Fuentes comunes de error en la alimentación del ganado lechero en pastoreo: I. Predicción del consumo.

Ing. Agr. Pablo Chilibroste Facultad de Agronomía, EEMAC, Paysandú

Resumen

El control del consumo de forraje bajo pastoreo es un proceso complejo en el que intervienen múltiples factores interdependientes. La teoría de regulación física del consumo presenta limitaciones para exlicar los niveles de consumo voluntario observados en animales consumiendo forrajes frescos de alto valor nutritivo y bajo contenido de materia seca. En vacas lecheras el tiempo efectivo de pastoreo puede constituir una reestricción al consumos voluntario de materia seca. Una mejor capacidad predictiva del consumo voluntario de materiaseca en vacas lecheras en pastoreo requiere de una adecuada comprensión del proceso integrado ingestióndigestión.

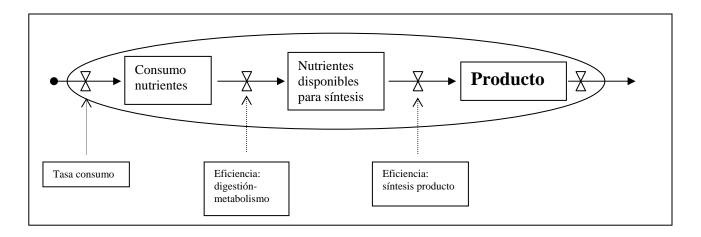
Summary

Control of voluntary dry matter intake under grazing is a complex process with several interrelated factors involved. The physical regulation theory has shown limitations to explain the low dry matter intake observed in lactating dairy cows fed with high quality fresh forages. The effective grazing time may become a constraint to higher levels of dry matter intake of lactating dairy cows. Improvements of the voluntary dry matter intake predictive capacity under grazing would require a proper understanding of the integrated ingestion-digestion processes.

1. Introducción

La cantidad de alimento que un animal puede consumir es, en forma individual, el factor mas importante en la determinación de la performance animal. La productividad de un animal dada cierta dieta, depende en más de un 70% (Waldo, 1986) de la cantidad de alimento que pueda consumir y en menor proporción de la eficiencia con que digiera y metabolice los nutrientes consumidos. En la Figura 1 se presenta un diagrama simplificado de la relación entre el consumo voluntario de materia seca (CVMS) y la productividad animal individual.

Figura 1. Relación consumo-productividad



Esta alta asociación entre el CVMS-y la productividad de un animal es la que ha motivado en los últimos 40 años, el desarrollo de una vasta investigación científica, tanto sobre los mecanismos de control del CVMS como en las posibilidades de estimarlo con buen nivel de precisión. La predicción del CVMS es de particular relevancia en el manejo de sistemas de producción, especialmente en aquellos casos en que el alimento es escaso. Estos dos componentes (conocimiento-predicción) están fuertemente ligados desde que una buena capacidad predictiva del CVMS, necesariamente requiere una adecuada comprensión de los mecanismos que regulan su control.

El objetivo de esta presentación es examinar algunas de las teorías mas comúnmente aceptadas en la explicación del control del CVMS en rumiantes, con énfasis en el consumo de forrajes bajo pastoreo

2. Consume la vaca lechera de acuerdo a su potencial?. Si no lo hace: donde está localizada la restricción?.

Estas preguntas simples en su formulación han sido el centro de mucha de la investigación llevada a cabo sobre el control del consumo en rumiantes. Se han identificado una larga lista de factores que afectan el consumo voluntario de materia seca (Ingvartsen, 1994) que se resumen en el Cuadro 1.

A pesar de la exhaustividad de la lista presentada en el Cuadro 1 es notoria la falta de elementos de **la pastura** tales como disponibilidad, estructura, densidad y/o altura del forraje y **del animal** tales como tasa de cosecha, estrategia de pastoreo, selectividad, etc., que son elementos relevantes en el análisis del control del consumo bajo pastoreo. Esta constatación no le quita valor al listado del Cuadro 1 que es producto de una extensa y exhaustiva revisión de literatura y resultado de muchos años de investigación analítica. Sí nos ubica en las dificultades para extrapolar automaticamente a nuestros sistemas pastoriles conocimiento y/o información generada en el hemisferio norte para sistemas de alimentación con animales en confinamiento.

