

NUTRIR ADECUADAMENTE AL RUMEN PARA MEJORAR LA RESPUESTA PRODUCTIVA DEL ANIMAL

Ing. Zootec. Dervin Dean. 2015. Zulia, Venezuela. Engormix.com.
Publicado en el Libro “Logros y Desafíos de la Ganadería Doble Propósito”
correspondiente al VI Curso Internacional de Ganadería
Doble Propósito©, 2014, Fundación GIRARZ.
www.produccion-animal.com.ar

Volver a: [Fisiología digestiva y manejo del alimento](#)

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos carecen de enzimas que puedan degradar la fibra y otros compuestos tóxicos que poseen algunos forrajes, pero una variedad de microorganismos (MO) ruminales (MOR) pueden fermentar estos sustratos, estableciéndose una simbiosis, donde el hospedero (el rumiante) le provee a los MOR los nutrientes y un órgano con las condiciones adecuadas (hábitat) para que puedan subsistir: el rumen. A su vez, los MOR le proveen al hospedero los ácidos de su fermentación y proteína microbiana (PM) (Hungate, 1966). La digestión llevada a cabo por las enzimas secretadas por el hospedero, ocurre después que los microbios ruminales han modificado los nutrientes contenidos en la dieta, convirtiéndolos en diferentes compuestos nutricionales y/o de desecho, por tanto el aprovechamiento de los nutrientes y el metabolismo de los rumiantes dependen en gran medida del metabolismo microbiano en el rumen (Khezri et al., 2009). Los MOR fermentan los carbohidratos (CHO) y la proteína de la dieta para obtener energía y nitrógeno para su mantenimiento y a través de este proceso se producen los dos principales nutrientes para el hospedero: ácidos grasos volátiles (AGV) y PM (Yang et al., 2010).

El rumen es una cámara de fermentación, con funciones muy diversas y complejas, que está poblado de un elevadísimo número de microorganismos, entre los que se cuentan bacterias, protozoarios, hongos y levaduras, y son los responsables de todos los procesos fermentativos o transformadores que se llevan a cabo en dicho órgano. La importancia radica en que entre el 50 al 80% de nitrógeno que llega al intestino delgado es de origen microbiano y más del 70% de la energía metabolizable que utiliza el animal, proviene de los ácidos grasos volátiles producidos por los MOR (Demeyer, 1991).

Leng (1990) afirma que la eficiencia de utilización de forrajes de baja calidad, depende de numerosos factores, inherentes tanto al animal como al tipo de dieta, entre ellos: a) a la disponibilidad de nutrientes en la dieta para fomentar un eficiente crecimiento microbiano, con lo cual se incrementa la tasa y extensión de digestión en el rumen y por ende del consumo voluntario de forrajes; b) a la proporción de CHO solubles y CHO estructurales, teniendo este factor un marcado efecto en la densidad y tipo de población de los principales MO en el rumen (bacterias, hongos y protozoarios); c) a las características físicas y químicas de los forrajes, lo cual determina la proporción de alimento digerido por fermentación microbiana y las fracciones de alimento que escapan de la fermentación ruminal y que son digeridos y absorbidos a nivel intestinal, y d) a un suministro constante de nitrógeno, el cual utilizan los MO para la síntesis de PM. La necesidad de incrementar la producción de alimentos en los países subdesarrollados, obliga a entender en forma más clara estos procesos para mejorar el manejo y uso, tanto de los insumos alimenticios, como de los recursos naturales que apoyen el desarrollo de sistemas de alimentación sostenibles (McSweeney & Mackie, 2012). En el presente capítulo se analizarán los factores nutricionales que afectan el crecimiento de los MOR y su efecto en el aprovechamiento de los recursos fibrosos que conforman la dieta de los rumiantes en el trópico, con la finalidad de mejorar la respuesta productiva y reproductiva de las especies rumiantes, ante el reto que significa aumentar la producción de alimentos para la creciente población mundial.

