Hagerman y Butler, 1989). Muchos otros monómeros de TC también están presentes como profisetinidinas, probinetidinas y proguibortinidinas (Haslam, 1989). El número de unidades monoméricas puede variar, lo cual determina el grado de polimerización de di, tri y tetraflavonoides a oligómeros superiores. Estas unidades monoméricas pueden producir una amplia gama de estructuras químicas y producir diferentes propiedades biológicas (Waghorn, 2008). Los TC se degradan formando pigmentos de antocianidinas monoméricas (por ejemplo, cianidina y delfinidina) durante el tratamiento por reacción de butanol ácido (Porter *et al.*, 1986; Haslam, 1989).

INTERACCIÓN DE LOS TANINOS CON LOS MICROORGANISMOS RUMINALES

Efecto inhibitorio de los taninos

En general, se considera que los taninos inhiben el crecimiento de los microorganismos ruminales; sin embargo, no se conoce con precisión los mecanismos involucrados en ello (McSweeney *et al.*, 1999a). Scalbert (1991) menciona que algunos mecanismos que podrían estar involucrados son: i) inhibición enzimática, provocando deficiencias nutritivas para los microorganismos; ii) aumento de la permeabilidad de las membranas, y iii) privación de ciertos iones metálicos. Respecto al efecto en la actividad enzimática, se ha observado una disminución significativa de la actividad de xilanasas, β -glucosidasas, β -xilosa, y de la carboximetilcelulasa en las bacterias ruminales al incluir hojas de *Leucaena leucocephala* y *Cajanus cajan* (Fondevila *et al.*, 2002), efecto atribuible a la formación de complejos tanino-proteínas con las enzimas microbianas. Un efecto similar se ha observado con los TC de *Lotus corniculatus* L. sobre las poblaciones de bacterias fibrolíticas (*Fibrobacter succinogenes*) a través de la inhibición de las enzimas endoglucanasas (Bae *et al.*, 1993).

La sensibilidad de los microorganismos del rumen a la presencia de taninos es variable. Se ha observado una inhibición más puntual en las enzimas libres vs. las asociadas a la membrana celular (Blytt *et al.*, 1988; Bae *et al.*, 1993). Estas últimas podrían incluso aumentar su actividad, entendiéndose como un mecanismo de defensa contra la presencia de taninos. Además, es probable que los taninos actúen directamente sobre las bacterias, ya sea produciendo cambios en la permeabilidad de sus membranas, o induciendo deficiencias nutritivas, lo cual disminuiría su ritmo de crecimiento y reproducción y, por lo tanto, la actividad fermentativa en el rumen (Scalbert, 1991).

En condiciones *in vitro* se ha reportado la inhibición de *Streptococcus bovis* y *Butyrivibrio fibrisolvens* al incluir TC de *Lotus corniculatus* y *Lotus pedunculatus* en medios de cultivo (Molan *et al.*, 2001). Se observó un efecto similar en bacterias proteolíticas como *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Ruminobacter amylophilus* y *Streptococcus sp.* con concentraciones superiores a 100 mg mL⁻¹ de TC de *Onobrychis viciifolia* (Jones *et al.*, 1994). Asimismo, Sivakumaran *et al.* (2004) observaron actividad antibacteriana de proantocianidinas de las hojas de *Dorycnium rectum* en poblaciones de *Ruminococcus albus*, *Peptostreptococcus anaerobius*, *Clostridium aminophilum* y *Clostridium proteoclasticum*. Resultados similares han sido reportados por Wang *et al.* (2009), al inhibir poblaciones de *F. succinogenes*, *Ruminococcus flavefaciens* y *R. albus*, cuando adicionaron 0.5 mg mL⁻¹ de florotaninos de *Ascophyllum nodosum* en cultivos de líquido ruminal. En el caso de las poblaciones de metanógenos, su diversidad se ve modificada (Hui *et al.*, 2011a). Además, el orden Methanobacteriales disminuye cuadráticamente con el incremento de TC de hojas de *Leucaena leucocephala* (Tan *et al.*, 2011b). En cambio, los efectos de los taninos en las poblaciones de protozoarios son muy variables. Hay reportes que señalan efectos nulos de los TC de *Calliandra calothyrsus* (McSweeney *et al.*, 2001), *Sesbania sesban* (Newbold *et al.*, 1997), *Leucaena leucocephala* (Piñeiro-Vázquez *et al.*, 2018) y quebracho (Benchaa *et al.*, 2008) en las poblaciones de protozoarios. En cambio, McSweeney *et al.* (1999b) reportaron reducciones en las poblaciones de entodiniomorfos y holotricos, siendo estos últimos mucho más sensibles a la acción de los TC. Mismos efectos de reducción se observaron en el conteo de protozoarios totales, entodiniomorfos y holotricos al incluir 0.1 – 0.4 mg mL⁻¹ de TC de quebracho en medios de cultivo *in vitro* (Makkar *et al.*, 1995a).

Estudios recientes (Saminathan *et al.*, 2019) reportan efectos directos de las fracciones de alto peso molecular de TC en la biomasa total de hongos ruminales, con un relativo incremento en la abundancia de *Piromyces* vs. la disminución del dominio

Neocallimastigaceae. Resultados similares fueron reportados con anterioridad al incluir TC de *Leucaena leucocephala* en dietas de cabras (Jakhesara *et al.*, 2010; Kok *et al.*, 2013), demostrando que las fracciones de TC de diferente peso molecular pueden disminuir la masa poblacional y alterar la estructura y diversidad de la comunidad fúngica del rumen.

ADAPTACIONES DE LOS MICROORGANISMOS RUMINALES A LOS TANINOS

La variación en las estrategias de alimentación entre las especies de rumiantes domésticos implica diferentes interacciones microbianas con los taninos presentes en los forrajes y, en consecuencia, la diversidad de microorganismos ruminales y la capacidad digestiva de cada especie. A lo largo de los años, la atención reciente se ha centrado en identificar microorganismos ruminales que pueden tolerar altas concentraciones de taninos, que puedan ayudar de alguna manera a disminuir los efectos tóxicos de los taninos, ya sea neutralizando o incluso degradándolos a compuestos para servir como fuente de energía (Murdiati *et al.*, 1990).

En este sentido, se han identificado varias especies de microorganismo ruminales tolerantes a los taninos que incluyen *Streptococcus caprinus*, *Streptococcus gallolyticus*, *Clostridium sp.*, *Selenomonas ruminantium* y bacilos gramnegativos pertenecientes a la clase *Proteobacteria* (Brooker *et al.*, 1994; Nelson *et al.*, 1995; Skene y Brooker, 1995; Nelson *et al.*, 1998). Se sabe además que cepas bacterianas de la misma especie estrechamente relacionadas pueden diferir significativamente en su tolerancia a los taninos (McSweeney *et al.*, 2001). Estos organismos se han aislado de varias especies de rumiantes, incluidas ovejas, cabras, ciervos y alces que tienen acceso a forrajes ricos en taninos. El mecanismo de tolerancia a los taninos no se ha dilucidado para estas bacterias, pero se han descrito estrategias de adaptación para proteger a los organismos que crecen en sustratos ricos en compuestos fenólicos. Estas estrategias involucran la secreción de polisacáridos extracelular (Brooker *et al.*, 1999) que separa la pared celular microbiana del tanino reactivo, y la formación de un glicocáliz o glicoproteína espesa que tiene una alta afinidad de unión por el tanino (Chiquette *et al.*, 1988; Scalbert, 1991). Incluso se ha observado que los TH junto con otros compuestos fenólicos, pueden servir como fuente de carbono para las bacterias ruminales, considerándose como nutrientes, habiéndose observado la degradación casi completa del catecol y ácido gálico en rumen (Deschamps, 1989; Murdiati *et al.*, 1990). Sin embargo, no se ha reportado degradación ruminal de TC (Terrill *et al.*, 1994; Makkar *et al.*, 1995b) o el grado de degradación es inferior al observado con los TH (Bhat *et al.*, 1998).

En las poblaciones de hongos ruminales se han observado adaptaciones a los taninos suministrados (Chesson *et al.*, 1982; McSweeney *et al.*, 2001). Incluso se presume que los hongos ruminales son menos sensibles a los efectos inhibidores de los TC en comparación con las bacterias celulolíticas. Al respecto, se ha observado que la habilidad celulítica del hongo *Neocallimastix patriciarum* no se ve afectada al ser expuesto a 100 µg de TC de *L. corniculatus* (McAllister *et al.*, 2010).

DEGRADACIÓN RUMINAL DE LOS TH

Field y Lettinga (1987) describieron por primera vez la degradación anaerobia de los TH en lodos, observando que cuando los galotaninos estaban presentes en una concentración subtóxica, había una alta conversión de estos TH en CH₄. Por otro lado, a concentraciones que eran tóxicas para las bacterias metanogénicas, los TH se degradaban a acetato (Field y Lettinga, 1987). En la degradación ruminal de los taninos y sus monómeros, se encontró que varias bacterias degradan el ácido gálico, pirogalol, floroglucinol y quercetina en acetato y butirato (Tsai y Jones, 1975; Tsai *et al.*, 1976; Krumholz y Bryant, 1986). La descomposición anaeróbica del ácido gálico ocurre por diferentes mecanismos. El primer paso es la descarboxilación del ácido gálico para formar pirogalol que luego se isomeriza a floroglucinol por pirogalol-floroglucinol isomerasa (Krumholz y Bryant, 1988), y a dihidrofloroglucinol por floroglucinol reductasa (Brune y Schink, 1992). Luego, el dihidrofloroglucinol se convierte en 3-hidroxi-5-oxohexanoato (HOHN) mediante dihidrofloroglucinol hidrolasa (Bhat *et al.*, 1998). En el ambiente ruminal, la HOHN-CoA, que se deriva de la acción enzimática de la HOHN-CoA transferasa, se transforma en acetato y butirato por las bacterias del rumen por la acción enzimática secuencial de la β-hidroxibutiril-CoA deshidrogenasa, butiril-CoA deshidrogenasa, acetil-CoA acetil transferasa, enoil-CoA hidrasa, fosfato acetiltransferasa y acetato quinasa (Krumholz *et al.*, 1987).

