

ARTÍCULO DE REVISIÓN

Rolando Barahona Rosales¹ y
Solange Sánchez Pinzón¹

ABSTRACT

Title: Physical and chemical limitations to the digestibility of tropical forages and strategies to overcome them

The high fiber content in tropical forages, and its limited digestion by ruminants, is one of the greatest limitations to adequate animal productivity in the tropics. The discussion in this paper focuses in two areas: The first relates to voluntary intake by grazing ruminants, the factors that affect it and practical methods to increase intake in grazing or high-fiber consuming ruminants. For the value of discussion, it must be recognized that although assessment of voluntary intake of confined animals is not complicated, estimations of intake by grazing animals have been traditionally difficult and often imprecise. The implementation of pasture renovation strategies, the use of mixed (grass – legume) swards and of strategic supplementation, have often been reported as successful methods to increase voluntary intake by grazing ruminants. The second area of discussion relates to fiber digestibility in ruminants and includes comments on practical ways to increase rumen fiber degradability. Both areas are highly related with each other, and adequate understanding and management of factors that affect these two processes is needed to ensure the economic and environmental sustainability of cattle production in the tropics.

Keywords: Forages, fiber, voluntary intake, tropical pasture digestibility.

Recibido: marzo 7 de 2005.
Aceptado: mayo 2 de 2005.

1. Programa de Fisiología y Nutrición Animal, C.I. Tibaitatá, CORPOICA. e-mail: rbarahona@corpoica.org.co

Limitaciones físicas y químicas de la digestibilidad de pastos tropicales y estrategias para aumentarla

RESUMEN

El alto contenido de fibra en forrajes tropicales y su reducida digestibilidad por los rumiantes, es uno de los más grandes limitantes para la productividad animal en el trópico. En este artículo la discusión se centra en dos grandes áreas. La primera tiene que ver con el consumo voluntario de rumiantes en pastoreo, factores que lo afectan y estrategias exitosas para incrementarlo. Debe reconocerse que, aunque de fácil determinación en animales estabulados, la estimación de este parámetro bajo condiciones de pastoreo ha sido tradicionalmente difícil e imprecisa. Estrategias como la renovación de praderas, el establecimiento de asociaciones gramínea – leguminosa y la suplementación estratégica, han sido utilizadas exitosamente para aumentar el consumo voluntario de rumiantes en pastoreo. La segunda área de discusión describe los factores que afectan la digestibilidad de la fibra en rumiantes y plantea estrategias para aumentar la degradabilidad de la fibra en el rúmen. Ambas áreas están muy relacionadas entre sí, pues del adecuado entendimiento y optimización de ambos procesos, depende gran parte de la sostenibilidad económica y ambiental de la ganadería del trópico.

Palabras clave: forrajes, fibra, consumo voluntario, digestibilidad de pastos tropicales.

INTRODUCCIÓN

A NIVEL MUNDIAL, el número de rumiantes que contribuyen a la seguridad alimentaria de los seres humanos se calcula en dos billones. Estos animales proveen 70% del total de la proteína animal consumida, 80% de la leche consumida y 10% de la fibra natural usada por los seres humanos. Se estima que en los próximos 25 años existirá la necesidad de doblar la producción de proteína animal derivada de los rumiantes a fin de asegurar el consumo de proteína de una población mundial creciente (Fahey, 1997).

Los recursos forrajeros juegan un papel fundamental en la nutrición de rumiantes y proveen más del 90% de la energía consumida por éstos en todo el mundo (Fitzhugh *et al.*, 1978, Wilkins, 2000). No obstante, como fuente de nutrientes, los forrajes presentan una

composición muy variable, si se les compara con cualquier otro alimento animal, siendo múltiples los factores que afectan su calidad composicional (Tabla 1).

Los rumiantes tienen la habilidad de convertir alimentos de baja calidad en proteína de alta calidad y de utilizar alimentos producidos en tierras que no son adecuadas para producir cultivos para el consumo humano (Varga y Kolver, 1997). Esto es posible gracias a que los microorganismos del rumen sintetizan y secretan un complejo enzimático de β -1-4 celulasas que permiten la hidrólisis de las paredes celulares de los forrajes. Sin embargo, la conversión real de los forrajes, especialmente los fibrosos, a productos animales no es muy eficiente. Solamente entre el 10 al 35% de la energía consumida se captura como energía neta porque entre el 20

Tabla 1. Rango en el contenido de nutrientes de diferentes clases de forrajes.

| Forraje | Energía metabolizable MJ·kg ⁻¹ de MS | Proteína cruda g·kg ⁻¹ de MS |
|---|--|--|
| Pastos, henos y ensilajes de clima templado | 7.0 – 13.0 | 60 – 250 |
| Pastos tropicales | 5.0 – 11.0 | 20 – 200 |
| Ensilaje de maíz | 10.0 – 12.0 | 60 – 120 |
| Pajas de cereales | 5.0 – 8.0 | 20 – 40 |
| Cultivos de raíz | 11.0 – 14.0 | 40 – 130 |

Fuente: Wilkins, 2000.

al 70% de la celulosa no puede ser digerida por el animal (Varga y Kolver, 1997). Sin embargo, pocos esfuerzos en investigación (especialmente en comparación con los que se han dedicado a estudiar la utilización de proteína) han buscado aumentar la eficiencia de la utilización de la fibra en los forrajes, a pesar de que casi toda la energía consumida por el ganado herbívoro en el mundo proviene de éstos (Fitzhugh *et al.*, 1978).

En la actualidad, aumentar la eficiencia de utilización de la fibra en los forrajes es un reto enorme para los investigadores agropecuarios, objetivo que sólo puede lograrse mediante el conocimiento de los factores que afectan este proceso. Debe reconocerse que en los últimos 50 años se han obtenido grandes avances en el entendimiento del proceso de digestión de la fibra en el rumen y mucha de esta información ha sido traducida en estrategias prácticas de manejo nutricional. Por ejemplo, nuestro entendimiento de la importancia del nitrógeno para la degradación de fibra por microorganismos fibrolíticos ha llevado a la inclusión de urea en las dietas para rumiantes (Hungate, 1966) y el tratamiento mecánico y químico de forrajes ha mejorado su digestibilidad (Wilkins y Wilson, 1970). Probablemente, una de las formas más eficientes de explotar la información obtenida en microbiología del rumen y la digestión ha sido el desarrollo de modelos matemáticos que predicen la respuesta animal a partir de las características de los ingredientes de la dieta (Reichl y Baldwin, 1975; Fox *et al.*, 1995; NRC, 1996). Estos modelos tienen la habilidad de contribuir a mejorar la formulación de dietas y optimizar el uso de los escasos nutrientes disponibles para la microbiota del rumen (Krause *et al.*, 2003).

En los países tropicales la eficiencia de la utilización de la fibra por los rumiantes es baja, siendo normal observar digestibilidades de 50% o menos. Debido a la necesidad de optimizar la eficiencia del uso de nutrientes por los rumiantes bajo nuestras condiciones tropicales, el análisis y la caracterización estructural de los constituyentes químicos de la pared celular de los forrajes y de los procesos de su degradación en el rumen han adquirido renovada importancia. Si un porcentaje mayor de la energía disponible en los forrajes estuviese disponible, podrían formularse dietas de más bajo costo y los recursos alimenticios serían utilizados más eficientemente, contribuyendo al establecimiento de sistemas ganaderos

económicamente más eficientes y amigables con el medio ambiente. Este artículo se centra en la discusión de diversos estudios llevados a cabo tanto dentro del ámbito nacional como del internacional y cuyos resultados pueden ser aplicados a los sistemas ganaderos colombianos.

ESTADO DEL ARTE

Fibra

En nutrición, el término fibra se refiere a los componentes dietarios derivados de plantas que no pueden ser digeridos por los sistemas enzimáticos de los mamíferos (Moore y Hatfield, 1994). En términos prácticos, el término fibra se circunscribe a la pared celular de los forrajes. Este componente, extraído en detergente neutro (FDN), representa entre el 30 y el 80% de la materia orgánica (MO) en los recursos forrajeros. Mientras que en rumiantes, los solubles celulares (MO menos FDN) son casi completamente digeribles, la degradabilidad del FDN es muy variable, principalmente debido a diferencias en composición y estructura. Esto resulta en una limitada disponibilidad de la energía en forrajes para los rumiantes (Buxton y Redfearn, 1997), dado que en muchos casos, más del 50% de la fibra dietaria pasa a través del tracto digestivo sin ser degradada (Cherney *et al.*, 1991). Adicionalmente, la degradabilidad de la materia seca de los pastos tropicales es 13% menor que la de los pastos de clima templado. En general, la digestibilidad de los forrajes está inversamente relacionada con su contenido de fibra.

Los mamíferos no poseen las enzimas para hidrolizar los polisacáridos que ocurren predominantemente unidos mediante enlaces β 1 - 4. Por el contrario, los rumiantes están entre los herbívoros más especializados, pues se valen de una relación simbiótica con los organismos de su tracto intestinal, para utilizar las paredes celulares vegetales como una fuente de nutrientes (Van Soest, 1994). Evidentemente, las paredes celulares vegetales no evolucionaron para servir como alimento de los rumiantes (Jung, 1997), y dadas las funciones biológicas de la pared celular, esta tiene una estructura muy variable y es a menudo de baja digestibilidad para los rumiantes. Una de los mayores limitantes a la degradabilidad de la fibra es la presencia de lignina, aunque la pobre utilización de la fibra en rumiantes también obedece a limitaciones físicas a nivel de organización celular.

La presencia de altos niveles de fibra en la dieta debe analizarse desde el punto de vista de sus efectos en el consumo voluntario de forrajes por los rumiantes o más específicamente, por sus efectos en la disponibilidad de nutrientes para estos.

Consumo voluntario en pastoreo

El potencial de los recursos forrajeros para la producción de leche o de carne depende de su digestibilidad y del consumo voluntario de estos forrajes por los rumiantes (Bruinenberg *et al.*, 2000). El consumo voluntario de los forrajes depende del tiempo de retención en el rumen (Thornton y Minson, 1972), el cual está afectado por factores físicos y metabólicos (Romney y Gill, 2000).

Factores físicos. Por factores físicos deben entenderse a aquellos que directamente influyen el volumen inicial del tracto digestivo ocupado en la digestión del alimento y la tasa a la que ese volumen disminuye por la digestión y pasaje de nutrientes. Entre ellos se encuentran:

Estructura de la planta: El contenido de pared celular de la planta es uno de los factores físicos de mayor efecto en el consumo de forrajes, dado que la fibra es menos soluble, toma más espacio en el tracto digestivo y su tasa de degradación en el rumen es más lenta que la de los contenidos celulares. Se ha asumido que en dietas fibrosas es el volumen de los forrajes lo que primariamente limita el consumo, por una combinación de volumen y tiempo que la materia sin digerir permanece en el tracto digestivo (Jung, 1997). Sin embargo, Conrad *et al.* (1964) observó que el consumo está limitado por llenado gastrointestinal hasta cierto valor crítico en digestibilidad, más allá del cual la relación entre consumo y digestibilidad se vuelve negativa y controlada por los requerimientos de energía del animal.

Los forrajes tienen una gran proporción de su materia orgánica en forma de fibra, lo que les provee integridad estructural. La facilidad con la que los microorganismos del rumen degradan esa fibra, depende de la distribución de las diferentes moléculas (celulosa, hemicelulosa, lignina) dentro de la planta, de los enlaces entre ellas y de su sustitución con compuestos fenólicos (Chesson *et al.*, 1983). A su vez, la resistencia a la reducción del tamaño de partícula, factor fundamental en la degradación de fibra, está directamente asociada a la cantidad de fibra presente en los forrajes.