CARACTERÍSTICAS DE LOS ESTÓMAGOS DE LOS RUMIANTES

En un rumiante adulto los estómagos pueden llegar a ocupar hasta el 75% de la cavidad abdominal y junto con su contenido representa alrededor del 30% del peso vivo del animal (Cuadro 1). Este se divide en cuatro cavidades: el retículo, el rumen, el omaso y el abomaso. Solo este último es glandular y funcionalmente análogo al estómago de los monogástricos, mientras que los anteriores están cubiertos por un epitelio queratinizado y carecen de glándulas secretoras de enzimas digestivas (Relling & Mattioli, 2003), lo cual significa que los procesos transformadores de los nutrientes que suceden en el rumen no dependen directamente del hospedero sino de los MO que en él residen.

Cuadro 1. Capacidades relativas de las divisiones del estómago del bovino a diferentes edades, expresadas como porcentaje de la capacidad gástrica total.

Edad	Reticulo-rumen %	Omaso %	Abomaso %
Neonato	40	4	56
3 Semanas	52	4	44
7 Semanas	66	4	30
Adulto	85-90	3-5	8-9

Relling & Mattioli, 2003

Los ruminantes (bovinos, ovinos, caprinos, etc.) nacen con un sistema digestivo similar al de los monogástricos, es decir con un rumen sin capacidad de fermentación o digestión, y esta capacidad se desarrolla en la medida que el rumen se contamina con los microbios antes mencionados (Relling & Mattioli, 2003). Esto último se logra cuando el animal comienza a consumir dietas sólidas (concentrados y forrajes), y en la medida que estos microorganismos se multipliquen el animal será capaz de digerir más eficientemente los forrajes, como lo demostraron los resultados de Alfani et al. (1996), lo cual debería ser un objetivo de todo productor, ya que los forrajes, no solo son indispensables para mantener condiciones adecuadas para la función ruminal, sino que además constituyen la fuente más económica de nutrientes.

CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE RUMINAL

Los MO predominantes en el rumen son anaeróbicos, es decir sobreviven en ausencia de oxígeno, por esta razón los procesos fermentativos en el rumen producen AGV de cadenas cortas, principalmente acético, propiónico y butírico, AGV de cadenas ramificadas (isovalerato, isobutirato, etc.), dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄), amoníaco (NH₄), y ocasionalmente ácido láctico (Cuadro 2), destinándose parte de la energía que el animal ingiere para mantener el crecimiento microbial, generando igualmente calor (McSweeney & Mackie, 2012).

Cuadro 2. Características físicas y químicas del rumen

Características físicas	Valores observados
pH	5.5–6.9 (promedio 6.4)
Temperatura	38-41 °C
Contenido de material seca	10-18%
Características químicas	Valores observados
Gases	CO ₂ : 65%; CH ₄ : 27%; N ₂ : 7%; O ₂ : 0.6%; H ₂ : 0.2%
Acidos grasos volatiles (mmol L ⁻¹)	Acético: 60-90; Propiónico: 15-30; Butírico 10-25;
Acidos organicos	Lactato < 10 mmol L ⁻¹
Aminoacidos y oligopeptidos	< 1 mmol L ⁻¹ (2-3 h posprandial)
Amoniaco	2-12 mmol L ⁻¹
Carbohidratos solubles	< 1 mmol L ⁻¹ (2-3 h posprandial)
Adaptado de Mackie <i>et al.</i> (1999)	mmol L ⁻¹ = milimol por litro.

Los AGV aportan entre 60–80% de la energía metabolizable requerida por el hospedero y brindan el soporte energético que benefician mutuamente tanto a los MOR como al ruminante (Demeyer, 1991). La cantidad y calidad de los productos de la fermentación ruminal depende de las interacciones digestivas entre la cantidad y la calidad del alimento ingerido y los tipos y actividades de los MOR, los cuales ejercen un impacto enorme en los nutrientes que se absorben y en la respuesta animal (McSweeney & Mackie, 2012).