Por su parte, Nelson *et al.* (1995) postularon una ruta de degradación ruminal de los taninos y monómeros fenólicos como ácido gálico, pirogalol, ácido ferúlico y ácido p-cumárico similar a los mencionados, donde el resorcinol, que se metaboliza anaeróbicamente a acetil-CoA primero por reducción y luego por hidrólisis a un cetoácido de seis carbonos (Tschech y Schink, 1985), sin embargo, no se degrada más por las bacterias ruminales y se excreta como un fenólico urinario conjugado (Murdiati *et al.*, 1992). Este fenómeno se puede observar con la aparición secuencial de ácido gálico, pirogalol y resorcinol en líquido ruminal bovino no adaptado y expuesto a ácido tánico (Bhat *et al.*, 1998).

DEGRADACIÓN RUMINAL DE LOS TC

La degradación anaeróbica de los monómeros de los TC y los compuestos flavonoides relacionados se ha descrito en el tracto gastrointestinal y en rumen (Barz y Hxosel, 1975; Bhat *et al.*, 1998). En este ambiente anaerobio, la degradación reductora de la catequina y la quercetina se realiza a través de dos vías. El producto de degradación inicial de la catequina es diarilpropanol, que tras la escisión del anillo se transforma en acetato y fenilvalerolactona. Estos últimos, después de la conversión en derivados de fenilpropionato, pueden acumularse como tales, o convertirse en compuestos de fenilacetato y acumularse en el sistema microbiano (Barz y Hxosel, 1975; Bhat *et al.*, 1998). Por otro lado, la quercetina se descompone en derivados de floroglucinol y fenilacetato (Field y Lettinga, 1992). El floroglucinol se fermenta rápidamente a través de las vías del dihidrofloroglucinol y HOHN a acetato y butirato (Krumholz y Bryant, 1986) o acetyl CoA (Brune y Schink, 1992), mientras que los derivados de fenilacetato se acumulan en el medio. Los otros intermedios de la descomposición de flavonoides por bacterias anaeróbicas generalmente se acumulan en el medio como derivados de los ácidos fenilpropiónico o fenilacético, u otros intermedios fenólicos más simples como catecol, fenol y p-cresol (Berry *et al.*, 1987; Evans y Fuchs, 1988).

EFFECTO EN LAS EMISIONES DE CH₄ RUMINAL

Los metanógenos son un grupo distintivo de microorganismos que forman parte del ecosistema microbiano del rumen (Tavendale *et al.*, 2005). El hidrógeno (H₂) y el CO₂ son los principales sustratos utilizados por estos para producir CH₄; por lo tanto, es probable que los compuestos que inhiben directamente la actividad de los metanógenos reduzcan o eliminen la producción de CH₄ (Barker, 1999). La acción de los taninos contra la metanogénesis puede atribuirse a efectos indirectos, como la reducción de la producción de H₂ (y presumiblemente reducida digestibilidad del forraje) y los efectos inhibitorios directos sobre los metanógenos (Tavendale *et al.*, 2005; Jayanegara *et al.*, 2015). Algunos autores mencionan que los taninos suprimen la metanogénesis al reducir directamente las poblaciones metanogénicas en el rumen (Bhatta *et al.*, 2009; Tan *et al.*, 2011a) o indirectamente al reducir la población de protozoarios, reduciendo así los metanógenos asociados simbióticamente (Bhatta *et al.*, 2015).

En este sentido, *Methanobrevibacter ruminantium* es un metanógeno ruminal predominante en rumiantes de pastoreo, y se han detectado efectos inhibitorios de las fracciones de TC poliméricas de *L. pedunculatus* sobre su crecimiento en condiciones *in vitro* (Tavendale *et*

al., 2005). El efecto de las fracciones de TC en cultivos puros de metanógenos puede ser mayor que el efecto de las plantas que contienen TC en rumen. Al respecto, Min *et al.* (2006), encontraron que al incubarse dietas altas en forraje con quebracho en líquido ruminal, hubo una disminución en la producción de gas y CH₄. De igual forma Pal *et al.* (2015) reportaron disminuciones del 42 y 41% en las emisiones de CH₄ al incubarse en líquido ruminal hojas de *Acacia nilotica* (44.3 g kg⁻¹ de taninos totales) y *Prosopis cineraria* (82.1 g kg⁻¹ de taninos totales) respectivamente. Además, se ha observado que el extracto de TH, como los galotaninos, reducen hasta 50% la producción de CH₄ con una menor toxicidad asociada con los monómeros frente a los polímeros (Field y Lettinga, 1987).

Existen trabajos donde se han empleado dietas ricas en taninos o extractos de TC como estrategia para inhibir las emisiones de CH₄ *in vivo* en ovejas (Woodward *et al.*, 2001; Waghorn *et al.*, 2002; Śliwiński *et al.*, 2004; Tiemann *et al.*, 2008), vacas lecheras (Woodward *et al.*, 2001; Beauchemin *et al.*, 2007; Grainger *et al.*, 2009), cabras (Puchala *et al.*, 2005; Animut *et al.*, 2008), bovinos para carne (Krueger *et al.*, 2010) y bovinos doble propósito (Piñeiro-Vázquez *et al.*, 2018). La relación entre TC (% MS) y las reducciones de CH₄ por unidad de materia seca ingerida indica que con el incremento de TC en las dietas, se reduce linealmente las emisiones de CH₄ en cabras (Puchala *et al.*, 2005; Animut *et al.*, 2008). Este mismo efecto se ha observado conjuntamente con las disminuciones de las poblaciones predominantes de *Methanobrevibacter* (-70%) que disminuyeron linealmente con el incremento de la corteza de pino en la dieta (1.6% a 3.2% de TC) (Min *et al.*, 2015). Resultados similares se observaron en ovinos al incluir taninos de castaña (Liu *et al.*, 2011). Se ha observado en vacas lecheras alimentadas con dietas compuestas de *L. corniculatus* rico en TC (2.6% kg MS), reducciones promedio de 23% la producción de CH₄ (g kg⁻¹ MS ingerida) (Woodward *et al.*, 2001). Por otro lado, cuando se usaron extractos de acacia (*Acacia mearnsii*) como fuente de TC (2.5% kg MS) a ovejas alimentadas con una dieta basada en *ryegrass*, las emisiones de CH₄ se redujeron 13% (Carulla *et al.*, 2005). Hay trabajos que han reportado reducciones en la producción de CH₄ (g d⁻¹) en un 14% a un nivel bajo de suplementación con TC (163 g d⁻¹) y 29% de reducción con una inclusión más alta (244 g d⁻¹ de taninos) en vacas lechera bajo pastoreo (Grainger *et al.*, 2009). Recientemente, Piñeiro-Vázquez *et al.* (2018) reportaron reducciones de hasta un 61% en las emisiones de CH₄ en vaquillas alimentadas con dietas que incluían 81% de *L. leucocephala* como fuente natural de taninos (2.1% de TC) sin afectar el consumo de materia seca y sin modificaciones en las poblaciones de protozoarios. Sin embargo, se ha observado también que, con dosis más alta de taninos, la producción de leche se ve mermada (de 33 kg vaca-

¹ día⁻¹ con el control a 29.8 kg vaca⁻¹ día⁻¹) al igual que el porcentaje de grasa (-19%) (Maamouri *et al.*, 2011; Attia *et al.*, 2016; Sallam *et al.*, 2019).

Indiscutiblemente la complejidad y la variabilidad entre ensayos/condiciones experimentales, resultan ser una limitante para comparar las estimaciones de las emisiones de CH₄ de los rumiantes. Se necesitan estudios futuros para identificar el componente químico específico y el mecanismo responsable de la actividad antimetanogénica. También se necesitan ensayos de alimentación para evaluar los efectos de los taninos a largo plazo en las poblaciones microbianas del rumen y el rendimiento animal. Sin embargo, está claro que los metabolitos secundarios de las plantas pueden reducir las emisiones de CH₄ de la fermentación entérica y representan un objetivo prometedor para las mejoras genéticas de las plantas forrajeras (Abberton *et al.*, 2008).

TANINOS Y METABOLISMO ANIMAL

En párrafos anteriores se hizo mención del efecto de los taninos en la microbiota ruminal, las adaptaciones de los microorganismos a los taninos, además, del creciente enfoque de los taninos en la alimentación de los rumiantes por sus efectos benéficos, aunque variables, en la mitigación de las emisiones de CH₄ entérico. Otro aspecto de importancia a considerar son los efectos de los taninos en el metabolismo y fisiología del rumiante. Por lo que es necesario destacar los posibles efectos negativos (intoxicaciones), y benéficos de las diferentes fuentes de taninos en los parámetros fisiológicos y productivos de los rumiantes. En este sentido, se ha observado que los TH (como el ácido gálico) ingeridos no se excretan en la heces de los rumiantes, ya que se hidrolizan poco después de la ingestión, y el ácido gálico producido se absorbe y se excreta en la orina (Min y Solaiman, 2018), o en algunos casos es utilizado por los microorganismos como fuente de energía (Deschamps, 1989; Murdiati *et al.*, 1990). Sin embargo, el destino metabólico del TC es más complejo. Los ciervos excretan el 100% de los TC (Hagerman *et al.*, 1992), mientras que las ovejas el 60% de los TC de quebracho se excreta en las heces (Hagerman *et al.*, 1992; Robbins *et al.*, 1992). En estudios usando TC marcados con C¹⁴ (Terrill *et al.*, 1994) procedentes de leguminosas templadas (*L. pedunculatus*), no hubo absorción intestinal, mientras que los TC procedentes de leguminosas tropicales (*Desmodium intortum*) el 40% del TC ingerido se absorbió en rumen y el 40% que escapó del rumen se absorbió en el intestino, lo que supone que los forrajes tropicales pueden contener diferentes estructuras moleculares de TC en comparación con los forrajes templados (Min *et al.*, 2015). Por lo tanto, los TH son potencialmente más tóxicos que los TC (Murdiati *et al.*, 1991; Hagerman *et al.*, 1992; Reed, 1995).