A igual degradabilidad, el contenido de fibra es mayor en las gramíneas de clima templado que en las tropicales y es mayor en hojas comparadas con tallos (Romney y Gill, 2000). Así, dado su mayor contenido de fibra y rigidez estructural, los pastos tropicales son de menor degradabilidad que los de clima templado. Las partículas de gramínea son inherentemente más largas y boyantes, con una baja gravedad funcional específica y en consecuencia de pasaje más lento que las partículas de leguminosa, que por ser cortas y de mas alta gravedad, tienden a escapar más fácilmente del rumen.

Otro factor que influencia el espacio ocupado en el rumen por los forrajes es su contenido de humedad. El pre-secado de los forrajes antes de ser ensilados ha resultado consistentemente en ensilajes de mayor consumo por los bovinos (hasta 1.4 veces mas) que aquellos generados de forrajes sin marchitar. Esto se explica por la mayor eficiencia de masticado y reducción de tamaño de partícula observada con los ensilajes más secos.

Estructura de la pradera: Aunque el valor nutritivo afecta grandemente el consumo, las características estructurales de las praderas también conducen a cambios en el consumo voluntario de animales en pastoreo. Por ejemplo, la estructura de la pradera puede reducir el consumo de forrajes al limitar la cantidad de pasto cosechada por el animal. Características como densidad y altura de plantas, relación hoja – tallo o relación material vivo – muerto, afectan el consumo a través de su efecto sobre la

facilidad de la prensión y tamaño de bocado, factores de gran impacto en el consumo de animales en pastoreo.

Factores metabólicos. No todas las diferencias en el consumo de forrajes se pueden explicar por limitaciones en el espacio del tracto digestivo. Por ejemplo, se ha reportado continuamente que la conservación de forrajes en forma de ensilaje está asociada con reducciones en el consumo (Forbes, 1995). El uso de aditivos, la presencia de ácidos orgánicos y sustancias nitrogenadas, producidas durante el proceso de ensilaje han sido factores a menudo implicados en la reducción del consumo observada con ensilajes.

Otros factores que afectan el consumo. Además de los ya mencionados, factores como el tamaño, el estado fisiológico y la experiencia previa y aversiones de los animales afectan el consumo de rumiantes en pastoreo. El impacto general de estos y de los factores arriba mencionados es mostrado en la Tabla 2.

Manipulación del consumo en rumiantes

El uso de estrategias o tecnologías para aumentar el consumo de biomasa por los rumiantes va a depender de las circunstancias que estén limitando el consumo y de cuales son los factores más limitantes.

Forrajes de baja calidad. Cuando la dieta consiste principalmente de forrajes de baja calidad, el consumo voluntario está limitado por la tasa a la cual la fibra es

digerida y pasa a través del tracto gastrointestinal. Las socas de cereales o residuos de cosecha tienden a tener bajos contenidos de nitrógeno y altos contenidos de fibra, lo que retarda la degradación de la fibra en el rumen. Tanto la suplementación con ingredientes de más alta calidad como el tratamiento de la dieta basal pueden resultar en aumentos en el consumo voluntario de los animales.

Un método físico simple es el de aumentar la oferta de forraje para permitir que el animal seleccione las fracciones más palatables o de mayor contenido nutricional, aumentando tanto la calidad de la dieta consumida como el consumo voluntario de los animales (Figura 1).

Con el picado del forraje se puede también aumentar el consumo por parte de los animales. A su vez, el tratamiento químico con álcali o ácido para romper la fibra, aumentar la digestibilidad y el consumo ha recibido mucho interés en los países en desarrollo. Entre los químicos mas usados están el amoníaco (NH₃) y el hidróxido de sodio (NaOH), que se aplican al 3 y 4% de la MS, respectivamente (Vélez *et al.*, 2000). Usando el tratamiento de NaOH, Canale *et al.* (1987) reportaron un aumento de 1,2 kg de MS en el consumo en vacas lecheras que recibieron un heno tratado con NaOH en comparación con aquellas que recibieron heno sin tratamiento de NaOH. En Colombia, la amonificación de los residuos de la industria de la palma africana ha mostrado alguna promesa para incluir esos materiales toscos en la dieta de nuestros rumiantes (Cuesta y Conde, 2002).

Tabla 2. Algunos de los factores vegetales y animales que afectan el consumo de rumiantes en pastoreo y circunstancias en donde pueden esperarse consumos altos o bajos.

| Factores | Consumo alto | Consumo bajo |
|---------------------------------|---|--|
| Factores de las plantas | | |
| Contenido de fibra | Baja fibra | Alta fibra |
| Tipo de forraje | Pastos C-3 (templados), leguminosas | Pastos C-4 (tropicales) |
| Contenido de materia seca | Ensilajes de alto contenido de materia seca | Ensilajes de bajo contenido de materia seca |
| Estructura de la pradera | Alta densidad de plantas, altura adecuada de la pradera | Baja densidad de plantas, baja altura de la pradera |
| Conservación de forrajes | Ensilaje de buena fermentación | Ensilaje de mala fermentación |
| Factores de los animales | | |
| Estado fisiológico | Animal en crecimiento Animal lactante | Ultimo tercio de la preñez Animales maduros e improductivos |
| Tamaño | Animales grandes | Animales pequeños |
| Tasa de consumo | Características de la pradera que optimizan el tamaño del bocado y minimizan la masticación | Características de la pradera que limitan el tamaño del bocado y aumentan la masticación |
| Experiencia previa | Suplementos | Presencia de alcaloides, taninos condensados |

Fuente: Romney y Gill, 2000

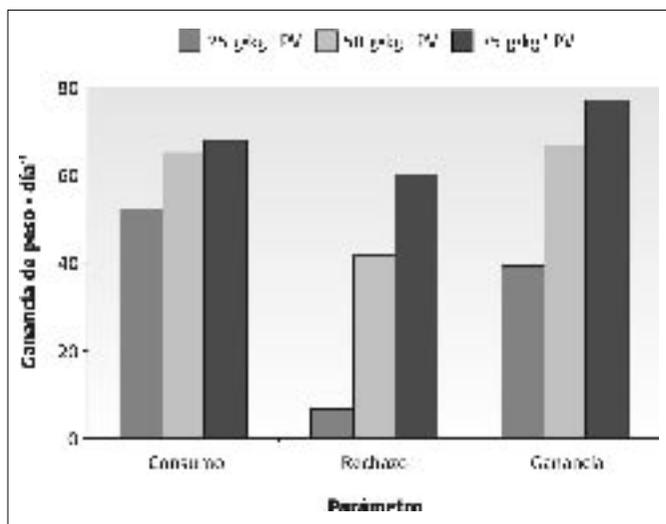


Figura 1. Consumo y ganancia de peso en ovinos recibiendo diferente oferta (25, 50 ó 75 g·kg⁻¹ de peso vivo) de paja de cebada (Preston y Murgueitio, 1992).

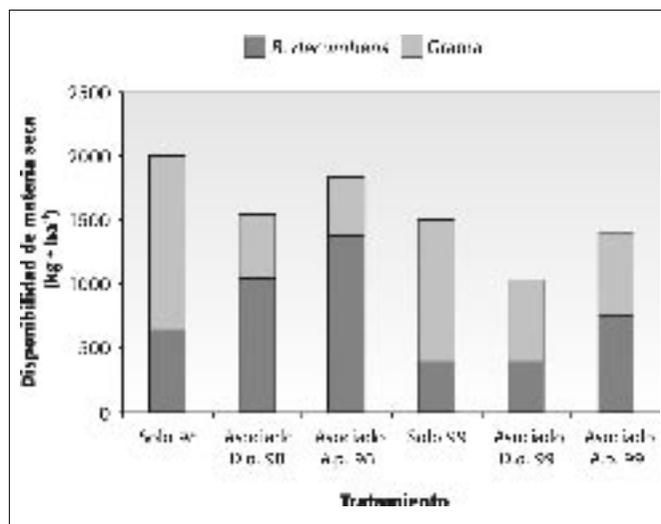


Figura 2. Disponibilidad de forraje durante dos años de pastoreo de una pradera de *Brachiaria decumbens* sola o asociada con *Desmodium ovalifolium* + kudzu (D.o.) o *Arachis pintoi* + kudzu (A.p.); años de pastoreo: 1998 (98) y 1999 (99); Finca Villamarina, Acacias, Meta (Corpoica, 2001a).

Sistemas de pastoreo. Tanto la carga animal, como la estructura de las praderas (altura y densidad de plantas), se pueden manipular a fin de optimizar el consumo voluntario de los animales. Entre estas estrategias se cuenta la renovación de praderas y el establecimiento de asociaciones gramínea – leguminosa, las cuales determinan aumentos en la disponibilidad de forrajes, en la facilidad de la prensión y tamaño de bocado y en muchas ocasiones, en la calidad de los forrajes, todo lo cual conduce a incrementar el consumo voluntario de los rumiantes en pastoreo. En la Figura 2 se demuestra el efecto de estas dos estrategias sobre la disponibilidad de materia seca en praderas de *Brachiaria decumbens* en la Orinoquía colombiana: su implementación conjunta incrementó hasta en dos veces la disponibilidad de esta gramínea comparada con el testigo sin renovar (CORPOICA, 2001a).

Otra de las razones que justifica la inclusión de leguminosas en las praderas fue brindada por Whiteman (1980), quien midió el consumo voluntario, tanto de leguminosas como de gramíneas, con digestibilidades entre 40 y 70%. Dentro de este rango, Whiteman observó que a medida que la digestibilidad aumentó, el consumo voluntario de las leguminosas por los rumiantes fue cada vez más alto que el de gramíneas con la misma digestibilidad (Figura 3).

Por otro lado, debe recordarse que uno de los limitantes al consumo y aceptabilidad de las leguminosas forrajeras tropicales por los rumiantes (especialmente

de aquellas adaptadas a suelos ácidos), es su alto contenido de metabolitos secundarios, entre los que se cuentan los taninos condensados. El efecto negativo de los taninos en el consumo voluntario se demostró en ovinos, los que al ser suplementados con glicol de polietileno (que liga los taninos condensados disminuyendo sus efectos negativos), aumentaron en 21% el consumo de *Desmodium ovalifolium* (Carulla, 1994) y en 10% el consumo de *D. ovalifolium* y *Flemingia macrophylla* (Barahona *et al.*, 1997).

Otro ejemplo de cómo el consumo voluntario puede ser limitado por el contenido de metabolitos secundarios en leguminosas se sugirió en el caso de

Cratylia argentea, al observarse que el consumo del forraje inmaduro de esta especie es significativamente más bajo que el forraje maduro (Raaflaub y Lascano, 1995; Tabla 3). Es probable que esta baja aceptabilidad estuviese relacionada con la presencia de aminoácidos no-proteicos en hojas jóvenes de *C. argentea*, como lo sugieren los excepcionalmente altos contenidos de proteína cruda (42%) reportados en hojas jóvenes (Lascano, 1996).

Factores que afectan la degradabilidad de la fibra en rumiantes

Gramíneas versus leguminosas. Como se demostró en la Figura 3, una de las más grandes diferencias entre utilización y

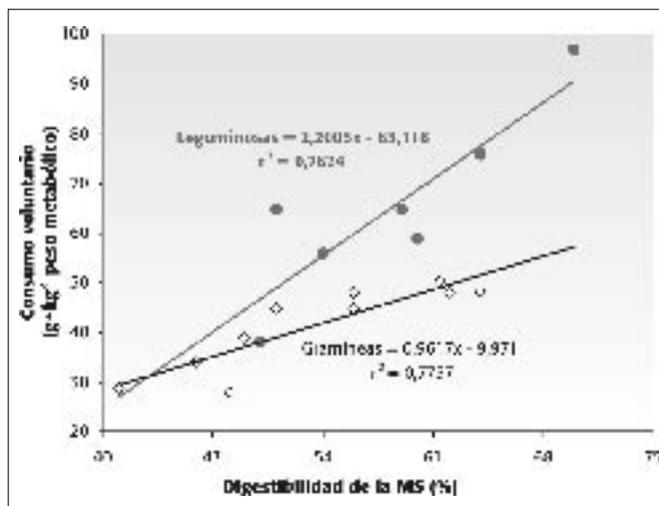


Figura 3. Relación entre el consumo voluntario y la digestibilidad de la materia seca en leguminosas y gramíneas (Whiteman, 1980). Peso metabólico = Peso vivo^{0,75}.