MICROBIOLOGÍA RUMINAL

En el rumen las bacterias representan entre 50 y 90% de la masa microbiana, los protozoarios de 10 a 40% y los hongos de 5 a 10%, con múltiples interacciones entre ellos que modifican la estructura del sistema y la composición microbial (Van Soest, 1994). Si se considera que la biomasa microbiana contiene aproximadamente 50% de

proteína y que la proteína es un recurso bastante costoso, y en muchos casos escaso, cualquier mejora en la eficiencia del aumento de la masa microbiana, estará relacionada a mejoras en la eficiencia económica en sistemas de producción con rumiantes (Hespel y Bryant, 1979).

Los MO fermentadores, principalmente bacterias, hidrolizan polímeros vegetales (almidón, celulosa, hemicelulosa, pectinas y proteínas) hasta moléculas de menor tamaño. Dichos sustratos son absorbidos por los MOR y estos se encargan de fermentarlos hasta productos finales (acetato, propionato, butirato, CO₂, hidrogeno, NH₄, etc.) y para la síntesis de PM. La hidrólisis de la pared celular de las plantas (fibra) es llevada a cabo por bacterias especializadas (principalmente de los géneros Ruminococcus y Fibrobacter), protozoarios y hongos anaeróbicos (Dean, 2010). Las bacterias son el grupo más importante, a pesar que algunas estimaciones indican que los protozoarios pudieran ser responsables de la digestión del 30-40% de la digestión de la fibra total, bajo ciertas condiciones (McSweeney & Mackie, 2012). Mientras que la función de los hongos no está totalmente clara, sin embargo Bornemann y Akin (1990) afirman que estos son los primeros organismos en invadir y digerir el componente estructural de las plantas, permitiendo que las bacterias penetren al compartimiento intracelular y colonicen el material vegetal, iniciando el proceso de degradación de las fracciones insolubles del alimento. El primer paso en la degradación de la fibra es la adherencia del MO a la partícula fibrosa, con el consecuente ataque enzimático por parte del microbio (Morgavi et al., 2012). La degradación proteica resulta en la producción de péptidos, aminoácidos y amoníaco (Hazlewood et al., 1983). En el cuadro 3 se presentan algunos de los MO más importantes en los procesos fermentativos en el rumen.

Cuadro 3. Microorganismos ruminales de importancia en los procesos fermentativos y los productos finales de su acción.

Microorganismo	Función	Sustratos	Productos finales de fermentación
Bacterias			
Alrededor de 630 diferentes especie (50-90% de masa microbiana)			
<i>Bacteroides succinogenes</i>	Celulolítica	Pared celular, NH ₃	Acetato, formato, H ₂
<i>Ruminococcus albus</i>	Celulolítica	Pared celular, NH ₃	Acetato, succinato, formato,
<i>Bacteroides amylophalus</i>	Amilolítica	Almidón	Acetato, succinato, formato,
<i>Bacteroides rumenicola</i>	Amilolítica, xilanolítica, proteolítica	Almidon, xilanos, péptidos, AA	Acetato, succinato, formato, CO ₂
<i>Megasphaera elsdenii</i>	Utilizadora de lactato	Lactato	Acetato, propionato, butirato, CO ₂ , H ₂
<i>Methanobacterium ruminantium</i>	Productora de metano	CH ₄	H ₂ , CH ₄ , CO ₂
<i>Selenomonas ruminantium</i>	Amilolítica, utilizadora de glucosa	Almidón, azucares, AA's	Acetato, propionato, butirato, CO ₂ , lactato, formato
Protozoarios			
Alrededor de 30 diferentes protozoarios (10-40% de masa microbiana)			
	Celulolíticos, amilolíticos, bacteriófagos	Almidón, azucares, bacterias	Propionato, H ₂
Hongos			
Alrededor de 14-15 tipos de hongos (5-10% de la masa microbiana)			
	Fibrolíticos	Pared celular	Lactato, acetato, H ₂