Toxicidad de los TH

En la orina de ovejas se pueden detectar derivados fenólicos provenientes de los TH consumidos, siendo los fenoles simples derivados de la degradación de estos taninos los responsables de la toxicidad observada en animales alimentados con estos compuestos (Murdiati *et al.*, 1992). A nivel productivo, los efectos adversos de los TH se reflejan en pérdida significativa de peso como consecuencia de la disminución del consumo voluntario y por la aparición de lesiones en la mucosa gástrica e intestinal, hígado y riñón (Reed, 1995; Silanikove *et al.*, 2002). Doce *et al.* (2013) confirmaron esto al alimentar novillos con hojas de *Quercus pireaica* (rico en TH), reportando una marcada inhibición de la digestión y síntomas de toxicidad aguda principalmente en condiciones de restricción alimenticia y desnutrición. Efectos similares se observaron en borregos que consumían plantas forrajeras como *Clidemia hirta*, *Terminalia oblongata* (Murdiati *et al.*, 1990; Murdiati *et al.*, 1991) o especies de roble (Reed, 1995; Silanikove *et al.*, 2002) mostraron síntomas de toxicidad y disminución de la producción.

Pérez *et al.* (2011) detectaron un marcado aumento de creatinina sérica y urea en sangre y orina, así como signos clínicos compatibles con insuficiencia renal, además de úlceras gastrointestinales y necrosis tubular renal en vacas lecheras que consumieron TH de hojas jóvenes de roble (*Quercus spp.*). De igual forma, Reynolds *et al.* (2020) reportaron incrementos en las concentraciones séricas de gamma glutamil transferasa (GGT), glucosa y Ca. Las concentraciones séricas de GGT son indicativo sensible daño hepático menor, mientras que la fosfatasa alcalina y el colesterol se utilizan como indicadores obstrucción biliar y daño hepático (Silanikove y Tiomkin, 1992). Sin embargo, existen reportes de valores altos de GGT, albúmina, alanina-aminotransferasa, y algunos minerales en corderos alimentados con una dieta basal que contenía 30% de plantas leñosas molidas (*Juniperus spp.* y *Prosopis glandulosa*), suplementadas con dietas concentradas para engorda sin que los animales mostraran signos visibles de intoxicación (Whitney *et al.*, 2017).

Toxicidad por TC

Se sabe poco sobre la toxicidad de los TC, aunque están presentes en una amplia gama de especies de plantas forrajeras; sin embargo, han recibido más atención sobre todo por los efectos en la digestibilidad (Foley *et al.*, 1999). Algunos autores apoyan la idea de la nula toxicidad de los TC debido a que no se absorben (Terrill *et al.*, 1994; Reed, 1995), pero se pueden unir a partes de los nutrientes de forma irreversible, haciéndolos inaccesibles. Sin embargo, existen estudios que reportan la absorción de catequinas,

quercetinas, isoflavonas diadzeína y genisteína (Makkar, 2003).

Concentraciones altas de TC, como la encontrada en *L. pedunculatus* (6.3 a 10.6% TC en base seca), redujeron sustancialmente la ingesta y digestibilidad de alimento, la ganancia diaria promedio y algunos metabolitos sanguíneos en borregos (Waghorn *et al.*, 1994). Por su parte Hervás *et al.* (2003a) incluyendo quebracho (3.0 g kg PV día⁻¹) en la dieta de ovejas, el consumo al sexto día fue nulo y repercutió en la ganancia de peso. A largo plazo se observaron lesiones en el tracto digestivo (úlceras en mucosa de rumen y retículo, distensión de abomaso e intestino delgado y mucosa densa en ciego) y consecuentemente cambios en la bioquímica plasmática (reducción de concentraciones de citocromo P-450 y glutatión peroxidasa). Estudios recientes en búfalas lecheras (Sallam *et al.*, 2019), con la inclusión de quebracho (100 o 200 g animal día⁻¹) en la dieta, documentaron efectos negativos en la producción de leche, porcentaje de grasa en leche y los valores de proteína. Al igual que Sallam *et al.* (2019), Attia *et al.* (2020) al incluir en la dieta de vacas lecheras Holstein 100 y 200 g de taninos vaca día⁻¹, los parámetros productivos se vieron mermados, al igual que las concentraciones séricas de proteína total, globulina, glucosa y triglicéridos. Estos datos son contradictorios a los reportados por otros autores (Wang *et al.*, 1996) donde la inclusión de *L. corniculatus* en las dietas de ovejas lactantes aumentó la producción de leche, y los porcentajes de proteína de la leche y lactosa.

Algunos autores reportan la degradación microbiana de los TC (Perez-Maldonado y Norton, 1996). Es por eso que los efectos tóxicos de los TC reportados, se deban probablemente a la absorción de los productos intermedios de su degradación en el intestino delgado (Evans y Fuchs, 1988; Hervás *et al.*, 2003b). Por otro lado, se cree que la absorción de moléculas de TC no modificadas es poco probable, debido a su gran tamaño (Mueller-Harvey y McAllan, 1992). Sin embargo, las concentraciones altas de TC pueden dañar el epitelio intestinal (Silanikove *et al.*, 2001; Hervás *et al.*, 2003b), lo que lleva a su absorción y los consiguientes efectos tóxicos sistémicos (Hervás *et al.*, 2003a).

A pesar de esta aparente falta de toxicidad, existe la inquietud de promover la regulación de las dosis de TC usados en la alimentación de rumiantes (Barry y McNabb, 1999). La mayoría de los reportes sugieren la nula toxicidad de los TC en los rumiantes; las lesiones en intestino que se han llegado a observar lo relacionan con el efecto irritante de los TC en el intestino delgado (Hervás *et al.*, 2003a). Estas condiciones se pueden presentar en los animales como padecimiento subclínicos pudiendo comprometer el bienestar animal en las unidades de producción.

EFFECTO DE LOS TANINOS EN EL DESEMPEÑO PRODUCTIVO

En la ganancia de peso y calidad de la canal

Min *et al.* (2019) reportaron que la velocidad en la ganancia diaria de peso en cabras de engorda suplementadas con cáscara de cacahuete (ricos en TC) fue 38.5% más rápida en comparación con los animales no suplementados; además, el peso corporal vacío, peso de la canal caliente, peso de la canal fría, la paleta, la pata trasera, el costillar, el lomo y el espesor de la grasa fueron mayores que la dieta control. De la misma forma Kafle *et al.* (2021), reportaron que, la inclusión de altos porcentajes de cáscara de cacahuete (25 – 75% de la dieta) como fuente de TC (4.1%) en cabras de carne mejoró las características fisicoquímicas de la carne, donde el pH no cambió, pero sí el color (valores L, a y b), además de modificarse la composición de la grasa corporal, disminuyendo las proporciones de ácido palmítico (16:0), ácido araquidónico (20:0), ácido linoleico conjugado (C18:2, CLA), palmitoleico (C16:1n7) y ácido vaccénico (C18:1n 11 *trans*).

Por su parte, Krueger *et al.* (2010), al comparar los efectos de los TC (extracto de mimosa) y TH (extracto de castaña) en el desempeño productivo y eficiencia alimenticia en novillos con dietas de finalización, no observaron diferencias en el comportamiento productivo, pero sí reportaron que los animales con TC tuvieron 3.7% menos peso de la canal caliente que aquellos con TH. Además, los novillos tratados con TH tuvieron un peso de la canal vacío menor (2.8%) respecto a la dieta con TC. Por otra parte, Frutos *et al.* (2004) no observaron ningún efecto de los TH en el consumo ni en la conversión alimenticia en corderos de engorda que consumían dietas energéticas (14.2 MJ de EB kg⁻¹ MS). A pesar de que los corderos consumieron aproximadamente 0.84 g de tanino kg⁻¹ de peso vivo, que es más del doble que lo consumido por los novillos (0.38 g de tanino kg⁻¹ de peso vivo). Los nulos efectos en el comportamiento productivo se le atribuyen a las bajas dosis de taninos suplementados, al menos en los novillos.

En condiciones de pastoreo, Min *et al.* (2003) señalaron mayor GDP en corderos que pastaban *L. corniculatus* en comparación con la alfalfa. Mismos resultados fueron observados en corderos alimentados con ensilado leguminosas (50:25:25, pasto: *Trifolium pratense*: *Onobrychis viciifolia*) con incrementos del 23%, 9%, 8% y 8% en GDP, PV, peso de la canal fría y caliente, respectivamente (Copani *et al.*, 2016). Las concentraciones medias de TC (45–55 g kg⁻¹ MS) en el forrajes pueden mejorar la eficiencia del uso de N en rumiantes (Min *et al.*, 2003). Se ha informado que los forrajes que contienen 20 - 40 g TC kg⁻¹ MS aumentan el valor de escape de los forrajes en el rumen (Terrill

et al., 1994; Barry y McNabb, 1999) y mejoran la GDP. En la Tabla 1 se hace un resumen de los principales efectos de los taninos y sus principales fuentes en la ganancia de peso y calidad de la canal de algunas especies de rumiantes domésticos.

En el comportamiento reproductivo

Experimentos de pastoreo con ovejas mostraron que los TC de *L. corniculatus* suministrados en la dieta aumentaron entre un 20% y un 27% la tasa de ovulación y el porcentaje de partos (Min *et al.*, 1999). Lo anterior es efecto de la disminución en la degradación de las proteínas a amoníaco en el rumen, aumentando la absorción de aminoácidos esenciales y reduciendo las pérdidas embrionarias tempranas (Min *et al.*, 2001). Cuando se compararon ovejas pastando

L. corniculatus vs ovejas pastando *raigrás perenne* / trébol blanco, se observó que *L. corniculatus* incrementó del 5 al 33% la tasa de ovulación (alcanzando el máximo al pastar con *L. corniculatus* 2–3 ciclos de celo antes del empadre), aumentó del 6 al 39% de partos y del 14 al 26 en el porcentaje de destete (Ramírez-Restrepo *et al.*, 2005).

Los efectos en la tasa de ovulación se atribuyen parcialmente al contenido de TC en el *L. corniculatus*. Debido a que los TC disminuyen las concentraciones de amonio en rumen al disminuir la degradación de la proteína, también se reduce la concentración de amoníaco y urea sanguíneo (Min *et al.*, 2001), favoreciendo cambios en el entorno ovárico y el útero que benefician la concepción, la implantación y el desarrollo fetal (Ramírez-Restrepo y Barry, 2005).

Tabla 1. Tipo de taninos, fuentes y sus efectos en la ganancia de peso y calidad de la canal novillos, corderos y cabritos de engorda.