Tabla 3. Efecto del tratamiento post-cosecha de hojas de *Cratylia argentea* en el consumo de ovinos confinados en jaulas metabólicas (Raaflaub y Lascano, 1995).

| Tipo de forraje | Consumo de materia seca (MS) g-hora ⁻¹ | |
|-------------------------|---|----------------|
| | Forraje inmaduro | Forraje maduro |
| Fresco | 84 | 291 |
| Marchitado por 24 horas | 157 | 376 |
| Marchitado por 48 horas | 183 | --- |
| Secado al sol | 160 | 359 |

Consumo medido por períodos de 20 minutos.

degradabilidad de la fibra es la existente entre leguminosas y gramíneas. Las leguminosas son típicamente más digeribles que las gramíneas puesto que tienen menor contenido de fibra; esto no se debe a que su fibra sea más digerible (por el contrario, su degradabilidad es menor dado su mayor grado de lignificación). Las hojas de las gramíneas desarrollan una vena central que les da soporte y rigidez estructural y que hace que sus hojas tengan el doble de fibra que las de las leguminosas, lo que las hace menos digeribles.

En el rumen, el tamaño y la forma de las partículas determinan la velocidad de su degradación por los microorganismos. En general, los rumiantes pasan más tiempo regurgitando y masticando las gramíneas que las leguminosas y más tiempo masticando forrajes maduros que inmaduros (Buxton y Redfean, 1997). Las partículas de leguminosas son a menudo cuboidales en el rumen, mientras que las de gramíneas son alargadas y delgadas. Esto resulta en mayores tasas de pasaje para las partículas de leguminosas, puesto que las partículas filamentosas de los pastos tardan más tiempo en abandonar el rumen.

Debe aclararse que, aunque en las leguminosas la tasa de degradación del FDN potencialmente digerible es más rápida que en gramíneas, éstas tienen en general una mayor proporción del FDN que es potencialmente digerible. Dependiendo de la madurez, los rumiantes digieren del 40 al 50% del FDN de las leguminosas y de 60 al 70% del FDN de las gramíneas de clima templado. La proporción de energía digerible obtenida a partir del FDN varía de 20 a 40% en el caso de las leguminosas (60–80% a partir de solubles celulares) y de 50 a 80% en el caso de las gramíneas (20–50% a partir de solubles celulares). En consecuencia, la mayor parte de la energía digerible en las leguminosas proviene de los solubles celulares y no de la fibra como en las gramíneas.

Barreras físicas y químicas a la degradación de fibra. No toda la fibra vegetal es digerible en el rumen, aún cuando pueda permanecer en él por mucho tiempo. En tallos maduros, hasta dos tercios del FDN y más de la mitad de los polisacáridos estructurales pueden ser indigeribles (Buxton y Casler, 1993). En general, el contenido de lignina de los forrajes ha sido asociado negativamente con la degradabilidad de la fibra y se cree que la lignina actúa como una barrera física a la degradación microbiana de la fibra en el rumen. A su vez, Jung y Allen (1995) sugirieron que la formación de puentes de ferulato entre la lignina y los polisacáridos es un factor adicional que limita la degradación de fibra en el rumen.

La lignina es necesaria para proveer soporte mecánico a las hojas y a los tallos y para conferir fuerza y rigidez a las paredes celulares. Existe además, evidencia de que la lignina y otras sustancias relacionadas confieren a la planta resistencia a enfermedades, plagas, heladas y a otros factores bióticos y abióticos. En consecuencia, existen límites prácticos en cuanto a la extensión en que el contenido de lignina y otros componentes celulares pueden ser reducidos en los forrajes a través de mejoramiento genético. Como corolario, líneas de alfalfa seleccionadas por su menor contenido de lignina crecieron menos vigorosamente y tuvieron menor persistencia en el campo que aquellas seleccionadas por mayor contenido de lignina (Buxton y Casler, 1993).

Además de la lignina, existen otras barreras físicas y estructurales a la degradación de fibra en los forrajes. Las ceras y la cutícula de la epidermis de la hoja restringen el acceso y la colonización de los fragmentos vegetales por los microorganismos del rumen (Wilson y Kennedy, 1996). Así, se observa que los microorganismos del rumen generalmente llegan a las células interiores de los forrajes a través de los estomas,

fracturas en la cutícula, o pegándose a tejidos lesionados.

Un aspecto de interés práctico es el asociado con los cambios en la composición química de forrajes con la madurez. En las primeras etapas de su desarrollo, las células vegetales deben ser capaces de crecer en tamaño (Iiyama *et al.*, 1993). En este estadio, la pared celular recibe el nombre de pared primaria y es capaz de alargarse porque los polímeros de la pared no están ligados entre sí. La pared primaria consiste de varios polisacáridos, incluyendo celulosa, β -glucanos de enlaces mixtos, heteroglucanos, glucuronarabinosilanos y heterosilanos (Moore y Hatfield, 1994), siendo los xilanos más abundantes en las paredes de las gramíneas que en las de las leguminosas. Cuando la célula vegetal deja de crecer e inicia el proceso de maduración, también se inicia la deposición de pared secundaria y el proceso de lignificación.

Al aumentar el estado de madurez la proporción de los componentes de la pared celular de los pastos (celulosa, hemicelulosa y lignina) aumenta, mientras la proporción de contenido celular disminuye (Bruinenberg *et al.*, 2000). Con la madurez, varios tipos de células se lignifican en las gramíneas, mientras que en las leguminosas sólo lo hacen las células del xilema (Wilson, 1993). En las gramíneas, las células secundarias lignificadas pueden ser digeridas si los microorganismos tienen acceso a ellas. En contraste, en las mismas gramíneas, las células lignificadas de la laminilla media y las primarias no son digeribles. A su vez, todas las células lignificadas de las leguminosas son indigeribles (Wilson y Mertens, 1995), probablemente porque el grado de lignificación es más alto en leguminosas que en gramíneas. En consecuencia, las praderas deben ser manejadas para ofrecer al ganado forraje con adecuada madurez. Aún más, con la madurez se observan grandes cambios en la relación hoja – tallo en la mayoría de los forrajes. Como se muestra en la Tabla 4 (página siguiente), los cambios observados en la composición de los pastos a medida que estos maduran están asociados con disminuciones importantes en su digestibilidad, y por ende, en el potencial aprovechamiento que de éstos puedan hacer los rumiantes.

Otro aspecto que ha recibido la atención de los investigadores es el estudio a nivel celular de la influencia de la anatomía de la planta sobre la digestibilidad

Tabla 4. Proporción de fracciones vegetales en dos gramíneas y su digestibilidad (DMS) a diferentes épocas de corte.

| Pasto | Primer corte | Lámina foliar | | Envoltura foliar | | Tallo | |
|---------------------------|--------------|---------------|------|------------------|------|------------|-------|
| | | Proporción | DMS | Proporción | DMS | Proporción | DMS |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 23 abril | 0.67 | 0.79 | 0.21 | 0.81 | ----- | ----- |
| | 29 mayo | 0.27 | 0.70 | 0.19 | 0.65 | 0.29 | 0.65 |
| | 2 julio | 0.20 | 0.66 | 0.13 | 0.58 | 0.35 | 0.44 |
| <i>Lolium perenne</i> | 27 abril | 0.70 | 0.83 | 0.25 | 0.87 | 0.05 | ND |
| | 19 mayo | 0.31 | 0.82 | 0.16 | 0.77 | 0.34 | 0.75 |
| | 11 junio | 0.11 | 0.79 | 0.09 | 0.68 | 0.42 | 0.64 |

Fuente: Terry y Tilley, 1964.

de la fibra (Tabla 5). El esclerénquima, el tejido vascular y algunas veces el parénquima y la epidermis de los tallos son digeridos muy despacio y contienen una proporción sustancial de tejido indigerible. La mayoría de estos tejidos son altamente lignificados.

A su vez, las láminas foliares de los pastos C-3 son más extensamente degradadas que las de los pastos C-4, dado que las primeras tienen más células del mesófilo. En pastos C-3, las células del mesófilo, floema, epidermis y parénquima en empalizada son casi totalmente degradadas. En contraste, las células de la epidermis y la envoltura de los haces vasculares del parénquima en pastos C-4 pueden ser lenta o sólo parcialmente degradadas. La mayor concentración de fibra en pastos C-4 comparados con los C-3, se debe a mayores contenidos de tejido vascular y de parénquima en empalizada.

Wilson y Mertens (1995) presentaron evidencia de que las características anatómicas de las células vegetales de pared gruesa pueden ser una limitante tan importante como la lignina para la degradación de fibra en el rumen. Ellos notaron

que cuando se alteraba la organización de las células la digestibilidad de la fibra mejoraba notablemente. Esto se relaciona con que en células altamente lignificadas, la degradación microbiana parece solamente proceder desde el interior de las mismas y de que, en condiciones normales, el acceso al interior de la célula no es instantáneo, porque muchas de las partículas de fibra no quedan expuestas ni son alteradas durante la masticación.

ESTRATEGIAS PARA OPTIMIZAR LA DEGRADACIÓN RUMINAL

Entre las medidas posibles para mejorar la degradabilidad de los forrajes en sistemas ganaderos se cuenta el mejoramiento genético, el manejo de las praderas, la delignificación mediante el uso de basidiomicetes, el uso de enzimas exógenas y la modificación de la degradación al intervenir en el ecosistema ruminal postingestión:

Mejoramiento genético. A fin de aumentar la degradabilidad de los forrajes, los programas de mejoramiento deben concentrarse en reducir el contenido de

fibra y en aumentar su digestibilidad. Tanto en leguminosas como en gramíneas se ha demostrado que existe variación genética, tanto para la degradabilidad como para el contenido de fibra. Un primer paso debería ser la reducción del contenido de fibra de los forrajes. Siguiendo métodos convencionales de mejoramiento se incrementó entre 3 y 6% la digestibilidad de *Cynodon dactylon*, *Cenchrus ciliaris* y *Digitaria setivalva* (Minson, 1990) y hasta 12% en pasto Bermuda. Así mismo, seleccionando por alto contenido de materia seca y de carbohidratos no estructurales, Hopkins *et al.* (2002), reportaron haber producido una selección de *Lolium multiflorum* de menor contenido de fibra y de mayor digestibilidad que el cultivar comercial.