NUTRIENTES NECESARIOS PARA MANTENER LA FLORA RUMINAL

La prioridad para mejorar el aprovechamiento de los forrajes es optimizar la producción de nutrientes provenientes de la digestión fermentativa, ya que esto garantizaría: a) minimizar los riesgos de deficiencias nutricionales para los MOR, y por ende, garantizar un crecimiento eficiente de la masa microbiana, para que esta, a través del aumento en la tasa de fermentación, extraigan la máxima cantidad de CHO del forraje y que estos sean transformados en AGV; y, b) asegurar que las células microbiales (las cuales proveen la mayor cantidad de proteína al

animal), sean sintetizadas en el rumen y puedan escapar para ser digeridas y absorbidas en el intestino delgado (Leng, 1990). La síntesis de PM está influenciada por factores inherentes tanto al animal como a la dieta, entre los cuales se incluyen: la concentración y fuente de nitrógeno, cantidad de CHO, tasa de degradación proteica y de los CHO dietéticos, consumo de materia seca y sincronización en el consumo de energía y proteína (Karsli & Russell, 2002).

En nutrición de rumiantes, “sincronización” significa proveer tanto proteína degradable en el rumen (proteína verdadera degradable y nitrógeno no proteico, NNP) y energía (CHO fermentables en el rumen) de forma tal que los MOR tengan a su disposición ambos elementos de forma simultánea (Yang et al., 2010). La sincronización entre la energía y la proteína degradable es un factor importante en la optimización de la síntesis de PM (Aldrich et al., 1993) ya que la falta de sincronización puede aumentar las necesidades de mantenimiento de los microorganismos, debido a que el ATP formado no puede incorporarse a los procesos anabólicos y se deriva a otras actividades no relacionadas con el crecimiento, disminuyendo la eficiencia de síntesis de PM en el rumen (Russell, 1998).

TIPOS DE CARBOHIDRATOS

Los CHO estructurales o fibrosos se definen genéricamente como aquellos que se encuentran en la pared de las células vegetales, denominada comúnmente como fibra neutro detergente (FND), a su vez, los CHO solubles o no estructurales (CNE) incluyen los almidones, los azúcares y las pectinas, y son típicamente fermentados con mayor facilidad en el rumen (Nocek y Tamminga, 1991). El metabolismo microbiano ruminal se regula fundamentalmente por la cantidad y la velocidad de fermentación de CHO, que a su vez depende de sus características físicas y químicas. La fermentación de los CHO proporciona esqueletos carbonados y energía para el crecimiento microbiano. Russell & Rychlik (2001) afirman que existe una simbiosis entre el rumiante y los MOR, que facilitan la degradación de la fibra y que es necesario balancear la cantidad de CHO fibrosos y CNE, ya que ante una deficiencia de fibra, los mecanismos fisiológicos de la homeostasis se interrumpen, disminuye el pH ruminal, se altera la ecología ruminal y el animal se vuelve más susceptible a desordenes metabólicos y en algunos casos a enfermedades infecciosas.

De acuerdo a Hersom (2008) para lograr una mejor y más efectiva sincronización, la calidad del forraje es un factor importante a considerar. Este investigador observó que cuando la ración del animal consiste en forrajes de baja calidad, con suministros frecuentes de suplementos energéticos y/o proteicos, se tiende a lograr un efecto de sincronía más positivo que con forrajes de alta calidad. Este fenómeno no está claramente explicado. Los MOR usan CHO como la principal fuente de energía, sin embargo la proteína también puede ser usada con este fin. El suministro de fuentes adecuada de energía garantiza la conversión de N amoniacal en PM, pero si la tasa de degradación proteica excede la tasa de fermentación de los CHO, aumenta la producción de NH₃ y la consecuente pérdida nitrogenada, y de la misma manera, cuando la tasa de fermentación de CHO excede la degradación proteica, puede afectarse negativamente la eficiencia en la síntesis de proteína microbiana (Bach et al., 2005). Van Soest (1994) afirma que en rumiantes alimentados exclusivamente con forrajes, la suplementación energética o nitrogenada puede mejorar la fermentación ruminal, debido a que no existe sincronía en las tasas de degradación de los CHO y la proteína de los forrajes.