Especie animal	Fuente, tipo y concentración de los taninos	Efecto en los parámetros evaluados	Referencia
Cabras de engorda	TC de cáscara de cacahuete (4.1% de TC).	↑ 38.5% la GDP. ↑ peso corporal vacío, peso de la canal caliente, peso de la canal fría, la paleta, la pata trasera, el costillar, el lomo y espesor de la grasa.	Min <i>et al.</i> (2019)
Cabras de engorda	TC de cáscara de cacahuete (25–75% de la dieta).	Características fisicoquímicas de la carne: Sin cambios en pH. Mejora color (valores L, a y b). ↓ en la composición de la grasa corporal y proporción de: ácido palmítico (16:0), ácido araquidónico (20:0), ácido linoleico conjugado (C18:2, CLA), palmitoleico (C16:1n7) ácido vaccénico (C18:1n 11 <i>trans</i>).	Kafle <i>et al.</i> (2021)
Novillos en finalización	TC de extractos de mimosa y TH de extracto de castaña. Aportando 14.9 g kg ⁻¹ de TC y TH en la dieta respectivamente.	Sin cambios en CMS y GDP por efecto de los taninos. 3.7% ↓ peso de la canal caliente con TC. ↓ peso de la canal (2.8%) con TH.	Krueger <i>et al.</i> (2010)
Corderos de engorda	20.8 g kg ⁻¹ de TH de castaño en la dieta.	Sin efectos en CMS, CA y GDP.	Frutos <i>et al.</i> (2004)
Corderos de engorda	Ensilados de leguminosas (50:25:25, pasto: <i>Trifolium pratense</i> : <i>Onobrychis viciifolia</i>) con 0.63% de TC.	↑ GDP, peso vivo y peso de la canal fría y caliente, 23%, 9%, 8% y 8% respectivamente.	Copani <i>et al.</i> (2016)

TC: taninos condensados, TH: taninos hidrolizables. GDP: ganancia diaria de peso, CMS: consumo de materia seca, CA: conversión alimenticia. ↑: incrementó, ↓: se redujo.

Tabla 2. Tipo de taninos, fuentes y sus efectos en el comportamiento reproductivo de ovejas, vacas y búfalas.

Especie animal	Fuente, tipo y concentración de los taninos	Efecto en los parámetros evaluados	Referencia
Ovejas en pastoreo	TC de <i>L. corniculatus</i> (conteniendo 17 g kg ⁻¹ de TC).	↑ 20% y 27% la tasa de ovulación y porcentaje de partos.	Min <i>et al.</i> 1999
Ovejas en pastoreo	<i>L. corniculatus</i> vs ovejas pastando <i>raigrás perenne</i> / trébol blanco.	↑ del 5 al 33% la tasa de ovulación. ↑ del 6 al 39% el porcentaje de partos y del 14 al 26 en el porcentaje de destete.	Ramírez-Restrepo <i>et al.</i> (2005)
Vacas Holstein	TC de quebracho (100 o 200 g animal día ⁻¹).	↓ número de folículos ováricos, número y diámetro de folicos, número y diámetro de cuerpo lúteo y concentración de progesterona.	Attia <i>et al.</i> (2016)
Búfalas	TC de quebracho (100 o 200 g animal día ⁻¹).	↓ conteo de folículos ováricos, número de folículos pequeños, progesterona periférica y tasa de concepción. Con 200 g de TC se ↑ número de folículos grandes, diámetro de folículos grandes y diámetro de cuerpo lúteo.	Sallam <i>et al.</i> (2019)

TC: taninos condensados, TH: taninos hidrolizables. ↑: incrementó, ↓: se redujo

Sin embargo, Attia *et al.* (2016) al incluir TC de quebracho (100 o 200 g vaca día⁻¹) en la dieta de vacas Holstein encontraron efectos negativos en algunos rasgos reproductivos como número de folículos ováricos, número y diámetro de folicos, número y diámetro de cuerpo lúteo y concentración de progesterona. Usando las mismas dosis de TC de quebracho que Attia *et al.* (2016), Sallam *et al.* (2019) reportaron disminuciones en el conteo de folículos ováricos, número de folículos pequeños, progesterona periférica y tasa de concepción. Pero con 200 g de quebracho se incrementó el número de folículos grandes, diámetro de folículos grandes y diámetro de cuerpo lúteo. Existen pocos estudios sobre el impacto de plantas o extractos ricos en taninos sobre el comportamiento reproductivo de los grandes rumiantes, aunque existen varios experimentos realizados en los pequeños rumiantes, y por lo que se ha observado, la respuesta reproductiva a los taninos depende de la especie animal. Finalmente, es importante destacar que la concentración de taninos tiene que ser baja para mejorar la reproducción (Min *et al.*, 2001). En la Tabla 2 se resumen los principales efectos de los taninos en algunas variables reproductivas de ovejas, vacas y búfalas.

En la producción y composición de la leche

Se ha reportado que los TC de *L. corniculatus* incrementan las tasas de secreción de leche, lactosa y

proteína en un 21, 12 y 14%, respectivamente, en la mitad y última etapa de lactancia en ovejas (Wang *et al.*, 1996). Estos aumentos significativos se lograron sin incrementar el consumo de materia seca. Mismos efectos se han reportado en vacas lecheras alimentadas con *L. corniculatus*, con incrementos de 42 y 57% en rendimiento de leche y concentración total de proteína en leche respectivamente, por la acción de los TC contenidos en el Lotus (Woodward *et al.*, 1999; Turner *et al.*, 2005). Por su parte, usando una fuente comercial de taninos (Tanimil SCC; 40 g vaca día⁻¹) en la dieta de vacas Holstein, Davidović *et al.* (2019) reportaron aumento en el rendimiento de leche (4.42%), rendimiento de grasa (4%), y en la concentración de proteína y lactosa. Observaron también disminuciones en las concentraciones de urea en sangre. Estos efectos posiblemente están relacionados con el aumento del suministro de proteína metabolizable a partir de la unión TC-proteína de la dieta (Patra y Saxena, 2011).

Sin embargo, a los TC contenidos en *Hedysarum coronarium* L. se le atribuyen efectos detrimentales en la composición de ácidos grasos de la leche de ovejas al disminuir el contenido de ácidos grasos *c*-9, *t*-11 CLA y *t*-11 C18:1 (Cabiddu *et al.*, 2009), ácidos grasos considerados potencialmente benéficos para la salud humana. Sin embargo, este efecto se puede considerar temporal, ya que se presenta solamente en primavera, que corresponde a la etapa reproductiva del forraje (incrementos en el contenido de TC) (Addis *et al.*,

2005). Además, este efecto negativo se puede revertir al suplementar los animales con PEG (neutralizando el exceso de TC) como lo sugiere Silanikove *et al.* (1994). En el caso de cabras de la raza Saanen, se ha reportado incrementos lineales en las concentraciones CLA y *trans*-11 18:1 entre otros ácidos grasos, con forme se fueron incrementando el nivel de inclusión de taninos en la dieta (de Lucena *et al.*, 2017).

Los datos reportados por Maamouri *et al.* (2011) coinciden parcialmente con los resultados mencionados hasta el momento. Estos autores al

suplementar ovejas lecheras en pastoreo (*rye grass*) con una combinación concentrado más hojas de *Acacia cyanophylla*, el rendimiento de leche aumentó, pero el contenido de proteína disminuyó. Datos similares fueron reportados por otros autores al suplementar TC de quebracho (100 o 200 g animal día⁻¹) en vacas Holstein (Attia *et al.*, 2016), búfalas (Sallam *et al.*, 2019) y cabras lecheras (Abo-Donia *et al.*, 2017; de Lucena *et al.*, 2017) donde el rendimiento de leche disminuyó pero sin efectos en el contenido de grasa y proteína. Esto quiere decir que el efecto protector de

Tabla 3. Tipo de taninos, fuentes y sus efectos en la producción y composición de la leche de vacas, ovejas y cabras.

Especie animal	Fuente, tipo y concentración de los taninos	Efectos en la producción y composición de la leche	Referencia
Ovejas	TC de <i>L. corniculatus</i> (44.5 g kg ⁻¹ MS de TC).	↑ tasas de secreción de leche, lactosa y proteína en un 21, 12 y 14%, respectivamente.	Wang <i>et al.</i> (1996)
Ovejas lecheras	TC contenidos en <i>Hedysarum coronarium</i> L. (2.65% de TC).	↓ composición de ácidos grasos de la leche. ↓ contenido de ácidos grasos <i>cis</i> -9, <i>trans</i> -11 18:2 CLA y <i>trans</i> -11 C18:1	Cabiddu <i>et al.</i> (2009)
Ovejas lecheras en pastoreo	TC de <i>Acacia cyanophylla</i> (31.5 g kg ⁻¹ MS).	↑ rendimiento de leche. ↓ contenido de proteína en leche.	Maamouri <i>et al.</i> (2011)
Vacas Holstein	Fuente comercial de taninos (Tanimil SCC; 40 g vaca día ⁻¹).	↑ rendimiento de leche (4.42%), rendimiento de grasa (4%), y concentración de proteína y lactosa.	Davidović <i>et al.</i> (2019)
Vacas Friesian en pastoreo	TC de <i>Lotus corniculatus</i> (2.73% de TC).	↑ 42% producción de leche y 57% concentración de proteína de la leche.	Woodward <i>et al.</i> (1999)
Cabras lecheras	Extracto comercial de TC 3, 6 y 9 g kg ⁻¹ MS en dieta.	Sin cambios en % proteína, lactosa, cenizas y sólidos totales. ↑ lineal de ácidos grasos C16:1 y <i>cis</i> -11 C18:1 Con 3 g de TC: ↓ <i>cis</i> -11 C20:1 y MUFA n-9. Con 6 g de TC: ↓ C11:0 y C13:0. Con 9 g de TC: ↑ <i>cis</i> -9 C18:1 y C22:6n-3 (DHA).	Abo-Donia <i>et al.</i> (2017)
Cabra raza Saanen.	Fuente comercial de taninos. Niveles crecientes de taninos (11, 28, 36 y 44 g kg ⁻¹ MS).	Concentración de ácidos grasos: ↓ 10:0, 12:0 y 14:0. ↑ 18:0, <i>cis</i> -9 18:1, <i>trans</i> -11 18:1, <i>cis</i> -9, <i>trans</i> -11 18:2 CLA y <i>cis</i> -9, <i>cis</i> -12, <i>cis</i> -15 18:3. ↑ proporción UFA/SFA. ↓ producción de leche (kg día ⁻¹) Con forme se incrementó el tanino en la dieta.	de Lucena <i>et al.</i> , (2017)
Cabras brasileñas.	5% TC en la dieta.	Sin cambios en producción y composición de la leche.	Ribeiro da Silva <i>et al.</i> , (2021)

TC: taninos condensados, TH: taninos hidrolizables. ↑: incrementó, ↓: se redujo. SFA: ácidos grasos saturados, UFA: ácidos grasos insaturados, MUFA: ácidos grasos monoinsaturados, DHA: ácido docosahexaenoico, CLA: ácido linoleico conjugado.

proteínas ejercido por TC que dio como resultado aumentos de la producción de leche para las vacas (Woodward *et al.*, 1999) y ovejas (Penning *et al.*, 1988) no se cumple en su totalidad. Estas variaciones pueden estar relacionados con el tipo y la dosis de TC. En la Tabla 3 se resumen los principales efectos de los taninos en la producción y composición de la leche de vacas, ovejas y cabras.