En estudios a nivel molecular con maíz, sorgo y millo perlado se han identificado mutaciones a nivel de un solo gen (nervadura café) que afectan la composición, degradabilidad y concentración de la fibra. Estos mutantes son recesivos de heredabilidad simple, fácilmente identificables por el color café de sus tallos y de la vena central de la hoja; poseen un tipo de lignina condensada, con más enlaces entre sí, y que es más soluble que la lignina normal. La digestibilidad de los mutantes es mayor que la de los genotipos normales, lo que obedece a una mayor degradabilidad de las células del esclerénquima y de la envoltura de los haces vasculares (Akin y Chesson, 1989). Mediante la introducción de esta mutación, se han logrado incrementos en las digestibilidades y en el consumo de materia seca del orden de 10 al 30% (Colebrander *et al.*, 1978; Cherney *et al.*, 1991). En Colombia, CORPOICA está actualmente realizando la evaluación

Tabla 5. Tejidos vegetales y su digestibilidad.

| Tejido | Función | Digestibilidad | Comentarios |
|--------------------------|---------------------------|-----------------------|--|
| Mesófilo | Contiene los cloroplastos | Alta | Pared delgada, sin lignina. Vagamente dispuesto en leguminosas y pastos C-3. |
| Parénquima | Metabólica | Moderada a alta | En la venas de las hojas en pastos y leguminosas; en la envoltura de la hoja y tallos de los pastos y en el pecíolo y tallo de las leguminosas. Altamente digerible cuando inmadura. |
| Colénquima | Estructural | Moderada a alta | En hojas y tallos de leguminosas. Pared gruesa, no lignificada. |
| Parénquima en empalizada | Contiene los cloroplastos | Moderada a alta | Rodea al tejido vascular en las láminas foliares de pastos C-4. Paredes moderadamente gruesas y débilmente lignificadas. |
| Fibra del floema | Estructural | Moderada | En los pecíolos y tallos de las leguminosas. A menudo no se lignifica. |
| Epidermis | Cobertura | De baja a alta | Pared exterior engrosada, lignificada y cubierta con cutícula y capa cerosa. |
| Tejido vascular | Vascular | De ninguna a moderada | Comprende al floema y al xilema. El mayor contribuyente a la fracción indigerible. |
| Esclerénquima | Estructural | De ninguna a baja | Hasta 1200 mm de largo y 5 – 20 mm de diámetro, gruesa, lignificada. |

Fuente: Buxton y Redfearn, 1997

agronómica de una colección de sorgos entre los cuales se encuentran algunos que presentan esta mutación y/o alto contenido de azúcares solubles (Bernal, J., comunicación personal).

En el Reino Unido, el mejoramiento en raigrás (*Lolium perenne*) se ha dirigido a conseguir genotipos con altos contenidos de azúcares, con cuya incorporación Miller *et al.* (2001) reportaron aumentos en el consumo y degradabilidad de la MO, en la eficiencia de uso de N y en la producción de leche (Tabla 6). Es importante resaltar el aumento en la eficiencia de utilización del nitrógeno como respuesta a una mayor disponibilidad de energía en el rumen y al aumento concomitante del crecimiento microbiano. Esto se relaciona con la presencia de carbohidratos de rápida fermentación en el rumen, lo que permite que los aminoácidos tomados por los microorganismos se incorporen como proteína microbiana. Por el contrario, cuando no existe suficiente energía bajo la forma de ATP, los aminoácidos se usan como fuente de energía, lo que genera acumulación de amonio en el rumen (Nocek y Rusell, 1998; Kingston-Smith y Theodorou, 2000). Una vez absorbido a través de la pared ruminal, gran parte de este amonio se elimina a través de la orina o la leche, después de su conversión a urea en el hígado.

El mayor impacto de los cambios en la digestibilidad de forrajes sobre los requerimientos de proteína se asocia con cambios en la necesidad de Proteína metabolizable para mantenimiento (PM_M). Dentro de los sistemas de nutrientes del NRC (1984, 1985), el SCIRO (1990) y el CNCPS (Fox *et al.*, 1992), se estima que la pérdida diaria de proteína en las heces o Proteína metabólica fecal (PM_F), uno de los mayores contribuyentes a la PM_M , está directamente asociada con la digestibilidad de la dieta mediante la fórmula: $PMF = 0,09 \times \text{materia seca (MS) indigerible de la dieta}$. Dicho efecto se demuestra en la Figura 4, en la que se calcularon los requerimientos de PM_M para un animal de 450 kg consumiendo el 2% de su peso de dietas con diferentes digestibilidades. El gran cambio en el requerimiento de PM_M que se ve en la Figura 4 está enteramente asociado a cambios en el valor de PMF, dado que las pérdidas urinarias y endógenas de proteína (que sumadas a las pérdidas fecales determinan el requerimiento de PM_M), no se relacionan con la digestibilidad de la dieta sino con el peso vivo del animal.

Tabla 6. Parámetros productivos de vacas lecheras que consumieron raigrás con altos contenidos de azúcares en la etapa final de la lactancia.

| Parámetro productivo | Raigrás alto en azúcar | Control |
|--|------------------------|-------------------|
| Consumo total de MS, kg·día ⁻¹ | 15,1 | 14,2 |
| Digestibilidad de la MS | 0,71 ^a | 0,64 ^b |
| Digestibilidad del FDN | 0,70 ^a | 0,63 ^b |
| Digestibilidad de la proteína | 0,61 | 0,58 |
| Consumo de N, g·día ⁻¹ | 280 | 290 |
| Excreción de N en la orina, g·día ⁻¹ | 71 ^b | 100 ^a |
| Excreción de N en las heces, g·día ⁻¹ | 110 | 121 |
| Excreción de N en la leche, g·día ⁻¹ | 83 ^a | 68 ^b |
| Producción de leche, kg·día ⁻¹ | 15,3 ^a | 12,6 ^b |

Fuente: Miller *et al.*, 2001. a, b, medias diferentes estadísticamente ($P < 0,05$).

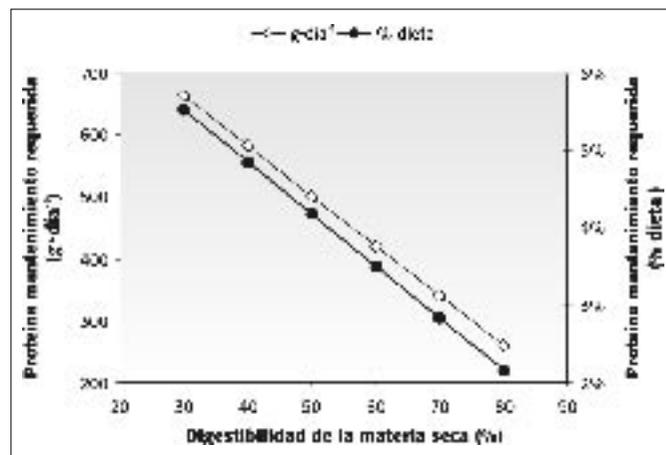


Figura 4. Requerimientos de proteína para el mantenimiento de un animal de 450 kg de peso que consume dietas con diferente digestibilidad al 2% de su peso vivo (Fox *et al.*, 1992).

Manejo de praderas. Desde el punto de vista del manejo de praderas, el problema de la baja degradabilidad de los forrajes tiene que ver con la frecuencia del pastoreo, las prácticas de fertilización, el uso de sistemas silvopastoriles y la renovación de praderas degradadas:

Frecuencia de pastoreo: Como se discutió anteriormente, al aumentar el estado de madurez de las gramíneas, crece el contenido de los componentes de la pared celular (celulosa, hemicelulosa y lignina), mientras que el contenido de proteína y la digestibilidad de la materia seca disminuyen. Es necesario establecer, bajo las condiciones de manejo del productor, en cuáles frecuencias de pastoreo se obtiene un forraje de óptima digestibilidad sin comprometer la dinámica de los nutrientes de reserva de los pastos, su capacidad de rebrote y la longevidad de la pradera.

Fertilización: Uno de los efectos de la fertilización es el aumento en la pro-

ductividad de biomasa de las praderas. Como se discutió anteriormente, una disponibilidad de biomasa adecuada en las praderas se relaciona directamente con el consumo voluntario de los rumiantes en pastoreo por la facilidad de prensión, el tamaño de bocado y la cosecha de forraje. Adicionalmente, la fertilización induce cambios en la composición química del forraje, asociados por lo general con aumentos en la digestibilidad. Mejoras en la fertilidad del suelo sobre la calidad nutricional de *D. ovalifolium*, fueron demostradas por Schmidt *et al.* (2001) en una colección núcleo de 18 accesiones de esta leguminosa que fue evaluada en seis sitios contrastantes de Colombia bajo dos niveles de fertilización. En este estudio, el contenido de fibra varió considerablemente entre los diferentes sitios (Figura 5), con el contenido (g·kg⁻¹ de MS) de FDN variando de 438 a 523 y el de FDA de 292 a 424. Dependiendo del sitio, también se observaron diferencias

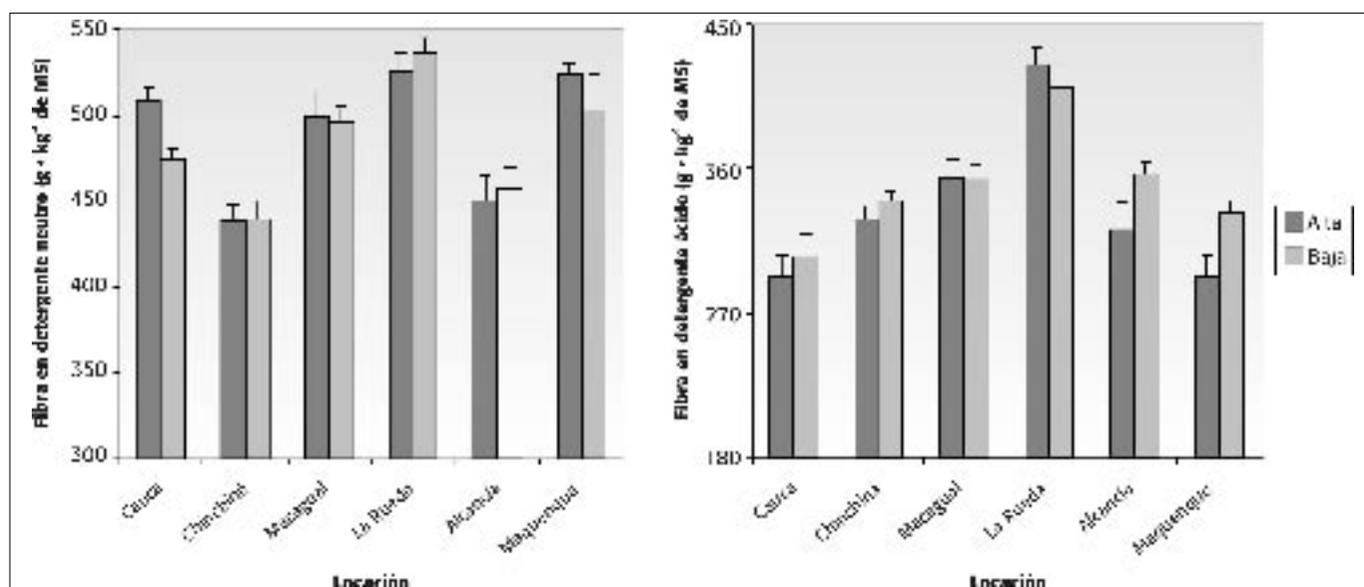


Figura 5. Interacción genotipo x ambiente en una colección núcleo de *Desmodium ovalifolium*: Cambios en el contenido de fibra (FDN y FDA) en plantas crecidas en seis diferentes sitios en Colombia bajo dos esquemas de fertilización (alta y baja). Cauca = El Melcho, Cauca, laderas secas; Chinchiná = La Romelia (CENICAFE), Chinchiná, Caldas, laderas húmedas; Macagual = Macagual (CORPOICA), Caquetá, trópico húmedo; La Rueda = La Rueda, trópico húmedo y Alcanía y Maquenque = Carimagua (CORPOICA), sabana bien drenada. Fuente: Schmidt *et al.*, 2001.

en el contenido de fibra como respuesta a los niveles de fertilización aplicados. Estos cambios en los contenidos de fibra, proteína y en la estructura molecular y contenido y de los taninos condensados (Barahona, 1999), llevaron a grandes diferencias en la digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS) de esta leguminosa. Así, durante la época de verano, la DIVMS promedio varió entre 32,6% para las plantas sembradas sin aplicación de fertilizante en La Rueda, Caquetá (ultisol, baja fertilidad, bajo pH y alta saturación de aluminio) hasta 55,9% cuando las mismas accesiones fueron sembradas con alta fertilización (50, 50, 20 y 500 kg·ha⁻¹ de P, K, S y cal dolomita, respectivamente) en Maquenque (Carimagua, departamento del Meta; oxisol con baja fertilidad y pH, y alta saturación de aluminio). En ese último sitio, con baja fertilización (10, 20, 5 y 150 kg·ha⁻¹ de P, K, S y cal dolomita, respectivamente), la DIVMS promedio observada fue de tan sólo 40,4%.