Karsli & Russell (2000) observaron que la síntesis de PM se incrementó linealmente en la medida que aumentó el consumo de materia orgánica y que la eficiencia en la producción de PM está directamente relacionada a la cantidad de proteína digerida por cada 100 g de materia orgánica digerida en el rumen (Cuadro 4). Por su parte Chizzotti et al. (2008) evaluando diferentes proporciones de NNP y proteína verdadera en novillos mestizos y con dietas isoproteicas (12.5% de PC) observó eficiencias de entre 21.8 a 25.0 g de PM/kg de materia orgánica digerida en el rumen, equivalentes a 16.4 y 19.2 g de PM/kg de nutriente digestible total consumidos.

Cuadro 4. Efecto del tipo de forraje sobre la eficiencia de síntesis de proteína microbiana en ovinos.

Tipo de forraje	Soca de maíz	<i>Trifolium alexandrinum</i>	Heno de alfalfa
Contenido de PC	4,1	13,9	18,1
Consumo MO, % PV	1,36	1,63	1,71
Digestibilidad de la ración, %	53,2	55,0	59,2
N consumido, g/d	3,32	13,5	16,4
Digestibilidad ruminal de la PC, %	35,7	62,8	77,7
Flujo de N-microbiana al duodeno, g/d	3,62	10,47	15,67
Eficiencia de síntesis de N-microbiana/100 g de MOD	10,8	12,7	14,4

Adaptado de Karsli & Russell (2000).
PC: proteína cruda; PV: peso vivo; MO: materia orgánica; N: nitrógeno; MOD: materia orgánica digestible

IMPORTANCIA DE LA PROTEÍNA Y DEL NITRÓGENO NO PROTEICO (NNP)

Se considera NNP a todos aquellos compuestos nitrogenados que no forman parte de cadenas proteicas a través de enlaces peptídicos y tienen una amplia distribución en los tejidos animales, vegetales y compuestos inorgánicos. Algunos de los compuestos nitrogenados no proteicos contenidos en los alimentos son las amidas, aminos, los aminoácidos, ciertos glucósidos y lípidos nitrogenados, alcaloides, sales de amonio, nitratos y la mayoría de las vitaminas del grupo B. Las principales fuentes inorgánicas de NNP de uso potencial en rumiantes son la urea, el biuret y las sales de amonio (McDonald et al., 2006).

Como resultado de la actividad de los MOR, el modo de utilización de las proteínas por los rumiantes difiere significativamente del que tiene lugar en los animales monogástricos. Los MOR se caracterizan por su gran capacidad para sintetizar todos los aminoácidos, incluyendo los esenciales, necesarios para el animal. Por lo tanto los rumiantes son menos dependientes de la calidad de la proteína ingerida. Por otra parte, una fracción del nitrógeno de los alimentos para los rumiantes puede administrarse, en reemplazo de las proteínas, en forma de compuestos nitrogenados sencillos como la urea y las sales de amonio (Bondi, 1989).

La degradación de la proteína ingerida hasta amoniaco por parte de las bacterias proteolítica es un proceso eficiente, ya que le provee a las bacterias celulolíticas de una fuente de nitrógeno para la síntesis de PM. Muchas bacterias ruminales utilizan el NH₄, proveniente de la degradación de NNP, como la urea, como la única fuente nitrogenada y entre el 60 al 80% de la proteína bacteriana es sintetizada del amoniaco como precursor. El otro 20-30% de la proteína bacteriana proviene de di y tripéptidos, y en muy baja cantidad de aminoácidos libres. Sin embargo, la degradación proteica hasta NH₄ debería regularse, porque la excesiva concentración de este último compuesto pudiera representar pérdidas nitrogenadas elevadas desde el rumen y disminuir el valor nutricional de los aminoácidos consumidos (Leng & Nolan, 1984).