Cuadro 1. Factores que afectan el consumo

Inherentes al animal	Inherentes al alimento	Inherentes al manejo y al ambiente		
Raza	Especie forrajera	Tiempo acceso al alimento		
Sexo	Composición de la dieta	Frecuencia de alimentación		
Genotipo	Composición química	Dieta completa o no		
Peso vivo	Digestibilidad	Anabólicos		
Etapa crecimiento	Cinética de degradación	Aditivos		
Edad	Cinética de pasaje	Sales minerales		
Producción de leche	Forma física	Disponibilidad de espacio		
Etapa lactancia	Forma de conservación	Tamaño comederos		
Preñez	Contenido materia seca	Fotoperíodo		
Historia nutricional	Calidad de fermentación	Temperatura		
Condición corporal	Palatabilidad	Humedad		
Enfermedades	Contenido grasa			

Cuando los animales están consumiendo forrajes como principal componente de la dieta "el llenado" o "regulación física" ha sido el mecanismo más comunmente aceptado como primer limitante al consumo de materia seca.

En condiciones de pastoreo el "comportamiento ingestivo" o la capacidad de adaptación de los animales a cambios en las propiedades físico-estructurales de la pastura ha recibido también considerable atención como limitante para lograr un alto consumo voluntario de materia seca (Hodgson, 1985, Laca *et al.*, 1992, 1994).

En los últimos años, factores tales como la presión osmótica en el líquido ruminal (Grovum, 1987) y/o la concentración de ácidos grasos volátiles (AGV) en animales consumiendo forrajes frescos de buena calidad (Van Vuuren, 1993) y/o la acumulación de productos de la fermentación incompleta de compuestos nitrogenados en ensilajes de pastura (Gill *et al.*, 1988; Van Os, 1997) han ganado aceptación para explicar los bajos consumos de nutrientes observados en esas condiciones.

Por último Forbes (1995) ha sugerido que múltiples factores no excluyentes pueden ser los responsables de un nivel sub-óptimo de consumo de materia seca en rumiantes, más que factores individuales mutuamente excluyentes. Mbanya *et al.* (1993) observaron depresión en el consumo de materia seca cuando combinaron llenado artificial del rumen e infusión de ácidos grasos volátiles en niveles en los que no habían producido ningún efecto depresor sobre el consumo cuando fueron suminstrados individualmente. Estos experimentos sustentan la hipótesis de aditividad de señales físicas y metabólicas involucradas en el control del consumo.

Esta contribución se centrará en la discusión de la *regulación física* y del *comportamiento ingestivo* como posibles mecanismos de reguladores del consumo voluntario de materia seca bajo pastoreo.

2.1. Regulación física del consumo

Una serie de trabajos en los años 60 (Balch and Campling, 1962; Blaxter *et al.*, 1961; Conrad *et al.*, 1964) dieron lugar al concepto de que la capacidad del tracto gastrointestinal sería el principal responsable del control del consumo en rumiantes. Si bien estos autores no hicieron referencia específica al rumen como el órgano limitante del consumo, hoy en día se lo reconoce como el compartimiento digestivo más importante en la determinación del consumo y digestión de dietas con alto contenido de pared celular. En la Figura 2 se presenta un esquema del funcionamiento de la teoría física de regulación del consumo.

En su formulación más general, esta teoría establece que el animal puede consumir hasta que el "nivel de llenado del rumen", produce una distensión de las paredes ruminales suficiente para activar los receptores mecánicos, quienes enviarían información al sistema nervioso central, que una vez procesada, señalaría el cese del consumo. La presión sobre las paredes del rumen es aumentada por el **consumo** de materia seca y aliviada por dos procesos simultáneos y competitivos: *degradación* del contenido ruminal a cargo de la microflora fermentativa y *pasaje* de las fracciones insolubles. Una vez que la presión sobre la pared ruminal es aliviada por el efecto combinado de estos dos procesos, el estímulo sobre los receptores desaparece y el consumo puede reiniciarse.