IMPLICACIONES

Las evidencias reportadas sobre los efectos positivos de especies vegetales como fuentes naturales de taninos y de otros metabolitos secundarios en la respuesta animal y en las emisiones de CH₄ abren una brecha para el aprovechamiento de especies arbóreas nativas en las regiones tropicales. Con esto, se estaría tratando de dirimir algunas de las disyuntivas que enfrenta la ganadería en la actualidad, como es su contribución con las emisiones de gases de efecto invernadero, pérdida de la biodiversidad por la introducción de nuevas especies forrajeras y la producción de proteína de origen animal a bajo costo (monetario y ambiental). Por ello, es importante llevar a cabo estudios encaminados en el aprovechamiento integral de especies nativas con potencial forrajero, conocer su persistencia y adaptabilidad para ser incorporados a sistemas silvopastoriles.

CONCLUSIONES

A pesar de los numerosos estudios realizados, los mecanismos por los cuales los taninos ejercen sus efectos sobre los microorganismos del rumen, así como en la salud y productividad de los animales no se comprenden completamente. Es más que evidente que la composición de los taninos y su aporte en los forrajes arrojan resultados variables y resulta difícil comparar entre diferentes estudios. Se sospecha que las posibles interacciones entre los taninos y otros compuestos vegetales primarios y secundarios pueden ser importantes para la palatabilidad, la modulación de la microbiota ruminal y los efectos en la respuesta animal. Es imperativo tener a consideración las dosis adecuadas de taninos que se incluye en la dieta de los rumiantes, ya que el uso excesivo puede resultar en efectos negativos en los animales, como consecuencia de posibles intoxicaciones subyacentes. Una mejor comprensión de las propiedades, los efectos en la microbiota y en el metabolismo animal, podrían ayudar en la implementación de estrategias más adecuadas para el aprovechamiento de forrajes que puedan contribuir con las reducciones en las emisiones de CH₄ con un enfoque equilibrado con la producción y el bienestar animal.

Acknowledgements

The authors thank to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) of Mexico for the

scholarship to the first author, as well as the support through project 417 of the call to Attend National Problems 2015. Also, authors appreciate the support received from Colegio de Postgraduados Campus Campeche.

Funding. This review was funded by project 417 of the call to Attend National Problems 2015 and by Colegio de Postgraduados Campus Campeche.

Conflict of interest. The authors declare that they have no conflict of interest.

Compliance with ethical standards. Due to the nature of this article, approval from an ethics committee is not required.

Data availability. The data are available in the cited literature.

Author contribution statement. **B. Espinoza-Velasco** – Conceptualization, Writing original draft., Writing review and editing., **M. Ramírez-Mella** – Conceptualization, Funding acquisition, Methodology, Supervision, Writing review and editing.

REFERENCIAS

- Abberton, M. T., Marshall, A. H., Humphreys, M. W., Macduff, J. H., Collins, R. P. and Marley, C. L., 2008. Genetic improvement of forage species to reduce the environmental impact of temperate livestock grazing systems. *Advances in Agronomy*, 98, pp. 311–355. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)00206-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)00206-X).
- Aboagye, I. A. and Beauchemin, K. A., 2019. Potential of molecular weight and structure of tannins to reduce methane emissions from ruminants: A review. *Animals*, 9, pp. 1–18. <https://doi.org/10.3390/ani9110856>.
- Abo-Donia, F. M., Yang, L. Y., Hristov, A. N., Wang, M., Tang, S. X., Zhou, C. S., He, Z. X. (2017). Effects of tannins on the fatty acid profiles of rumen fluids and milk from lactating goats fed a total mixed ration containing rapeseed oil. *Livestock Science*, (204), 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.08.002>.
- Addis, M., Cabiddu, A., Pina, G., Decandia, M., Piredda, G., Pirisi, A. and Molle, G., 2005. Milk and cheese fatty acid composition of sheep fed different mediterranean forages with particular reference to CLA cis-r9, trans-11. *Journal of Dairy Science*, 88, pp. 3443–3454. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73028-9](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73028-9).

- Alonso-Amelot, M. E., Oliveros-Bastidas, A. and Calcagno-Pisarelli, M. P., 2007. Phenolics and condensed tannins of high altitude *Pteridium arachnoideum* in relation to sunlight exposure, elevation, and rain regime. *Biochemical Systematics and Ecology*, 35, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2006.04.013>.
- Animut, G., Puchala, R., Goetsch, A. L., Patra, A. K., Sahlu, T., Varel, V. H. and Wells, J., 2008. Methane emission by goats consuming different sources of condensed tannins. *Animal Feed Science and Technology*, 144, pp. 228–241. <https://doi.org/10.1016/j.anifeeds.2007.10.015>.
- Attia, M.F.A., El-Din, A.N.M.N., El-Zarkouny, S.Z., El-Zaiat, H.M., Zeitoun, M.M. and Sallam, S.M.A., 2016. Impact of Quebracho Tannins Supplementation on Productive and Reproductive Efficiency of Dairy Cows. *Open Journal of Animal Sciences*, 06, pp. 269–288. <https://doi.org/10.4236/ojas.2016.64032>.
- Attia, M. F. A., El-Din, A. N. M. N., El-Zarkouny, S. Z., El-Zaiat, H. M., Zeitoun, M. M., and Sallam, S. M. A., 2020. Investigating the impact of quebracho tannins supplementation on productive and reproductive efficiency of dairy cows. In: T. Rusu, ed. *Current Research in Agriculture and Veterinary Sciences Vol 2*. Sciencedomain. pp. 133–152. <https://doi.org/10.9734/bpi/cravs/v2>.
- Bae, H. D., McAllister, T. A., Yanke, J., Cheng, K. J. and Muir, A. D., 1993. Effects of condensed tannins on endoglucanase activity and filter paper digestion by *Fibrobacter succinogenes* S85. *Applied and Environmental Microbiology*, 59, pp. 2132–2138. <https://doi.org/10.1128/aem.59.7.2132-2138.1993>.
- Barker, S. K., 1999. Rumen methanogens, and inhibition of methanogenesis. *Australian Journal of Agricultural Research*, 50, pp. 1293–1298. <https://doi.org/10.17700/jai.2015.6.1>.
- Barry, T. N. and McNabb, W. C., 1999. The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. *British Journal of Nutrition*, 81, pp. 263–272. <https://doi.org/10.1017/s0007114599000501>.
- Barz, W. and Hosel, W., 1975. Metabolism of Flavonoids. In: J. B. Harborne, H. Mabry and T. J. Mabry, eds. *The Flavonoids*. London: Chapman & Hall. pp. 916–969. ISBN 978-1-4899-2909-9
- Beauchemin, K. A., Mcginn, S. M., Martinez, T. F. and Mcallister, T. A., 2007. Use of condensed tannin extract from quebracho trees to reduce methane emissions from cattle. *Journal of Animal Science*, 85, pp. 90–96. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-686>.
- Benchaa, C., McAllister, T. A. and Chouinard, P. Y., 2008. Digestion, ruminal fermentation, ciliate protozoal populations, and milk production from dairy cows fed cinnamaldehyde, quebracho condensed tannin, or *Yucca schidigera* saponin extracts. *Journal of Dairy Science*, 91, pp. 4765–4777. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1338>.
- Berry, D. F., Francis, A. J. and Bollag, J. M., 1987. Microbial metabolism of homocyclic and heterocyclic aromatic compounds under anaerobic conditions. *Microbiological Reviews*, 51, pp. 43–59. <https://doi.org/10.1128/mmbr.51.1.43-59.1987>.
- Bhat, T. K., Singh, B. and Sharma, O. P., 1998. Microbial degradation of tannins - A current perspective. *Biodegradation*, 9, pp. 343–357. <https://doi.org/10.1023/A:1008397506963>.
- Bhatta, R., Uyeno, Y., Tajima, K., Takenaka, A., Yabumoto, Y., Nonaka, I., Enishi, O. and Kurihara, M., 2009. Difference in the nature of tannins on *in vitro* ruminal methane and volatile fatty acid production and on methanogenic archaea and protozoal populations. *Journal of Dairy Science*, 92, pp. 5512–5522. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1441>.
- Bhatta, R., Saravanan, M., Baruah, L. and Prasad, C. S., 2015. Effects of graded levels of tannin-containing tropical tree leaves on *in vitro* rumen fermentation, total protozoa and methane production. *Journal of Applied Microbiology*, 118, pp. 557–564. <https://doi.org/10.1111/jam.12723>.
- Blytt, H. J., Guscar, T. K. and Butler, L. G., 1988. Antinutritional effects and ecological significance of dietary condensed tannins may not be due to binding and inhibiting digestive enzymes. *Journal of Chemical Ecology*, 14, pp. 1455–1465. <https://doi.org/10.1007/BF01012417>.
- Brooker, J. D., O'Donovan, L. A., Skene, I., Clarke, K., Blackall, L. and Muslera, P., 1994. *Streptococcus caprinus* sp. nov., a tannin-resistant ruminal bacterium from feral goats. *Letters in Applied Microbiology*, 18, pp. 313–318. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1994.tb00877.x>.