Se han observado incrementos en el consumo voluntario cuando se suplementan los animales con PC, manifestándose este fenómeno más marcadamente cuando la concentración proteica de los forrajes es menor al 8-10%, lo cual se ha asociado a una mayor actividad de los MOR, con el consecuente estímulo de la tasa de pasaje (Milford & Minson, 1965), observando estos autores que el consumo voluntario en ovejas disminuyó drásticamente cuando la PC era inferior al 7%. Aparentemente, cuando la concentración de PC es inferior al 7%, no se cubren los requerimientos nitrogenados de la población de MOR, lo cual afecta tanto la digestibilidad como el consumo voluntario en rumiantes (Van Soest, 1982). Satter et al. (1977) sugirieron que una concentración proteica en la dieta de 11-13% es adecuada para obtener una síntesis de PM óptima.

CONCLUSIONES

El reto de producir alimentos en los países latinoamericanos es aún mayor si se considera que las economías de los dos países más poblados de la tierra, China e India, están en proceso de rápido crecimiento, y esto conlleva a que exista mayor demanda de nutrientes en ambas naciones. Esta situación deja en clara desventaja a los animales que compiten por alimentos con la población humana, especialmente las especies rumiantes. Gracias a la fisiología digestiva de estos últimos, son capaces de aprovechar alimentos de bajo valor nutricional (forrajes fibrosos) y transformarlos en alimentos de alta calidad para la población humana: carne y leche. Pero para ello es necesario que los microorganismos ruminales, los cuales son responsables de la degradación y aprovechamiento de los alimentos fibrosos, dispongan de los nutrientes necesarios para que su crecimiento y multiplicación no se vean limitados. Por lo tanto es necesario conocer la fisiología de esta microbiota y suministrarle los nutrientes energéticos y proteicos en las concentraciones adecuadas para su supervivencia.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldrich JM, Muller LD, Varga GA, Griel LC. 1993. Nonstructural carbohydrate and protein effects on rumen fermentation, nutrient flow, and performance of dairy cows. *J Dairy Sci* 76: 1091-1105.
- Alfani G, Ventura M, Esparza D, Dean D, del Villar A. 1996. Evaluación de diferentes sistemas de alimentación en becerros mestizos lecheros. *Rev Fac Argon (LUZ)* 13: 115-134.
- Bach A, Calsamiglia S, Stern MD. 2005. Nitrogen metabolism in the rumen. *J Dairy Sci* 88: E9-E21.
- Bondi, A. 1989. *Nutrición Animal*. Editorial Acribia, SA, Zaragoza, España 546 pp.
- Borneman WS, Akin DE. 1990. Lignocellulose degradation by rumen fungi and bacteria: ultrastructure and cell wall degrading enzymes. En: Akin DE, Ljungdahl LG, Wilson JR, Harris PJ (eds) *Microbial and plant opportunities to improve lignocellulose utilization by ruminants*. Elsevier, New York, pp 325-340
- Chizzotti FHM, Pereira OG, Tedeschi LO, Valadares SC, Chizzotti ML. 2008. Effects of dietary nonprotein nitrogen on performance, digestibility, ruminal characteristics, and microbial efficiency in crossbred steers. *J Anim Sci* 86: 1173-1181.
- Dean D. 2010. *Fibrolitic Enzymes: An alternative for improving the nutritive value of forages and animal performance*. LAP Lambert Academic Publishing, Saarbrücken, Germany. 116 pp.
- Demeyer DI. 1991. Quantitative aspects of microbial metabolism in the rumen and hindgut. En: *Rumen microbial metabolism and ruminant digestion*. JP Jouany (Ed) INRA Editions, Paris, pp 217-237.