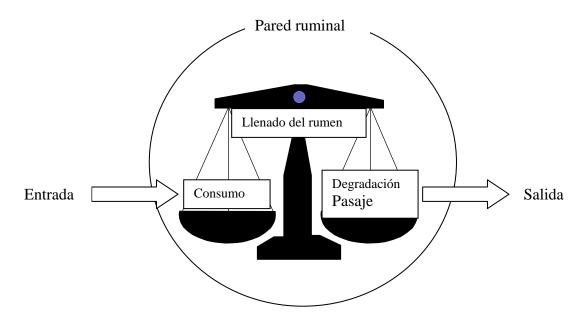


Figura 2. Esquema de la regulación física del consumo.

El concepto de que la capacidad del tracto digestivo, particularmente el rumen, está involucrado en el control del CVMS se ha basado en tres tipos de observaciones (Faverdin *et al.*, 1995):

- (a) la presencia de receptores mecánicos, sensibles a la distensión física en la pared ruminal,
- (b) los experimentos en los que se estudió el efecto sobre el CVMS de la inclusión de distintos tipos de material (en general indigestibles) en el rumen y
- (c) la relación entre el CVMS y digestibilidad de la MS

Receptores mecánicos

La existencia de receptores en el rumen sensibles a la distensión ha sido reportada en varias oportunidades (Grovum, 1987; Forbes, 1995). Un importante rol de los receptores mecánicos es el control de la motilidad gástrica. La actividad muscular del retículo-rumen causa que las partículas de alimento rocen contras las paredes y estimulen los receptores epiteliales, aunque el rol de esto receptores en el control del consumo no es aún totalmente claro (Forbes, 1995).

Tal vez uno de los trabajos más completos en el estudio del rol del aparato gastrointestinal sobre el CVMS fue realizado por Grovum (1979) en ovinos. El efecto del nivel de llenado, el lugar donde la distensión tuvo lugar, el efecto del estímulo mecánico de los receptores epiteliales en retículo y abomaso y las posibles interacciones entre ellos fue estudiado en una serie de experimentos. El papel del retículo en los proceso de regulación física, más que del rumen en su conjunto, quedó claramente establecido en estos trabajos.

Más recientemente, Faverdin *et al.* (1995) resumieron información de 20 experimentos en los que se simuló distintos niveles de llenado ruminal, introduciendo balones con agua, fibras de poliestireno y heno o digesta proveniente de otros animales. La relación entre los cambios en el CVMS y el volumen desplazado por los materiales introducidos en el rumen fueron analizados por regresión lineal. El análisis reflejó que la introducción en el rumen de 1 g de materia seca (digesta equivalente) produjo una reducción en el consumo diario de 0.59 g (r = 0.66) y 0.91 g (r = 0.80) en los experimentos que se utilizaron balones llenos de agua y heno o contenido ruminal, respectivamente.

Es de resaltar que si bien éstas evidencias experimentales reflejan una influencia del "llenado del rumen" sobre el consumo de materia seca, es notorio que los animales sometidos a los tratamientos descriptos, aún fueron hábiles para mantener un consumo elevado comparado con los animales testigos. Ya Balch and Campling (1962) por ejemplo, observaron con sorpresa que aún agregando balones con 45 kg de agua en el rumen (lo que hizo un total de contenido ruminal previo a la comida de 120 kg, 7 kg más que el máximo contenido ruminal observado por ellos mismos en los animales después de la comida), los animales fueron capaces de consumir aun 75% de su consumo normal.

Relación entre consumo voluntario y digestibilidad de la materia seca.

En la Figura 3 se presenta un esquema conceptual de la relación entre el consumo de materia seca y digestibilidad del alimento ofrecido. Este esquema que ha sido ampliamente

divulgado fue derivado del trabajo realizado por Conrad *et al.* (1964) quienes realizaron el análisis conjunto de 114 registros provenientes de experimentos de alimentación en el que fueron utilizadas vacas lecheras. Básicamente lo que el modelo plantea es que la relación entre consumo y digestibilidad es positiva en el rango de digestibilidades en que la regulación del consumo es por "llenado" y cero en el rango en que el control depende de los requerimientos energéticos del animal. El modelo asume que el animal procura un consumo constante de energía (determinado por sus requerimientos) y de ahí que una vez superado las limitantes físicas al consumo (punto de inflexión) el consumo de energía se mantiene constante y baja el consumo de materia seca al aumentar la digestibilidad o concentración energética de la dieta.