Sistemas silvopastoriles: La presencia de árboles en la pradera induce cambios en la composición química de los pastos acompañantes debido a efectos de sombra y de disponibilidad de nutrientes, incluyendo el agua. El efecto de sombra se asocia con la menor temperatura de crecimiento generada por la presencia del árbol, el cual genera un microclima favorable para la acumulación de nutrientes en los pastos. El impacto de la temperatura de crecimiento sobre la

calidad de los pastos fue sugerido por Minson y McLeod (1970) para explicar porqué los pastos tropicales son, en promedio, 13% menos digestibles que los de clima templado, efecto que se atribuye a diferencias en estructuras anatómicas (Tabla 5) asociadas con diferentes vías fotosintéticas y a las mayores temperaturas a las que normalmente crecen los pastos tropicales (Minson, 1990; Humphreys, 1991).

Otro efecto importante de los árboles en los sistemas silvopastoriles (SSP), es el asociado al ciclaje y disponibilidad de nutrientes para los pastos acompañantes. Debido a su sistema radicular más profundo, los árboles pueden extraer nutrientes de horizontes más profundos del suelo de lo que normalmente pueden hacerlo las gramíneas y leguminosas herbáceas. Adicionalmente, en el caso de los árboles y arbustos leguminosos, existen mejoras en la fertilidad de suelo asociadas con su capacidad de fijación simbiótica de nitrógeno (Brewbaker, 1986), lo que resulta en mejor calidad nutricional de la gramínea asociada. Muchos autores han reportado incrementos en el contenido de proteína en gramíneas asociadas con árboles comparadas con aquellas creciendo en monocultivo (Bronstein, 1984, Rodríguez, 1985, CORPOICA 2001b). Sin embargo, menor atención han recibido los cambios en contenido de fibra y lignina en pastos asociados a SSP. Como se muestra en la Tabla 7, los cambios en contenido de fibra en pastos asociados

a SSP, pueden llegar a ser muy significativos. Esto parece depender de la interacción específica entre el árbol y la gramínea y podría estar asociado a competencia por luz, agua y nutrientes entre los árboles y las gramíneas.

Renovación de praderas degradadas: Una de las grandes limitaciones a la óptima eficiencia de los sistemas de producción ganadera del trópico, es la degradación del recurso suelo que se manifiesta como desmejoramiento de su estructura. Dicho proceso está asociado a reducciones en: a) el área de toma de nutrientes, agua y anclaje de las especies vegetales, b) la tasa de infiltración del agua y el intercambio gaseoso, c) el desarrollo radicular de los forrajes, y d) la actividad de la flora y fauna del suelo. Como solución a este problema, se ha venido recomendando la práctica de renovación de praderas (Cuesta y Gómez, 2002; Cuesta y Mila, 2002; Lozano, 2002; Rincón *et al.*, 2002), que tiene por objeto mejorar las condiciones físico-químicas del suelo, optimizar el flujo de agua y aire en el suelo y promover el crecimiento y desarrollo vigoroso de las especies forrajeras. Como se muestra en la Figura 6, en praderas de kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) con el mejoramiento de las condiciones de crecimiento subsiguientes a la renovación de la pradera, la biomasa producida fue de mayor calidad (Cuesta y Mila, 2002; Cuesta y Báez, 2003). Por ejemplo, el contenido de fibra fue en promedio

Tabla 7. Valor nutritivo de pastos en sistemas a cielo abierto o asociados con árboles en sistemas ganaderos silvopastoriles.

| Tratamiento | Proteína cruda | FDN | FDA | Lignina | DIVMS |
|--|----------------|-------|-------|---------|-------|
| Finca El Carmen (Valledupar, Cesar, 1999) ^a | | | | | |
| Guinea a cielo abierto | 8.11 | 68.6 | 42.5 | 11.7 | 53.1 |
| Guinea asociada con Algarrobbillo | 9.83 | 64.9 | 39.2 | 10.5 | 63.1 |
| Refocosta (Pivijay, Magdalena, verano de 1999) ^a | | | | | |
| Guinea a cielo abierto | 5.03 | ----- | 41.6 | ----- | 42.2 |
| Guinea asociado con Eucalipto | 6.48 | ----- | 40.7 | ----- | 39.4 |
| Guinea asociado con Roble | 6.04 | ----- | 39.3 | ----- | 43.7 |
| Trópico de altura ^b | | | | | |
| Kikuyo a cielo abierto | 9.7 | 71.9 | ----- | 5.7 | ----- |
| Kikuyo asociado con Aliso | 12.9 | 70.4 | ----- | 4.4 | ----- |
| Trópico bajo ^b | | | | | |
| Colosuana a cielo abierto | 4.9 | 65.6 | 37.2 | 6.8 | ----- |
| Colosuana asociado <i>L. leucocephala</i> | 6.0 | 63.9 | 33.9 | 6.1 | ----- |

Fuentes: a = CORPOICA, 2001b; b = Dr. Diego Chamorro, comunicación personal.

3,5% menor que en praderas sin renovar (50,3 y 53,8%, respectivamente). Esas diferencias en el contenido de fibra, y los cambios obtenidos en la composición florística de la pradera debido a la inclusión de materiales forrajeros de mayor degradabilidad al momento de la renovación, contribuyeron a que las praderas renovadas produjeran más leche/día⁻¹ que las praderas testigo (Figura 6). Así, mientras que en Chiquiquirá (Boyacá) y Guachucal (Nariño) con las praderas testigo se obtuvieron producciones (L de leche/día⁻¹) de 8,55 y 21,2, respectivamente, en las praderas renovadas los mismos

animales produjeron 18,1 y 13,6% más de leche (10,1 y 24.1 L/día⁻¹).

Delignificación mediante el uso de basidiomicetes. En la naturaleza, la lignina es degradada por varios grupos de organismos, entre los cuales los basidiomicetes son uno de los grupos más activos. Dos familias de enzimas juegan un papel importante en este proceso: fenol oxidasas (lacazas) y peroxidasas (Sun y Cheng, 2002; Mayer y Staples, 2002). El uso de basidiomicetes para delignificar forrajes ha recibido renovado interés (McSweeney *et al.*, 1999) por los incre-

mentos logrados en digestibilidad y contenido de proteína. Así, en trabajos iniciales, Agossin y Odier (1985) lograron duplicar la digestibilidad *in vitro* de paja de trigo (38 vs. 68%) mediante el uso de cepas de *Dichomitus squaleus* y *Cyathus stercoreus*. Por otra parte, el crecimiento del hongo *Coprinus fimitarius* sobre residuos fibrosos tratados con urea resultó en un incremento de 700% en el contenido de aminoácidos comparado con el uso exclusivo de urea (Singh *et al.*, 1989). Aumentos similares en el contenido de aminoácidos fueron demostrados con el hongo *Chaetomium cellulolyticum* (Gao *et al.*, 1997). Usando resonancia magnética nuclear para analizar la secuencia de eventos ocurrida durante la delignificación de *Cynodon dactylon* por *Ceriporiopsis subvermisporea* y *Cyathus stercoreus*, Gamble *et al.* (1994), reportaron que aún cuando estos hongos prefieren degradar lignina, también consumirán carbohidratos una vez el tejido ha sido delignificado, lo cual hace que sea importante detener el proceso en el momento adecuado para evitar pérdidas de materia seca digestible para los rumiantes.

Uno de los problemas con este proceso es que estimula el crecimiento de bacterias de la pudrición, lo que deteriora el producto resultante. Para corregirlo, estudios dirigidos al escalamiento de estas tecnologías a nivel del productor han sugerido hacerlo en dos etapas, combinando el proceso de fermentación al estado sólido con el de ensilaje. Usando

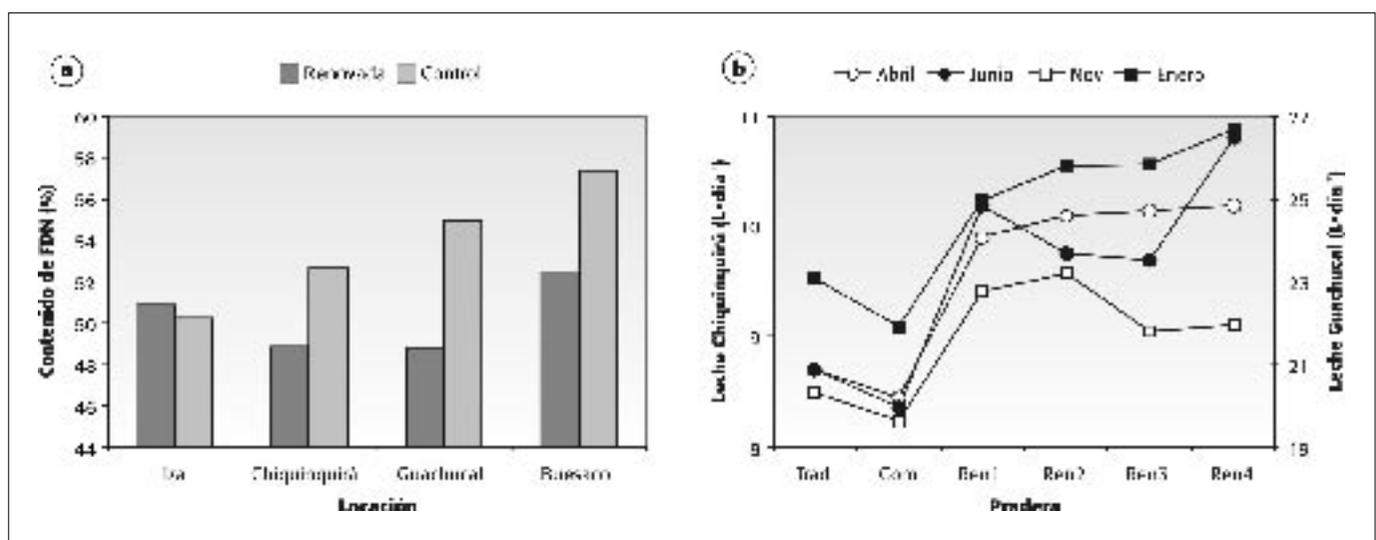


Figura 6. Efecto de la renovación de praderas sobre la digestibilidad y la producción láctea: a) Contenido de fibra (FDN) en pasto Kikuyo de praderas renovadas y sin renovar (control) en cuatro localidades del trópico alto colombiano [Iza y Chiquiquirá (Boyacá); Guachucal y Buesaco (Nariño)] y b) Producción de leche en vacas pastoreando las praderas control (Trad y Com) y las renovadas (Ren1 y Ren4) en Chiquiquirá, Boyacá (hato de baja producción) y Guachucal, Nariño (hato de alta producción). Fuente: Cuesta y Mila, 2002; Cuesta y Báez, 2003.

este proceso, Yang *et al.* (2001) lograron aumentar el contenido de proteína de la paja de maíz de 6,7 a 14,7% y reducir el contenido de fibra (21% de hemicelulosa y 38% de celulosa, respectivamente), produciendo un forraje de buen contenido de proteína y mayor digestibilidad.

Uso de enzimas exógenas. Una práctica de gran potencial para aumentar la degradabilidad de la fibra es la adición de enzimas exógenas (celulasas y hemicelulasas), ya sea a la dieta de los rumiantes o durante el proceso de ensilaje. A pesar de que existen reportes de que el uso de enzimas exógenas no genera aumentos en la productividad animal (Kopečný, *et al.*, 1987; Chen *et al.*, 1995; Beauchemin *et al.*, 2000), existen muchos otros reportes en donde su uso en ensilajes o aplicación directa en la dieta dan como resultado importantes aumentos en producción de leche o de carne en rumiantes (Beauchemin *et al.*, 1995; Feng *et al.*, 1996; Yang *et al.*, 1998; Lewis *et al.*, 1999; Schingoethe *et al.*, 1999; Kung *et al.*, 2000).