- Hazlewood GP, Orpin CG, Greenwood Y, Black ME 1983. Isolation of proteolytic rumen bacteria by use of selective medium containing medium containing leaf fraction 1-protein (ribulose bis phosphate carboxylase). *Appl Environ Microbiol* 45: 1780-1784.
- Hersom MJ. 2008. Opportunities to enhance performance and efficiency through nutrient synchrony in forage - fed ruminants. *J Anim Sci* 86: E306-E317.
- Hespel RB, Bryant MP. 1979. Efficiency of rumen microbial growth: influence of some theoretical and experimental factor on YATP. *J Animal Sci* 49: 1640-1658.
- Hungate, R. E. 1966. *The Rumen and its Microbes*. Academic Press, New York, USA, 310 pp.
- Karsli MA, Russell JR. 2000. Ruminant microbial protein synthesis in sheep fed forages of varying nutritive values. *Beef Research Report*, 1999. Paper 14. Disponible en: http://lib.dr.iastate.edu/beefreports_1999/14. Accedido: 13-03-2014.
- Khezri A, Rezayazdi K, Danesh MM, Moradi-Sharbabk M. 2009. Effect of different rumen-degradable carbohydrates on rumen fermentation, nitrogen metabolism and lactation performance of holstein dairy cows. *Asian-Aust J Anim Sci* 22: 651-658.
- Leng RA. 1990. Factors affecting the utilization of poor-quality forages by ruminants particularly under tropical conditions. *Nutrit Res Rev* 3: 277-303.
- Leng RA, Nolan JV. 1984. Nitrogen metabolism in the rumen. *J Dairy Sci* 70: 1072-1089.
- Mackie RI, McSweeney CS, Aminov RI. 1999. Rumen, En: *Encyclopedia of Life Sciences*, London, England: Nature Publishing Company. Disponible en: <http://www.els.net>. Accedido: 12/03/2014.
- McDonald P, Edwards RA, Greenhalgh JFD, Morgan CA. 2006. *Nutrición Animal*. Editorial Acribia S.A. 6ta edición. Zaragoza, España.
- McDowell L, Conrad JH, Ellis GL. 1984. Mineral deficiencies and imbalances and their diagnosis. En, *Herbivore Nutrition in the Subtropics and Tropics*. MC Gilchrist, RI Mackie (Eds) Craighall, South Africa, the Science Press pp 67-88.
- McSweeney C, Mackie R. 2012. Microorganisms and ruminant digestion: State of knowledge, trends and future prospects. *FAO, Background Study Paper # 61, 62 p*. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/016/me992e/me992e.pdf>. Accedido: 9-03-2014.
- Milford R, Minson DJ. 1965. Intake of tropical pasture species. *Proc International Grassl Cong* 9: 815-822.
- Morgavi DP, Kelly WJ, Janssen PH, Attwood GT. 2012. Rumen microbial (meta)genomics and its application to ruminant production. *Animal* 7: 184-201.
- Nocek JE, Tamminga S. 1991. Site of digestion of starch in the gastrointestinal tract of dairy cows and its effect on milk yield and composition. *J Dairy Sci* 74: 3598-3629.
- Relling AE, Mattioli GA. 2003. Fisiología digestiva y metabólica de los rumiantes. En, *Fisiología Digestiva y Metabólica de los Rumiantes*. Editorial EDULP, Mar del Plata, Argentina, pp 5-73.
- Russell JB. 1998. Strategies that ruminal bacteria use to handle excess carbohydrate. *J Anim Sci* 76: 1955-1963.
- Russell JB, Rychlik JL. 2001. Factors that alter rumen microbial ecology. *Science* 292: 1119-1122.
- Satter LD, Roffler RE. 1977. Influence of nitrogen and carbohydrate inputs on rumen fermentation. En: *Recent advances in animal nutrition*. Butterworth Inc, Boston, MA. 285 pp.
- Stern, MS, Calsamiglia S, Endres MI. 1994. Dinámica del metabolismo de los hidratos de carbono y del nitrógeno en el rumen. En, *X Curso de Especialización FEDNA*. Madrid, España pp 1-18.
- Van Soest, P.J. 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, OR, USA
- Van Soest PJ. 1994. Microbes in the gut. En: *Nutritional Ecology of the Ruminant*. 2nd ed. Cornell University Press. Ithaca, NY, EEUU. pp 253-280.
- Yang JY, Seo J, Kim HK, Seo J, Ha JA. 2010. Nutrient Synchrony: Is it a Suitable Strategy to Improve Nitrogen Utilization and Animal Performance?. *Asian-Aust J Anim Sci* 23: 972 - 979.

[Volver a: Fisiología digestiva y manejo del alimento](#)