- Brooker, J. D., Donovan, L. O., Skene, I. and Sellick, G., 1999. Mechanisms of tannin resistance and detoxification in the rumen. *Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology*. C. R. Bell, M. Brylinsky and P. Johnson-Green, eds. Halifax: Atlantic Canada Society for Microbial Ecology. pp. 1–9.
- Brune, A. and Schink, B., 1992. Phloroglucinol pathway in the strictly anaerobic *Pelobacter acidigallici*: fermentation of trihydroxybenzenes to acetate via triacetic acid. *Archives of Microbiology*, 157, pp. 417–424. <https://dx.doi.org/10.1007/BF00415000>.
- Cabiddu, A., Molle, G., Decandia, M., Spada, S., Fiori, M., Piredda, G. and Addis, M., 2009. Responses to condensed tannins of flowering sulla (*Hedysarum coronarium* L.) grazed by dairy sheep. Part 2: Effects on milk fatty acid profile. *Livestock Science*, 123, pp. 230–240. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2008.11.019>.
- Carulla, J. E., Kreuzer, M., Machmüller, A. and Hess H. D., 2005. Supplementation of *Acacia mearnsii* tannins decreases methanogenesis and urinary nitrogen in forage-fed sheep. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, pp. 961–970. <https://doi.org/10.1071/AR05022>.
- Chesson, A., Stewart, C. S. and Wallace, R. J., 1982. Influence of plant phenolic acids on growth and cellulolytic activity of rumen bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 44, pp. 597–603. <https://doi.org/10.1128/aem.44.3.597-603.1982>.
- Chiquette, J., Cheng, K. J., Costerton, J. W. and Milligan, L. P., 1988. Effect of tannins on the digestibility of two isosynthetic strains of birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.) using *in vitro* and *in sacco* techniques. *Canadian Journal of Animal Science*, 68, pp. <https://doi.org/10.4141/cjas88-084>.
- Copani, G., Niderkorn, V., Anglard, F., Quereuil, A. and Ginane, C., 2016. Silages containing bioactive forage legumes: a promising protein-rich feed source for growing lambs. *Grass and Forage Science*, 71(4), 622–631. <https://doi.org/10.1111/gfs.12225>.
- Davidović, V., Davidović, V., Jovetić, B., Todorović, M., Joksimović, M., Stojanović, B., Lazarević, M., Perišić, P., Radivojević, M., Maletić, M. and Miletić, A., 2019. The effect of tannin supplementation of mid-lactation dairy cows diets on metabolic profile parameters and production characteristics. *Slovenian Veterinary Research*, 56, pp. 143–151. <https://doi.org/10.26873/SVR-552-2019>.
- Deschamps, A. M., 1989. Microbial degradation of tannins and related compounds. In: N. G. Lewis and M. G. Paice, eds. *Plant cell wall polymers biogenesis and biodegradation*. Washington: American Chemical Society. pp. 559–566.
- Doce, R. R. Belenguer, A., Toral, P. G., Hervás, G. and Frutos, P., 2013. Effect of the administration of young leaves of *Quercus pyrenaica* on rumen fermentation in relation to oak tannin toxicosis in cattle. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 97, pp. 48–57. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2011.01241.x>.
- de Lucena, A. R. F., Menezes, D. R., de Carvalho, D. T. Q., Matos, J. C., Antonelli, A. C., de Moraes, S. A., Dias, F. S., Queiroz, M. A. A. and Rodrigues, R. T. S., 2017. Effect of commercial tannin and a pornunca (*Manihot* spp.) silage-based diet on the fatty acid profile of Saanen goats milk. *International Journal of Dairy Technology*, 71, 1–8. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.08.002>.
- Evans, W. C. and Fuchs, G., 1988. Anaerobic degradation of aromatic compounds. *Annual Reviews of Microbiology*, 42, pp. 289–317. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.42.10018.8.001445>.
- Field, J. A. and Lettinga, G., 1987. The methanogenic toxicity and anaerobic degradability of a hydrolyzable tannin. *Water Research*, 21, pp. 367–374. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(87\)90217-X](https://doi.org/10.1016/0043-1354(87)90217-X).
- Field, J. A. and Lettinga, G., 1992. Biodegradation of tannins. In: H. Sigel, ed. *Metal Ions in Biological Systems Volume 28. Degradation of environmental pollutants by microorganisms and their metalloenzymes*. New York: Marcel Dekker Inc. pp. 61–97.
- Foley, W. J., Iason, G. R. and McArthur, C., 1999. Role of plant secondary metabolites in the nutritional ecology of mammalian herbivores: how far have we come in 25 years? In: *Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. G. J., Hans-Joachim, C. F. and George Savoy, eds. American Society of Animal Science, pp. 130–210.
- Fondevila, M., Nogueira-Filho, J. C. M. and Barrios-Urdaneta, A., 2002. *In vitro* microbial fermentation and protein utilisation of

- tropical forage legumes grown during the dry season. *Animal Feed Science and Technology*, 95, pp. 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00315-7](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00315-7).
- Frutos, P., Raso, M., Hervás, G., Mantecón, A. R., Pérez, V. and Giráldez, F. J., 2004. Is there any detrimental effect when a chestnut hydrolysable tannin extract is included in the diet of finishing lambs? *Animal Research*, 53, 127–136. <https://doi.org/10.1051/animres:2004001>.
- Grainger, C., Clarke, T., Auldist, M. J., Beauchemin, K. A., McGinn, S. M., Waghorn, G. C. and Eckard, R. J., 2009. Potential use of *Accacia mearnsii* condensed tannins to reduce methane emissions and nitrogen excretion from grazing dairy cows. *Canadian Journal of Animal Science*, 89, pp. 241–251. <https://doi.org/10.4141/CJAS08110>.
- Hagerman, A. E. and Butler, L. G., 1989. Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 15, pp. 1795 – 1810. <https://doi.org/10.1007/BF01012267>.
- Hagerman, A. E., Robbins, C. T., Weerasuriya, Y., Wilson, T. C. and McArthur, C., 1992. Tannin chemistry in relation to digestion. *Journal of Range Management*, 45, pp. 57–62. <https://doi.org/10.2307/4002526>.
- Haslam, E., 1989. Gallic acid derivatives and hydrolysable tannins. In: J. W. Rowe, ed. *Natural products of woody plants I*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 399–438. [https://doi.org/10.1016/0306-3623\(90\)90488-8](https://doi.org/10.1016/0306-3623(90)90488-8).
- Hervás, G., Pérez, V., Giráldez, F. J., Mantecón, A. R., Almar, M. M. and Frutos, P., 2003a. Intoxication of sheep with quebracho tannin extract. *Journal of Comparative Pathology*, 129, pp. 44–54. [https://doi.org/10.1016/S0021-9975\(02\)00168-8](https://doi.org/10.1016/S0021-9975(02)00168-8).
- Hervás, Gonzalo., Frutos, P., Giráldez, F. J., Mantecón, A. R. and Álvarez, D. P. M. C., 2003b. Effect of different doses of quebracho tannins extract on rumen fermentation in ewes. *Animal Feed Science and Technology*, 109, pp. 65–78. [https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(03\)00208-6](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(03)00208-6).
- Jakhesara, S. J., Koringa, P. G., Ramani, U. V., Ahir, V. B., Tripathi, A. K. and Soni, P. S., 2010. Comparative Study of Tannin Challenged Rumen Microbiome in Goat Using High Throughput Sequencing Technology. *Developmental Microbiology and Molecular Biology*, 1, pp. 95–106. ISSN 0976-5867.
- Jayanegara, A., Goel, G., Makkar, H. P. S. and Becker, K., 2015. Divergence between purified hydrolysable and condensed tannin effects on methane emission, rumen fermentation and microbial population *in vitro*. *Animal Feed Science and Technology*, 209, pp. 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2015.08.002>.
- Jones, G. A., McAllister, T. A., Muir, A. D. and Cheng, K. J., 1994. Effects of sainfoin (*Onobrychis viciifolia Scop.*) condensed tannins on growth and proteolysis by four strains of ruminal bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 60, pp. 1374–1378. <https://doi.org/10.1128/aem.60.4.1374-1378.1994>.
- Kafle, D., Lee, J. H., Min, B. R. and Kouakou, B., 2021. Carcass and meat quality of goats supplemented with tannin-rich peanut skin. *Journal of Agriculture and Food Research*, 5, pp. 100159. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2021.100159>.
- Kok, C. M., Lee, J. H., Min, B. R. and Kouakou, B., 2013. Anaerobic cellulolytic rumen fungal populations in goats fed with and without *Leucaena leucocephala* hybrid, as determined by real-time PCR. *Journal of Microbiology*, 51, pp. 700–703. <https://doi.org/10.1007/s12275-013-2540-z>.
- Krueger, W. K., Gutierrez-Bañuelos, H., Carstens, G. E., Min, B. R., Pinchak, W. E., Gomez, R. R., Anderson, R. C., Krueger, N. A. and Forbes, T. D.A., 2010. Effects of dietary tannin source on performance, feed efficiency, ruminal fermentation, and carcass and non-carcass traits in steers fed a high-grain diet. *Animal Feed Science and Technology*, 159, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2010.05.003>.
- Krumholz, L. R. and Bryant, M. P., 1986. *Eubacterium oxidoreducens* sp. nov. requiring H₂ or formate to degrade gallate, pyrogallol, phloroglucinol and quercetin. *Archives of Microbiology*, 144, pp. 8–14. <https://doi.org/10.1007/BF00454948>.
- Krumholz, L. R., Crawford, R. L., Hemling, M. E. and Bryant, M. P., 1987. Metabolism of gallate and phloroglucinol in *Eubacterium oxidoreducens* via 3-hydroxy-5-oxohexanoate. *Journal of Bacteriology*, 169,