Aunque inicialmente se pensó que la actividad proteolítica del rumen resultaría en la desactivación de las enzimas exógenas agregadas al rumen, existe evidencia de que las CMCasas y las xilanasas pueden permanecer activas en el rumen por períodos significativos de tiempo (Hristov *et al.*, 1998). Las enzimas

exógenas probablemente actúan liberando azúcares reductores (Beauchemin y Rhodes, 1996) y pueden aumentar la actividad de las xilanasas y las celulasas del líquido ruminal. El modelo de acción más probable para explicar los efectos benéficos de la adición de enzimas, es que estas trabajan sinérgicamente con la microbiota del rumen, lo que dependería de que la actividad enzimática exógena agregada fuera diferente a la ya existente en el rumen (Krause *et al.*, 2003).

Ninguna o muy poca de la investigación con enzimas se ha desarrollado en el trópico, y dadas las diferencias en contenido de fibra y su distribución espacial en forrajes tropicales comparados con los de clima templado, es necesario medir el efecto de la adición de enzimas exógenas sobre la degradabilidad de pastos y leguminosas tropicales, a fin de evaluar el posible impacto de esta tecnología en las condiciones de nuestros sistemas de producción. Además del mayor contenido de fibra, es preciso conocer cómo la presencia de metabolitos secundarios altera la efectividad de estas enzimas. Por ejemplo, Theodorou *et al.* (2000) reportaron que la presencia de taninos condensados resulta en dramáticas reducciones en la actividad *in vitro* de diferentes enzimas fibrolíticas (Figura 7). Adicionalmente, al comparar entre enzimas, es evidente que las CMCasas y las xilanasas difie-

ren en su susceptibilidad a la inhibición por taninos, siendo las últimas mucho más susceptibles (Figura 7). Otros autores han reportado similares observaciones (Salawu *et al.*, 1998), lo que explica parcialmente porqué entre los polisacáridos no amiláceos de las leguminosas tropicales, la xilosa es una de las fracciones de menor digestibilidad (Barahona *et al.*, 2003; Tabla 8).

Modificación post ingestión de la degradación de forrajes. La habilidad de los rumiantes para convertir alimentos de baja calidad en proteína de alta calidad se basa en que los microorganismos del rumen sintetizan y secretan un complejo de β -1-4 celulasas que permiten la hidrólisis de las paredes celulares de los forrajes.

Cuatro grandes factores afectan la degradabilidad de la fibra en los rumiantes: 1) la estructura de la planta y su composición, que regula el acceso bacteriano a los nutrientes; 2) la naturaleza y las densidades de población de los microorganismos fibrolíticos predominantes; 3) factores microbianos que controlan la adhesión al sustrato y su hidrólisis por complejos de enzimas hidrolíticas; y 4) factores animales que aumentan la disponibilidad de nutrientes a través de la masticación, salivación y cinética de la digesta (Varga y Kolber, 1997). El aumento de la degradabilidad

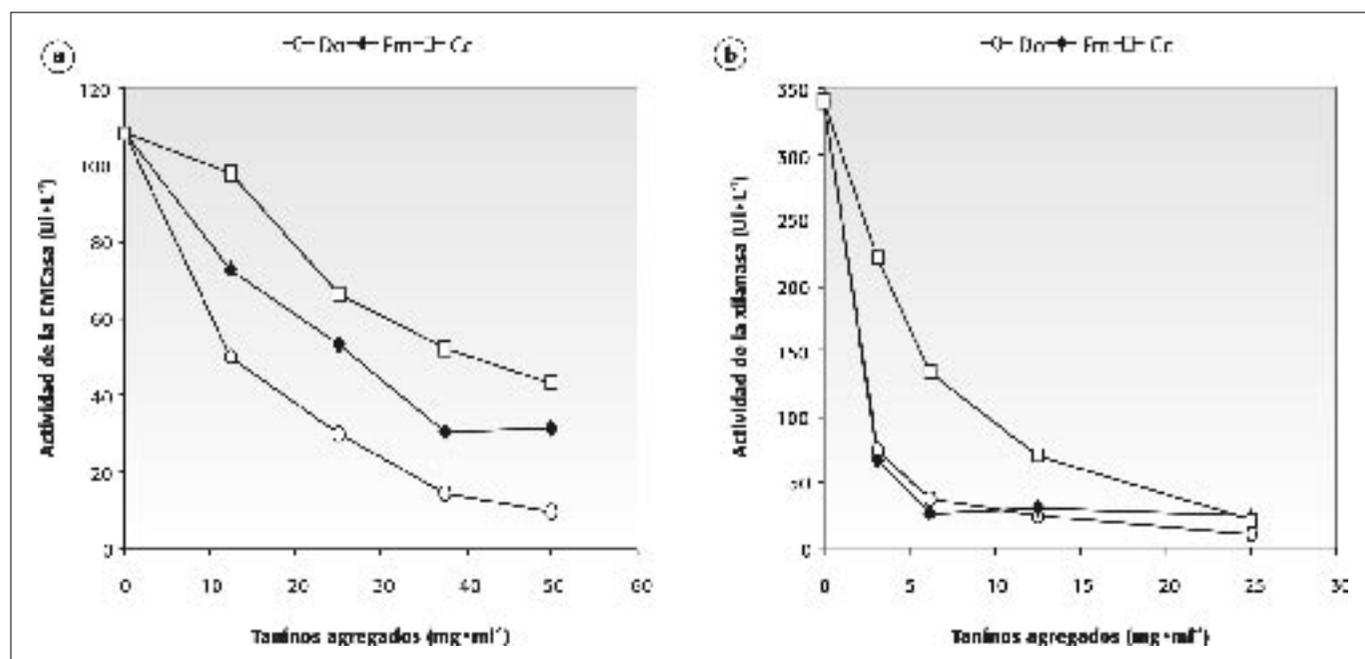


Figura 7. Actividad de las CMCasas (a) y xilanasas (b) de *Neocallimastix hurleyensis* en la presencia de diferentes concentraciones de taninos condensados extraídos de hojas maduras de tres leguminosas tropicales. Do = *Desmodium ovalifolium* ○; Fm = *Flemingia macrophylla* ◆; Cc = *Calliandra calothyrsus* □ (Theodorou *et al.*, 2000).

Tabla 8. Contenido y pérdida (digestibilidad) *in vitro* de polisacáridos no amiláceos (PNA) en tres leguminosas tropicales del género *Leucaena* (Barahona *et al.*, 2003).

| Constituyente | L. leucocephala | L. pallida | L. macrophylla | L. leucocephala | L. pallida | L. macrophylla |
|-----------------|---|--------------------|--------------------|---|------------------|------------------|
| | Contenido de PNA (g·kg ⁻¹ de MS) | | | Pérdida PNA (g·kg ⁻¹ de constituyente) | | |
| Ramnosa | 6.5 ^a | 3.9 ^b | 0.0 ^c | 774 ^a | 794 ^a | ---- |
| Arabinosa | 10.3 ^b | 9.5 ^b | 17.2 ^a | 578 ^a | 578 ^a | 52 ^b |
| Xilosa | 5.5 ^b | 4.6 ^b | 29.2 ^a | 206 ^b | 509 ^a | 49 ^b |
| Manosa | 2.8 | 2.9 | 3.4 | 488 ^a | 410 ^a | -79 ^b |
| Galactosa | 11.6 | 11.2 | 10.6 | 564 ^a | 530 ^a | 180 ^b |
| Glucosa | 37.8 ^b | 45.9 ^b | 86.9 ^a | 610 ^a | 690 ^a | 305 ^b |
| Ácidos urónicos | 45.6 ^a | 47.5 ^a | 35.7 ^b | 944 ^a | 678 ^b | 666 ^b |
| Total PNA | 120.1 ^b | 125.5 ^b | 183.0 ^a | 717 ^a | 653 ^a | 297 ^b |

El contenido de componentes del PNA fue determinado pre y post incubación *in vitro* con microorganismos del rumen. En cada fila y dentro de cada categoría (contenido o pérdida), las medias con diferente superíndice (a o b) son estadísticamente diferentes ($P < 0,05$).

de la fibra depende de nuestro entendimiento de estos factores.

Las mayores bacterias fibrolíticas incluyen *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus flavefaciens* y *Ruminococcus albus*. En general, las bacterias fibrolíticas tienden a degradar las estructuras más fácilmente digestibles como las células del mesófilo, aunque *F. succinogenes* digiere células del parénquima en empalizada, las paredes celulares de la epidermis y el esclerénquima. Los hongos anaeróbicos del rumen (8% de la biomasa microbiana del rumen), juegan un papel muy importante en la degradación de fibra, puesto que penetran tanto la cutícula como las paredes celulares de tejidos lignificados (Bauchop, 1979).

Debe reconocerse que nuestro conocimiento de la diversidad genética de los microorganismos en el rumen es deficiente (McSweeney *et al.*, 1999). Sin embargo, con el advenimiento de métodos moleculares más avanzados, es ahora posible caracterizar un poco más esa biodiversidad y monitorear la dinámica de diferentes poblaciones de microorganismos en el rumen. Esta caracterización es necesaria para identificar microorganismos con potencial para actuar como probióticos o que sean la fuente de enzimas fibrolíticas de mayor actividad que las encontradas hasta el momento.

Composición de la pared celular

Un área de investigación en donde se deben aún se debe realizar mucho trabajo, es la relacionada con las técnicas de determinación del contenido de fibra en forrajes (Jung, 1997). Esto porque los métodos de determinación del contenido de fibra más utilizados por los investigadores (i.e. los gravimétricos, FDN, FDA,

basados en VanSoest, 1963) pueden arrojar pérdidas variables de uno o más componentes de los polisacáridos no amiláceos (Low, 1985). A su vez, el sistema de detergente empleado resulta inadecuado para la determinación del contenido de fibra en forrajes con alto contenido de taninos, puesto que los taninos y otros compuestos fenólicos forman complejos con la fibra, que son insolubles en los detergentes neutro y ácido (Makkar *et al.* 1995; 1997). Por el contrario, con las técnicas que miden el contenido de los monómeros individuales, se elimina la sub y/o sobrestimación del contenido de fibra (Longland y Low, 1989).

Una técnica que debería usarse más en los laboratorios de nutrición de rumiantes es la de Englyst y Cummings (1984), un método cromatográfico para medir el contenido de azúcares neutros de los polisacáridos no amiláceos (PNA). Usando esta técnica, Barahona *et al.*, (2003) reportaron grandes diferencias en el contenido y composición de los PNA de varias leguminosas tropicales y su digestibilidad. Para ilustrar estas diferencias, en la Tabla 8 se incluyen el contenido y la pérdida (digestibilidad) *in vitro* de los monosacáridos de tres leguminosas tropicales del género *Leucaena*. Al comparar entre especies, se observa que el contenido y digestibilidad de los PNA fue muy similar entre *L. leucocephala* y *L. pallida*. Por el contrario, el contenido de PNA fue significativamente mayor y la pérdida de PNA más baja en *L. macrophylla*. Cabe anotar que las dos primeras leguminosas tienen alto contenido de taninos, mientras que en *L. macrophylla* no se detectó la presencia de estos metabolitos secundarios. El constituyente de menor digestibilidad fue la xilosa, mientras que

ramnosa y los ácidos urónicos fueron los constituyentes de mayor digestibilidad. Estos resultados sugieren la necesidad de avanzar en la caracterización del contenido y composición de PNA en los recursos forrajeros tropicales y de identificar cuales son los factores que inciden en su digestibilidad.

Conclusiones y recomendaciones

La degradación de las paredes celulares vegetales por los rumiantes reviste gran importancia económica tanto en los países en desarrollo como en los desarrollados. Sin embargo, en el rumen este proceso no es totalmente eficiente, como lo demuestra el hecho de poder recobrar fibra en las heces que aún es fermentable. La degradabilidad de la fibra es menor en forrajes tropicales que en los de clima templado, pero existen varias estrategias de manejo que permiten aumentar dicha degradabilidad. Las rotaciones de potreros, la fertilización, la renovación de praderas degradadas y las prácticas silvopastoriles aparecen como estrategias de primer nivel y disponibilidad inmediata, con las que el productor colombiano (y el del trópico en general) puede empezar a disminuir el problema de la baja degradabilidad de la fibra en nuestros forrajes.

Sin embargo, en muchas áreas, se necesita aún de mucha investigación y desarrollo, a fin de generar productos y/o nuevas estrategias de manejo que permitan aumentar la disponibilidad de energía a los bovinos en nuestros sistemas de producción. Entre éstas, cabe mencionar el mejoramiento genético de los pastos a fin de producir materiales con mayores contenidos de carbohidratos solubles o menores contenidos de

lignina y/o fibra. Un área que ha venido recibiendo interés en CORPOICA es la identificación de hongos ruminales con capacidades superiores de producción de enzimas fibrolíticas, con cuya adición en las dietas se prevé mejorar la degradabilidad de forrajes conservados en ensilajes y henolajes. Asimismo, con la identificación de microorganismos de mayor actividad fibrolítica, se pueden generar inóculos que faciliten la degradabilidad de fibra, especialmente en animales sometidos a algún estrés, como el destete o el cambio de dieta a una de mayor contenido de fibra. Sin duda, la aplicación exitosa de éstas y otras tecnologías permitirá asegurar la sostenibilidad y competitividad de nuestros productores ante las actuales perspectivas de globalización de los mercados mundiales.

BIBLIOGRAFÍA

- Agosin, E. y Odier, E. 1985.** Solid-state fermentation, lignin degradation and resulting digestibility of wheat straw fermented by selected white-rot fungi. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 21, 397-403.
- Akin, D. E. y Chesson, A. 1989.** Lignification as the major factor limiting forage feeding value especially in warm conditions. In: *Proc. 16th Int. Grassl. Congr.*, 4-11 October 1989, Nice, France (Desroches, R., ed.), pp. 1753-1760. Assoc. Française pour la Production Fourragère, Nice, France.
- Barahona, R. 1999.** Condensed tannins in tropical forage legumes: their characterization and study of their nutritional impact from the standpoint of structure-activity relationships. Ph.D. Thesis, Department of Agriculture, The University of Reading, 353 pp.
- Barahona, R., Lascano, C.E., Cochran, R.C., Morril, J.L. y Titgemeyer, E.C. 1997.** Intake, digestion, and nitrogen utilization by sheep fed tropical legumes with contrasting tannin concentration and astringency. *Journal of Animal Science*, 75: 1633-1640.
- Barahona R., Lascano C.E., Narváez N., Owen E., Morris P. y Theodorou M. K. 2003.** In vitro degradability of mature and immature leaves of tropical forage legumes differing in condensed tannin and non-starch polysaccharide content and composition *Journal of the Science of Food and Agriculture*, Volume 83, Issue 12, 1256-1266.
- Bauchop, T. 1979.** Rumen anaerobic fungi of cattle and sheep. *Applied and Environmental Microbiology*. 38: 148-158.
- Beauchemin, K.A. y Rode, L.M. 1996.** Use of feed enzymes in ruminant nutrition. In: *Animal Science Research and Development - Meeting Future Challenges* (Rode, L.M., Ed.), pp. 103-131. Minister of Supply and Services Canada, Ottawa, ON.
- Beauchemin, K. A., Rode, L. M., Maekawa, M., Morgavi, D. P. y Kampen, R. 2000.** Evaluation of a nonstarch polysaccharidase feed enzyme in dairy cow diets. *Journal of Dairy Science*, 83: 543-553
- Beauchemin, K. A., Rode, L. M. y Sewalt, V.J.H. 1995.** Fibrolytic enzymes increase fiber digestibility and growth rate of steers fed dry forages. *Canadian Journal of Animal Science*, 75: 641-644.
- Brewbaker, J.L. 1986.** Leguminous trees and shrubs for Southeast Asia and the South Pacific. In: G. J. Blair, D. A. Ivory, and T. R. Evans (eds.). *Forages in Southeast Asia and South Pacific Agriculture. Proceedings of an international workshop held at Cisarua, Indonesia, ACIAR*, pp. 43.
- Bronstein, G.E.** Producción comparada de una pastura de *Cynodon nlemfluensis* asociada con árboles de *Erythrina poeppigiana* y sin árboles. Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. UCR-CATIE, 110 p.
- Bruinenberg, M. H., Valk, H., Korevaar, H. y Struik P. C. 2000.** Factors affecting digestibility of temperate forages from semi natural grasslands: a review. *Grass and Forage Science*, 57: 292-301.
- Buxton, D. R. y Casler, M. D. 1993.** Environmental and genetic effects on cell wall composition and digestibility. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility* (Jung, H. G., Buxton, D. R., Hatfield, R. D. & Ralph, J., eds.), pp. 685-714. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Buxton, D. R. y Redfearn, D. D. 1997.** Plant limitations to fiber digestion and utilization. Conference: New Developments in Forage Science Contributing to Enhanced Fiber Utilization by Ruminants. *Journal of Nutrition*, 127: 814S-818S.
- Canale, C. J., Abrams, S. M., Muller, L. L., Kjølgaard, W. J. y Anderson, P. M. 1987.** *Journal of Dairy Science*, 70, Supl. 1: 139
- Carulla, J.E. 1994.** Forage intake and N utilization by sheep as affected by condensed tannins. Ph.D. Dissertation, University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, USA.
- Chen, K. H., J. T. Huber, J. Simas, C. B. Theurer, P. Yu, S. C. Chan, F. Santos, Z. Wu, R. S. Swingle y E. J. DePeters. 1995.** Effect of enzyme treatment or steam-flaking of sorghum grain on lactation and digestion in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 78: 1721-1727.
- Cherney, J.H., Cherney, D.J.R., Akin, D.E. y Axtell, J.D., 1991.** Potential of mid-rib, low-lignin mutants for improving forage quality. *Advances in Agronomy*, 46: 157-198.
- Chesson, A., Gordon A. H. y Lomax, J. A. 1983.** Substituent groups linked by alkalilabile bonds to arabinose and xylose residues of legume, grass and cereal straw cell walls and their fate during digestion by rumen organisms. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 34: 1330-1340.
- Colenbrander, V.F., Letchenberg, V.L. y Bauman, L.F. 1978.** Digestibility and feeding value of brown midrib corn stover silage. *Journal of Animal Science*, 37: 294-295
- Conrad, H. R., Pratt, A. D. y Jibbs, J. W. 1964.** Regulation of feed intake in dairy cows. I. Change in importance of physiological factors with increasing digestibility. *Journal of Dairy Science*, 47: 54-62
- CORPOICA. 2001a.** Plan de Modernización de la Ganadería Bovina Colombiana: Resumen de resultados del componente de investigación 1996- 2000, Parte I, Recursos Forrajeros.
- CORPOICA. 2001b.** Plan de Modernización de la Ganadería Bovina Colombiana: Resumen de resultados del componente de investigación 1996- 2000, Parte I, Silvopastoreo.
- CSIRO. 1990.** Feeding standards for Australian livestock. CSIRO Publications, East Melbourne, Australia.
- Cuesta M., P. A. y Báez D., F. 2003.** Manejo y productividad de praderas renovadas en el Trópico Alto. En: *Renovación de Praderas y Utilización de Ensilajes en el Trópico Alto. Resultados Finales Guachucal y Buesaco, Nariño*, 17 y 19 de Julio del 2003. pp 31-55
- Cuesta M., P. A. y Gómez M., P. E. 2002.** Renovación, manejo y productividad de praderas del Piedemonte Amazónico. En: *Manual técnico para la producción y utilización de recursos forrajeros en sistemas de producción bovina de la Orinoquia y el Piedemonte Caqueteño*. pp 65-76.
- Cuesta M., P. A y Mila P., A. 2002.** Manejo y productividad de praderas renovadas en el Trópico Alto. En: *Renovación y Manejo de praderas degradadas del Trópico Alto. Resultados Finales. Iza, Chiquinquirá 19 y 20 de diciembre de 2002. Plan de Modernización Tecnológica de la Ganadería Bovina Colombiana*, pp 26-48.
- Cuesta P., A. y Conde P., A. 2002.** Fuentes nitrogenadas para el mejoramiento de materiales toscos y su efecto en la alimentación de rumiantes estudio de caso: palma africana. En: Chamorro, D. R.; Barahona, R.; Arreaza, L. C.; Conde, A y Cuesta, A. 2002. (eds). *Manejo de la proteína en la Producción de Ganado Bovino*. Bogota, Neiva y Cartagena. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria -CORPOICA; Agencia Colombiana de Cooperación Internacional ACCI, Ministerio De Agricultura y Desarrollo Rural, Universidad de Ciencias Ambientales y Aplicadas UDCA. Septiembre 23 al 30 del 2002.
- Englyst, H.N. y Cummings, J.H. 1984.** Simplified method for the measurement of total non-starch polysaccharides by gas liquid chromatography of constituent sugars as alditol acetates. *Analyst*, 9: 937-942.
- Fahey, G.C. Jr. 1997.** Introduction. Conference: New Developments in Forage

Science Contributing to Enhanced Fiber Utilization by Ruminants. *Journal of Nutrition* 127: 809S.

Feng, P., Hunt, C. W., Pritchard, G. T. y Julien, W. E. 1996. Effect of enzyme preparations on in situ and in vitro degradation and in vivo digestive characteristics of mature cool-season grass forage in beef steers. *Journal of Animal Science*, 74: 1349–1357.

Fitzhugh, H.A., Hodgson, H.J., Scoville, O.J., Nguyen, T.D. y Byerley, T.C. 1978. The Role of Ruminants in Support of man: Winrock Report. Winrock Foundation, Morrilton, Arkansas.

Forbes, J.M. 1995. Voluntary Food Intake and Diet Selection in Farm Animals. CAB International, Wallingford, UK.

Fox, D.G., Barry, M.C., Pitt, R.E., Roseler, D.K. y Stone, W.C. 1995. Application of the Cornell net carbohydrate and protein model for cattle consuming forages. *Journal of Animal Science* 73: 267–277.

Fox, D. G., Sniffen, C. J., O'Connor, J. D., Russell, J. B. y Van Soest, P. J. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets. 111. Cattle requirements and diet adequacy. *Journal of Animal Science*, 70: 3578 - 3596.

Gamble, G.R., Sethuraman, A., Akin, D.E. y Eriksson, K.E. 1994. Biodegradation of lignocellulose in Bermuda grass by white rot fungi analyzed by solid-state ¹³C nuclear magnetic resonance. *Applied and Environmental Microbiology*, 60: 3138 - 3144.

Gao, P.J., Qu, Y.B., Zhao, X., Zhu, M.T. y Duan, Y.C. 1997. Screening microbial strains for improving the nutritional value of wheat and corn straws as animal feed. *Enzyme Microbial Technology*, 20: 581–584.

Hopkins, C., Marais, J. P. y Goodenough D. C. W. 2002. A comparison, under controlled environmental conditions, of a *Lolium multiflorum* selection bred for high dry-matter content and non-structural carbohydrate concentration with a commercial cultivar. *Grass and Forage Science*, 57: 367–372.

Hristov, A.N., McAllister, T.A. y Cheng, K.J. 1998. Stability of exogenous polysaccharide-degrading enzymes in the rumen. *Animal Feed Science and Technology*, 76: 161–168.

Humphreys, L.R. 1991. Tropical Pasture Utilization. Cambridge University Press.