- pp. 1886–1890.
<https://doi.org/10.1128/jb.169.5.1886-1890.1987>.
- Krumholz, L. R. and Bryant, M. P., 1988. Characterization of the pyrogallol-phloroglucinol isomerase of *Eubacterium oxidoreducens*. *Journal of Bacteriology*, 170, pp. 2472–2479.
<https://doi.org/10.1128/jb.170.6.2472-2479.1988>.
- Liu, H., Vaddella, V. and Zhou, D., 2011. Effects of chestnut tannins and coconut oil on growth performance, methane emission, ruminal fermentation, and microbial populations in sheep. *Journal of Dairy Science*, 9, pp. 6069–6077. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4508>.
- Maamouri, O., Atti, N., Kraiem, K. and Mahouachi, M., 2011. Effects of concentrate and *Acacia cyanophylla* foliage supplementation on nitrogen balance and milk production of grazing ewes. *Livestock Science*, 139, pp. 264–270.
<https://doi.org/10.1016/j.livsci.2011.01.018>.
- Makkar, H. P., Blümmel, M. and Becker, K., 1995a. *In vitro* effects of and interactions between tannins and saponins and fate of tannins in the rumen. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 69, pp. 481–493.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.2740690413>.
- Makkar, H. P. S. Becker, K., Abel, H. and Szegletti, C., 1995b. Degradation of condensed tannins by rumen microbes exposed to quebracho tannins (QT) in rumen simulation technique (RUSITEC) and effects of QT on fermentative processes in the RUSITEC. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 69, pp. 495–500.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.2740690414>.
- Makkar, H. P. S., 2003. Effects and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins, and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds. *Small Ruminant Research*, 49, pp. 241–256.
[https://doi.org/10.1016/S0921-4488\(03\)00142-1](https://doi.org/10.1016/S0921-4488(03)00142-1).
- McAllister, T. A. Bae, H. D., Yanke, L. J., Cheng, K.-J. and Muir, A., 2010. Effect of condensed tannins from birdsfoot trefoil on endoglucanase activity and the digestion of cellulose filter paper by ruminal fungi. *Canadian Journal of Microbiology*, 40, pp. 298–305. <https://doi.org/10.1139/m94-048>.
- McSweeney, C. S., Palmer, B., Bunch, R. and Krause, D. O., 1999a. *In vitro* quality assessment of tannin-containing tropical shrub legumes: Protein and fibre digestion. *Animal Feed Science and Technology*, 82, pp. 227–241.
[https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(99\)00103-0](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(99)00103-0).
- McSweeney, C. S., Palmer, B., Bunch, R. and Krause, D. O., 1999b. Isolation and characterization of proteolytic ruminal bacteria from sheep and goats fed the tannin-containing shrub legume *Calliandra calothyrsus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 65, pp. 3075–3083. <https://doi.org/10.1128/aem.65.7.3075-3083.1999>.
- McSweeney, C. S., Palmer, B., McNeill, D. M. and Krause, D. O., 2001. Microbial interactions with tannins: Nutritional consequences for ruminants. *Animal Feed Science and Technology*, 91, pp. 83–93.
[https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00232-2](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00232-2).
- Min, B. R., McNabb, W. C., Barry, T. N., Kemp, P. D., Waghorn, G. C. and McDonald, M. F., 1999. The effect of condensed tannins in *Lotus corniculatus* upon reproductive efficiency and wool production in sheep during late summer and autumn. *Journal of Agricultural Science*, 132, pp. 323–334.
<https://doi.org/10.1017/S0021859699006371>.
- Min, B. R., Fernandez, J. M., Barry, T. N., McNabb, W. C. and Kemp, P. D., 2001. The effect of condensed tannins in *Lotus corniculatus* upon reproductive efficiency and wool production in ewes during autumn. *Animal Feed Science and Technology*, 92, pp. 185–202.
[https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00258-9](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00258-9).
- Min, B. R., Barry, T. N., Attwood, G. T. and McNabb, W. C., 2003. The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: A review. *Animal Feed Science and Technology*, 106, pp. 1–4.
[https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(03\)00041-5](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(03)00041-5).
- Min, B. R., Pinchak, W. E., Anderson, R. C., Fulford, J. D. and Puchala, R., 2006. Effects of condensed tannins supplementation level on weight gain and *in vitro* and *in vivo* bloat precursors in steers grazing winter wheat. *Journal of Animal Science*, 84, pp. 2546–2554. <https://doi.org/10.2527/jas.2005-590>.
- Min, B. R., Solaiman, S., Terrill, T., Ramsay, A. and Mueller-Harvey, I., 2015. Effects of feeding two different tannin-containing diets on ruminal fermentation profiles and microbial

- community changes in meat goats. Agriculture, Food and Analytical. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 6, pp. 4–11. <https://doi.org/10.1186/s40104-015-0020-5>.
- Min, B. R. and Solaiman, S., 2018. Comparative aspects of plant tannins on digestive physiology, nutrition and microbial community changes in sheep and goats: A review. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 102, pp. 1181–1193. <https://doi.org/10.1111/jpn.12938>.
- Min, R. M., McTear, K., Wang, H. H., Morris, K., Gurung, N., Abrahamsen, F., Solaiman, S., Eun, J. S., Hon Lee, J., Dietz, L. A. and Zeller, W. E., 2019. Influence of elevated protein and tannin-rich peanut skin supplementation on growth performance, blood metabolites, carcass traits and immune-related gene expression of grazing meat goats. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 104, pp. 88–100. <https://doi.org/10.1111/jpn.13250>.
- Molan, A. L., Attwood, G. T., Min, B. R. and McNabb, W. C., 2001. The effect of condensed tannins from *Lotus Pedunculatus* and *Lotus corniculatus* on the growth of proteolytic rumen bacteria *in vitro* and their possible mode of action. *Canadian Journal of Microbiology*, 47, pp. 626–633. <https://doi.org/10.1139/cjm-47-7-626>.
- Mueller-Harvey, I. and McAllan, A. B., 1992. Tannins: their biochemistry and nutritional properties. In: I. M., Morrison, ed. *Advances in Plant Cell Biochemistry and Biotechnology*, London: JAI Press Ltd. pp. 151–217.
- Murdiati, T. B., McSweeney, C. S., Campbell, R. S.F. and Stoltz, D. S., 1990. Prevention of hydrolysable tannin toxicity in goats fed *Clidemia hirta* by calcium hydroxide supplementation. *Journal of Applied Toxicology*, 10, pp. 325–331. <https://doi.org/10.1002/jat.2550100504>.
- Murdiati, T. B., McSweeney, C. S. and Lowry, J. B., 1991. Complexing of toxic hydrolysable tannins of yellow-wood (*Terminalia oblongata*) and harendong (*Clidemia hirta*) with reactive substances: An approach to preventing toxicity. *Journal of Applied Toxicology*, 11, pp. 333–338. <https://doi.org/10.1002/jat.2550110506>.
- Murdiati, T. B., McSweeney, C. S. and Lowry, J. B., 1992. Metabolism in sheep of gallic acid, tannic acid and hydrolysable tannin from *Terminalia oblongata*. *Australian Journal of Agricultural Research*, 43, pp. 1307–1319. <https://doi.org/10.1071/AR9921307>.
- Nelson, K. E., Pell, A. N., Schofield, P. and Zinder, S., 1995. Isolation and characterization of an anaerobic ruminal bacterium capable of degrading hydrolyzable tannins. *Applied and Environmental Microbiology*, 6, pp. 3293–3298. <https://doi.org/10.1128/aem.61.9.3293-3298.1995>.
- Nelson, K. E., Thonney, M. L., Woolston, T. K., Zinder, S. H. and Pell, A. N., 1998. Phenotypic and phylogenetic characterization of ruminal tannin-tolerant bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 64, pp. 3824–3830. <https://doi.org/10.1128/aem.64.10.3824-3830.1998>.
- Newbold, C. J., El Hassan, S. M., Wang, J., Ortega, M. E. and Wallace, R. J., 1997. Influence of foliage from African multipurpose trees on activity of rumen protozoa and bacteria. *British Journal of Nutrition*, 78, pp. 237–249. <https://doi.org/10.1079/bjn19970143>.
- Pal, K., Patra, A. K., Sahoo, A. and Kumawat, P. K., 2015. Evaluation of several tropical tree leaves for methane production potential, degradability and rumen fermentation *in vitro*. *Livestock Science*, 180, 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.07.011>.
- Patra, A. K. and Saxena, J., 2009. Dietary phytochemicals as rumen modifiers: a review of the effects on microbial populations. *Antonie van Leeuwenhoek*, 96, pp. 363–375. <https://doi.org/10.1007/s10482-009-9364-1>.
- Patra, A. K. and Saxena, J., 2011. Exploitation of dietary tannins to improve rumen metabolism and ruminant nutrition. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 91, pp. 24–37. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4152>.
- Penning, P. D., Orr, R. J. and Treacher, T. T., 1988. Responses of lactating ewes, offered fresh herbage indoors and when grazing, to supplements containing differing protein concentrations. *Animal Production*, 46, pp. 403–415. <https://doi.org/10.1017/S0003356100019012>.
- Pérez, V., Doce, Raquel R., García-Pariente, C., Hervás, G., Carmen F. M., Mantecón, Á. R. and Frutos, P., 2011. Oak leaf (*Quercus pyrenaica*) poisoning in cattle. *Research in Veterinary Science*, 91, pp. 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2010.12.015>.

- Perez-Maldonado, R. A. and Norton, B. W., 1996. Digestion of ^{14}C -labelled condensed tannins from *Desmodium intortum* in sheep and goats. *British Journal of Nutrition*, 76, pp. 501–513. <https://doi.org/10.1079/bjn19960059>.
- Piñeiro-Vázquez, A. T., Canul-Solis, J. R., Jiménez-Ferrer, G. O., Alayón-Gamboa, J. A., Chay-Canul, A. J., Ayala-Burgos, A. J., Aguilar-Pérez, C. F. and Ku-Vera, J. C., 2018. Effect of condensed tannins from *Leucaena leucocephala* on rumen fermentation, methane production and population of rumen protozoa in heifers fed low-quality forage. *Asian-Australasian journal of animal science*, 31 (11), pp. 1738–1746. <https://doi.org/10.5713/ajas.17.0192>.
- Porter, L. J., Hrstich, L. N. and Bock, G. C., 1986. The Conversion of Procyanidins and Prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. *Phytochemistry*, 25, pp. 223–230. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)94533-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)94533-3).
- Puchala, R., Min, B. R., Goetsch, A. L. and Sahlu, T., 2005. The effect of a condensed tannin-containing forage on methane emission by goats. *Journal of Animal Science*, 83, pp. 182–186. <https://doi.org/10.2527/2005.831182x>.
- Ramírez-Restrepo, C. A. and Barry, T. N., 2005. Alternative temperate forages containing secondary compounds for improving sustainable productivity in grazing ruminants. *Animal Feed Science and Technology*, 120, pp. 179–201. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2005.01.015>.
- Ramírez-Restrepo, C. A., Barry, T. N., López-Villalobos, N., Kemp, P. D. and Harvey, T. G., 2005. Use of *Lotus corniculatus* containing condensed tannins to increase reproductive efficiency in ewes under commercial dryland farming conditions. *Animal Feed Science and Technology*, 121, pp. 23–43. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2005.02.006>.
- Reed, J. D., 1995. Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. *Journal of Animal Science*, 73, pp. 1516–1528. <https://doi.org/10.2527/1995.7351516x>.
- Reynolds, D., Min, B. R., Gurung, N., McElhenney, W., Lee, J. H., Solaiman, S. and Bolden-Tiller, O., 2020. Influence of tannin-rich pine bark supplementation in the grain mixes for meat goats: Growth performance, blood metabolites, and carcass characteristics. *Animal Nutrition*, 6, pp. 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2019.09.003>.
- Rira, M., Chentli, A., Boufenera, S. and Bousseboua, H., 2015. Effects of Plants Containing Secondary Metabolites on Ruminal Methanogenesis of Sheep *in vitro*. *Energy Procedia*, 74, pp. 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.egypro.2015.07.513>.
- Ribeiro da Silva, A. P., Silva de Sant'ana, A., Oliveira do Nascimento, S. P., Barbosa, S. N., Miranda, A. L. A., Luna, F. S., Gois, G. C., Morales de, S. A., Rodrigues, R. T. S. and Menezes, D. R., 2021. Tannins in the diet for lactating goats from different genetic groups in the Brazilian semiarid: Nitrogen, energy and water balance. *Animal Feed Science and Technology*, 279, 115023. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2021.115023>.
- Robbins, C. T., Hagerman, A. E., Austin, P. J., McArthur, C. and Hanley, T. A., 1992. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *Journal of Mammalogy*, 72, pp. 480–486. <https://doi.org/10.2307/1382130>.
- Rouissi, H., Naziha, A., Rekik, M. and Mahouachi, B., 2006. Effects of supplementing grazing by different sources of protein on Tunisian goat performances. *Tropicicultura*, 24, pp. 111–114.
- Sallam, S. M. A., Attia, M. F.A., Nour El-Din, A. N.M., El-Zarkouny, S. Z., Saber, A. M. and El-Zaiat, H. M., 2019. Involvement of Quebracho tannins in diet alters productive and reproductive efficiency of postpartum buffalo cows. *Animal Nutrition*, 5, pp. 80–86. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2018.08.003>.
- Saminathan, M., Kumari, R. S., Gan, H. M., Abdullah, N., Wong, C. M. V. L., Ho, Y. W. and Idrus, Z., 2019. *In vitro* study on the effects of condensed tannins of different molecular weights on bovine rumen fungal population and diversity. *Italian Journal of Animal Science*, 18, pp. 1451–1462. <https://doi.org/10.1080/1828051X.2019.1681304>.
- Scalbert, A., 1991. Antimicrobial Properties of Tannins. *Phytochemistry*, 30, pp. 3875–3883. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(91\)83426-L](https://doi.org/10.1016/0031-9422(91)83426-L).
- Silanikove, N. and Tiomkin, D., 1992. Toxicity induced by poultry litter consumption: Effect

- on measurements reflecting liver function in beef cows. *Animal Production*, 54, pp. 203–209.
<https://doi.org/10.1017/S0003356100036813>
- Silanikove, N., Gilboa, N., Nir, I., Perevolotsky, A. and Nitsan, Z., 2002. Effect of a daily supplementation of polyethylene glycol on intake and digestion of tannin-containing Leaves (*Quercus calliprinos*, *Pistacia lentiscus*, and *Ceratonia siliqua*) by goats. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 44, pp. 199–205.
<https://doi.org/10.1021/jf950189b>
- Silanikove, N., Nitsan, Z. and Perevolotsky, A., 1994. Effect of a daily supplementation of poly (ethylene glycol) on intake and digestion of tannin-containing leaves (*Ceratoniu siliquu*) by sheep. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 42, pp. 2844–2847.
<https://doi.org/10.1021/jf00048a035>
- Silanikove, N., Perevolotsky, A. and Provenza, F. D., 2001. Use of tannin-binding chemicals to assay for tannins and their negative postingestive effects in ruminants. *Animal Feed Science and Technology*, 91, pp. 69–81.
[https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00234-6](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00234-6)
- Sivakumaran, S., Molan, A. L., Meagher, L. P., Kolb, B., Foo, L. Y., Lane, G. A., Attwood, G. A. Fraser, K. and Tavendale, M., 2004. Variation in antimicrobial action of proanthocyanidins from *Dorycnium rectum* against rumen bacteria. *Phytochemistry*, 65, pp. 2485–2497.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.08.046>
- Skene, I. K. and Brooker, J. D., 1995. Characterization of tannin acylhydrolase activity in the ruminal bacterium *Selenomonas ruminantium*. *Anaerobe*, 1, pp. 321–327.
<https://DOI.org/10.1006/anae.1995.1034>
- Śliwiński, B. J., Kreuzer, M., Sutter, F., Machmüller, A. and Wettstein, H. R., 2004. Performance, body nitrogen conversion and nitrogen emission from manure of dairy cows fed diets supplemented with different plant extracts. *Journal of Animal and Feed Sciences*, 13, pp. 73–91.
<https://doi.org/10.22358/jafs/67390/2004>
- Tan, H. Y., Sieo, C. C., Lee, C. M., Abdullah, N., Liang, J. B. and Ho, Y. W., 2011a. Diversity of bovine rumen methanogens *in vitro* in the presence of condensed tannins, as determined by sequence analysis of 16S rRNA gene library. *Journal of Microbiology*, 49, pp. 492–498.
<https://doi.org/10.1007/s12275-011-0319-7>
- Tan, H. Y., Sieo, C. C., Abdullah, N., Liang, J. B., Huang, X. D. and Ho, Y. W., 2011b. Effects of condensed tannins from *Leucaena* on methane production, rumen fermentation and populations of methanogens and protozoa *in vitro*. *Animal Feed Science and Technology*, 169, pp. 185–193.
<https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2011.07.004>
- Tavendale, M. H., Meagher, L. P., Pacheco, D., Walker, N., Attwood, G. T. and Sivakumaran, S., 2005. Methane production from *in vitro* rumen incubations with *Lotus Pedunculatus* and *Medicago sativa*, and effects of extractable condensed tannin fractions on methanogenesis. *Animal Feed Science and Technology*, 123, pp. 403–419.
<https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2005.04.037>
- Terrill, T. H., Waghorn, G. C., Woolley, D. J., McNabb, W. C. and Barry, T. N., 1994. Assay and digestion of ¹⁴C-labelled condensed tannins in the gastrointestinal tract of sheep. *British Journal of Nutrition*, 7, pp. 467–477.
<https://doi.org/10.1079/bjn19940048>
- Tiemann, T. T., Lascano, C. E., Kreuzer, M. and Hess, D. H., 2008. The ruminal degradability of fibre explains part of the low nutritional value and reduced methanogenesis in highly tanniniferous tropical legumes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88 (10), pp. 1794–1803.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.3282>
- Tsai, C. G. and Jones, G. A., 1975. Isolation and identification of rumen bacteria capable of anaerobic phloroglucinol degradation. *Canadian Journal of Microbiology*, 21, pp. 794–801.
<https://doi.org/10.1139/m75-117>
- Tsai, C. G., Gates, D. M., Ingledew, W. M. and Jones, G. A., 1976. Products of anaerobic phloroglucinol degradation by *Coprococcus* sp. Pe151.2. *Canadian Journal of Microbiology*, 22, pp. 159–164.
<https://doi.org/10.1139/m76-022>
- Tschech, A. and Schink, B., 1985. Fermentative degradation of resorcinol and resorcylic acids. *Archives of Microbiology*, 143, pp. 52–59.
<https://doi.org/10.1007/BF00414768>
- Turner, S. A., Waghorn, G. C., Woodward, S. L. and Thomson, N. A., 2005. Condensed tannins in birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*) affect the detailed composition of milk from dairy

- cows. *NZ Society Animal Production*, 65, pp. 283–289.
<https://doi.org/10.1079/BJN19660078>.
- Waghorn, G. C., Shelton, T. D., McNabb, W. C. and McCutcheon, S. N., 1994. Effects of condensed tannins in *Lotus Pedunculatus* on its nutritive value for sheep. 2. Nitrogenous aspects. *Journal of Agricultural Science*, 123, pp. 109–119. <https://doi.org/10.1017/S0021859600067836>.
- Waghorn, G. C., Tavendale, M. H. and Woodfield, D. R., 2002. Methanogenesis from forages fed to sheep. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 64, pp. 159–165. DOI: <https://doi.org/10.33584/jnzg.2002.64.2462>.
- Waghorn, G., 2008. Beneficial and detrimental effects of dietary condensed tannins for sustainable sheep and goat production. - Progress and challenges. *Animal Feed Science and Technology*, 147, pp. 116–139. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2007.09.013>.
- Wang, Y., Douglas, G. B., Waghorn, G. C., Barry, T. N. and Foote, A. G., 1996. Effect of condensed tannins in *Lotus corniculatus* upon lactation performance in ewes. *Journal of Agricultural Science*, 126, pp. 353–362. <https://doi.org/10.1017/s0021859600074918>.
- Wang, Y., Alexander, T. W. and Mcallister, T. A., 2009. *In vitro* effects of phlorotannins from *Ascophyllum nodosum* (brown seaweed) on rumen bacterial populations and fermentation. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89, pp. 2252–2260. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3717>.
- Whitney, T. R., Glasscock, J. L., Muir, J. P., Stewart, W. C. and Scholljegerdes, E. J., 2017. Substituting ground woody plants for cottonseed hulls in lamb feedlot diets: growth performance, blood serum chemistry, and rumen fluid parameters. *Journal of Animal Science*, 95, pp. 4150–4163. <https://doi.org/10.2527/jas2017.1649>.
- Woodward, S. L., Auldist, M. J., Laboyrie, P. J. and Jansen, E. B. L., 1999. Effect of *Lotus corniculatus* and condensed tannins on milk yield and milk composition of dairy cows. *New Zealand Society of Animal Production Proceedings*, 59, pp. 152–155. <https://doi.org/10.1079/BJN19660078>.
- Woodward, S. L., Waghorn, G. C., Ulyatt, M. J. and Lassey, K. R., 2001. Early indications that feeding Lotus will reduce methane emissions from ruminants. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, Christchurch, Hamilton, New Zealand, 61, pp. 23–26.
- Woodward, S. L., Waghorn, G. C., Lassey, K. R. and Laboyrie, P. G., 2002. Does feeding sulla (*Hedysarum coronarium*) reduce methane emissions from dairy cows? *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, Palmerston North, Hamilton, New Zealand, 62, pp. 227–230.