Hungate, R.E. 1966. The Rumen and its Microbes. Academic Press, New York.

Iiyama, K., Lam, T.B.T. y Stone, B. A. 1993. Cell wall biosynthesis and its regulation. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Jung, H. G., Buxton, D. R., Hatfield, R. D. & Ralph, J., eds.), pp. 621–683. American Society of Agronomy, Madison, WI.

Jung, H. G. 1997. Analysis of Forage Fiber and Cell Walls in Ruminant Nutrition. Conference: New Developments in Forage Science Contributing to Enhanced Fiber Utilization by Ruminants. *Journal of Nutrition* 127: 810S - 813S.

Jung, H. G. y Allen, M. S. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73: 2774–2790.

Kingston-Smith A.H. y Theodorou, M.K. 2000. Post-ingestion metabolism of fresh forage. *New Phytologist*, 148: 37–55.

Kopency, J., Marounek, M. y Holub, K. 1987. Testing the suitability of the addition of *Trichoderma viride* cellulases to feed rations for ruminants. *Zivocisna Vyroba*, 32: 587–592.

Krause, D. O., Denman, S. E., Mackie, R., Morrison, M., Rae, A. L., Attwood, G. T. y McSweeney, C. S. 2003. Opportunities to improve fiber degradation in the rumen: microbiology, ecology, and genomics. *FEMS Microbiology Reviews* 797: 1 – 31.

Kung, Jr., L., Treacher, R. J., Nauman, G. A., Smagala, A. M., Endres, K. M. y Cohen, M. A. 2000. The effect of treating forages with fibrolytic enzymes on its nutritive value and lactation performance of dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 83: 115 – 122.

Lascano, C.E. 1996. Calidad nutritiva y utilización de *Cratylia argentea*. In: Pizarro, E.A. and Coradin, L. (eds.). Potencial del genero *Cratylia* como leguminosa forrajera. Memorias del taller de trabajo realizado el 19 y 20 de Julio de 1995, Brasilia, DF, Brazil. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. Documento de Trabajo no. 158. 118 p.

Lewis, G. E., Sanchez, W. K., Hunt, C. W., Guy, M. A., Pritchard, G. T., Swanson, B. I. y Treacher, R. J. 1999. Effect of Direct-Fed Fibrolytic Enzymes on the Lactational Performance of Dairy Cows. *Journal of Dairy Science*, 82: 611–617

Longland, A. C. y Low, A. G. 1989. Digestion of diets containing molasses and plain sugar beet pulp by growing pigs. *Animal Feed Science and Technology*, 23: 67–78.

Low, A. G. 1985. Role of dietary fibre in pig diets. In: W. Haresign and D. J. A. Cole (Eds.) *Recent Advances in Animal Nutrition*, Butterworths, London, pp. 87–112.

Lozano O., F. 2002. Estrategias de mecanización para la renovación de praderas degradadas en el Trópico Alto. En: *Renovación y Manejo de praderas degradadas del Trópico Alto. Resultados Finales. Iza, Chiquinquirá 19 y 20 de diciembre de 2002. Plan de Modernización Tecnológica de la Ganadería Bovina Colombiana.* pp 5-11.

Makkar, H.P.S., Blümmel, M. y Becker, K. 1997. In vitro rumen apparent and true

digestibilities of tannin-rich forages. *Animal Feed Science and Technology*, 67: 245–251.

Makkar, H.P.S., Borowy, N.K., Becker, K. y Degen, A. 1995. Some problems in fiber determination of a tannin-rich forage (*Acacia saligna* leaves) and their implication in in vivo studies. *Animal Feed Science and Technology*, 55: 67–76.

Mayer, A.M. y Staples, R.C. 2002. Laccase: new functions for an old enzyme. *Phytochemistry*, 60: 551–565.

McSweeney, C.S., Dalrymple, B.P., Gobius, K.S., Kennedy, P.M., Krause, D.O., Mackie, R.I. y Xue G.P. 1999. The application of rumen biotechnology to improve the nutritive value of fibrous feedstuffs: pre- and post-ingestion. *Livestock Production Science* 59: 265–283

Miller, L. A., Moorby, J. M., Davies, D. R., Humphreys, M. O., Scollan, N. D., MacRae, J. C. y Theodorou, M. K. 2001. Increased Concentration of Water-Soluble Carbohydrate in Perennial Ryegrass (*Lolium Perenne* L.): Milk Production from Late-Lactation Dairy Cows. *Grass and Forage Science*, 56, 383–394.

Minson, D.L. 1990. En: *Forage in Ruminant Nutrition*, Academic Press, San Diego, pp. 162–178.

Minson, D.J. y McLeod, M.N. 1970. The digestibility of temperate and tropical legumes. In: Norman, M.J.T. (ed.). *Proceedings of the XI International Grasslands Congress*, April 13–23, 1970, Surfer's Paradise, Queensland, Australia, University of Queensland Press, St. Lucia, Queensland.

Moore, K. J. y Hatfield, R. D. 1994. Carbohydrates and forage quality. In: *Forage Quality, Evaluation, and Utilization* (Fahey, G. C., Jr., Collins, M. C., Mertens, D. R. & Moser, L. E., eds.), pp. 229–280. American Society of Agronomy, Madison, WI.

Nocek, J.E. Y Russell, J.B. 1988. Protein and energy as an integrated system. Relationship of ruminal protein and carbohydrate availability to microbial synthesis and milk protein. *Journal of Dairy Science*, 70: 2070 - 2107.

NRC. 1984. Nutrient Requirements of Beef Cattle. National Academy Press, Washington, DC.

NRC. 1985. Ruminant Nitrogen Usage. National Academy Press, Washington, DC.

NRC. 1996. Nutrient Requirements for Beef Cattle. National Academy Press, Washington, DC.

Preston, T.R. y Murgueitio, E. 1992. Strategy for Sustainable Livestock Production in the Tropics. Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria (CIPAV) y Swedish Agency for Research Cooperation (SAREC). CONDRI, Cali, Colombia, 89p.

- Raaflaub, M. y Lascano, C.E. 1995.** The effect of wilting and drying on intake rate and acceptability by sheep of the shrub legume *Cratylia argentea*. *Tropical Grasslands*, 29: 97-101.
- Reichl, J.R. y Baldwin, R.L. 1975.** Rumen modeling: Rumen input-output balance models. *Journal of Dairy Science*, 58: 879 - 890.
- Rincón C., A.; Pérez B., R. A.; Bueno, G. y Cuesta M., P. A. 2002.** Procesos tecnológicos para la renovación de praderas degradadas en el Piedemonte y la Altillanura de los Llanos Orientales. En: Manual técnico para la producción y utilización de recursos forrajeros en sistemas de producción bovina de la Orinoquia y el Piedemonte Caqueteano. pp 21-32.
- Rodríguez F; R. A. 1985.** Producción de biomasa de poró gigante (*Erythrina poeppigiana* (Walpers) O.F. Cook) y king grass (*Pennisetum purpureum* X *P. typhoides*) intercalados en función de la densidad de siembra y la frecuencia de poda del poró. Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. UCR-CATIE, 96 p.
- Romney, D.L. y Gill, M. 2000.** Intake of Forages. En: D.I. Givens, E. Owen, R.F.E. Axford y H.M. Omed (editors) *Forage Evaluation in Ruminant Nutrition*, CAB International, pp 43-62.
- Salawu, M. B., Acamovic, T. y Stewart, C. S. 1998.** Calliandra calothyrsus leaf extracts' effects on microbial growth and enzyme activities. In: Garland T. and Barr C. (eds), *Toxic Plants and Other Natural Toxicants*. CAB International, Wallingford, UK.
- Schingoethe, D. J., Stegeman, G. A. y Treacher, R. J. 1999.** Response of lactating dairy cows to a cellulase and xylanase enzyme mixture applied to forages at the time of feeding. *Journal of Dairy Science*, 82: 996-1003
- Schmidt, A., Barahona, R., Lascano, C.E.; Maass, B.L. Schultze-Kraft, R. y Narváez V., N. 2001.** Genotype x environment interaction in a core collection of *Desmodium ovalifolium*: a tropical cover crop and forage legume. 2. Forage quality and leaf dry matter production. In: Genotype x environment interactions in *Desmodium ovalifolium* Wall. Stuttgart, DE : Universität Hohenheim, p. 65-86.
- Singh, K., Rai, S.N., Singh, G.P. y Gupta, B.N. 1989.** Solid state fermentation of urea-ammonia treated wheat straw and rice straw with *Coprinus fimetarius*. *Indian Journal of Microbiology*, 29: 371-376.
- Stobbs, T.H. y Thompson, P.A.C. 1975.** Milk production from tropical pastures. *World Animal Review*, 13: 27-31.
- Sun, Y. y Cheng, J. 2002.** Hydrolysis of lignocellulosic materials for ethanol production: a review. *Bioresource Technology*, 83: 1-11.
- Terry R.A. y Tilley J.M.A. 1964.** The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro* procedure. *Journal of British Grassland Society*, 19, 363-372.
- Theodorou, M.K., Barahona, R., Kingston-Smith, A., Sanchez, S., Lascano, C., Owen, E. y Morris, P. 2000.** New perspectives on the degradation of plant biomass in the rumen in the absence and presence of condensed tannins. In: Brooker, J.D. (ed.) *Tannins in Livestock and Human Nutrition: proceedings of an International Workshop*, Adelaide, Australia, May 31- June 2, 1999. ACIAR Proceedings No. 92. pp. 44-51.
- Thornton, R.F. y Minson D.J. 1972.** The relationship between voluntary intake and mean apparent retention time in the rumen. *Australian Journal of agricultural Research*, 23, 871-877.
- Van Soest, P. J. 1963.** Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Officials in Analytical Chemistry*, 46: 829-835.
- Van Soest, P. J. 1994.** *Nutritional Ecology of the Ruminant*, 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Varga, G. A. y Kolver, E. S. 1997.** Microbial and animal limitations to fiber digestion and utilization. Conference: New Developments in Forage Science Contributing to Enhanced Fiber Utilization by Ruminants. *Journal of Nutrition* 127: 819S-823S.
- Vélez, M., Hincapié, J. J. y Matamoros, H. 2000.** Producción de Ganado Lechero en el Trópico. Tercera Edición, Zamorano Academic Press, Zamorano, Honduras, 189 p.
- Whiteman, P.C. 1980.** *Tropical pasture science*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilkins, R.J. 2000.** Forages and their Role in Animal Systems. En: D.I. Givens, E. Owen, R.F.E. Axford y H.M. Omed (editors) *Forage Evaluation in Ruminant Nutrition*, CAB International, pp 1-14.
- Wilkins, R.J. y Minson, D.J. 1970.** The effects of grinding, supplementation and incubation period on cellulose digestibility *in vitro* and its relationship with cellulose and organic matter digestibility *in vivo*. *Journal of Agricultural Science* 74: 445 - 451.
- Wilson, J. R. 1993.** Organization of forage plant tissues. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility* (Jung, H. G., Buxton, D. R., Hatfield, R. D. & Ralph, J., eds.), pp. 1-32. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Wilson, J. R. y Kennedy, P. M. 1996.** Plant and animal constraints to voluntary feed intake associated with fibre characteristics and particle breakdown and passage in ruminants. *Australian Journal of Agricultural Research* 47: 199-225.
- Wilson, J. R. y Mertens, D. R. 1995.** Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Science*, 35: 251-259.
- Yang, X., Chen, H., Gao, H. y Li, Z. 2001.** Bioconversion of corn straw by coupling ensiling and solid-state fermentation. *Bioresource Technologies*. 78, 277-280.
- Yang, W. Z., Rode, L. M. y Beauchemin, K. A. 1998.** Effects of fibrolytic enzyme additives on milk production of dairy cows. *Journal of Animal Science*, 76 (Suppl. 1):320. (Abstract).