Conrad *et al.* (1964) establecieron que la cantidad de material indigestible presente en el tracto gastrointestinal determinó el consumo de alimento en los forrajes con digestibilidades (D) menores a 66% y que condiciones fisiológicas inherentes a los animales limitaron el consumo en los forrajes por encima de ese valor. El hecho de que el punto de inflexión entre las dos mecanismos haya sido establecido en 66% está directamente relacionado con las condiciones en que el experimento fue realizado y para el tipo de animal utilizado. NRC (1988) extendió este modelo para el cálculo de dietas para vacas lecheras, incluyendo los cambios en requerimientos de los animales. En esta formulación, el punto de inflexión entre los dos mecanismos de control se da a mayores niveles de D a medida que las dietas son ofrecidas a animales con mayores requerimientos.

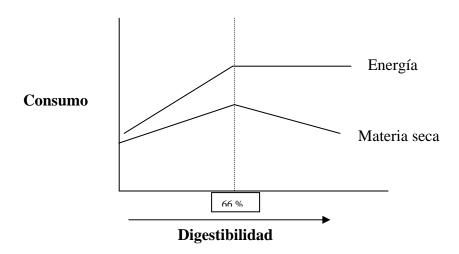


Figura 3. Relaci'on entre consumo y digestibilidad de la materia seca

A pesar de que este modelo ha sido ampliamente difundido y aceptado en la décadas de los sesentas y setentas como base para la comprensión del control del consumo en rumiantes ha sido progresivamente re-analizado y cuestionado.

Van Soest (1994) estableció que a pesar de que D y CVMS parecen interdependientes, los dos son dos parámetros independientes de la calidad de forraje. El consumo va a depender del volumen estructural del forraje y por tanto del contenido de fibra detergente neutro (FDN) mientras la D va a depender tanto del contenido de pared celular como de su disponibilidad para ser digerida. Un ejemplo comúnmente citado de este fenómeno es la diferencia de consumo entre leguminosas y gramíneas a favor de las primeras, cuando son comparados a similares niveles de D (Dulphy and Demarquilly, 1994). Van Soest (1994) mostró que la relación entre contenido de FDN del forraje y consumo fue lineal aún incluyendo forrajes con digestibilidades sobre 85 %. Concluyó que a pesar de que el mecanismo exacto que limita el consumo en respuesta al llenado no es aún bien conocido, para el caso de forrajes como única fuente de alimento, no hay evidencias de control del consumo por saciedad. Los animales consumen hasta completar una cierta capacidad de almacenar FDN en el rumen y una vez que el pool de FDN ha sido reducido a través de los procesos de degradación y pasaje, el animal está en condiciones de volver a consumir. Mertens (1987; 1994) aplicó este concepto a la predicción del consumo de materia seca y balance de dietas para vacas lecheras con buen suceso. Chilibroste et al., (1997a), desarrollaron un modelo de simulación para predecir el consumo de materia seca bajo diferentes condiciones de alimentación, basado en la hipótesis de regulación física (en términos de FDN) del consumo con buen nivel de asociación entre los valores simulados y los observados en experimentos controlados.

Ketelaars y Tolkamp (1992) analizando información proveniente de 831 diferentes tipos de forrajes (35 < D > 84), observaron que la relación entre consumo de materia orgánica por unidad de peso metabólico (CMO) y la digestibilidad de la materia orgánica (DMO) fue lineal, no detectándose ningún indicio de punto de inflexión. En el mismo trabajo, observaron que la relación entre CMO indigestible y DMO fue de tipo cuadrático es decir que el máximo CMO indigestible (o la máxima capacidad del tracto digestivo para transportar material no digerido) se dio a niveles intermedios de DMO. Es evidente que estas observaciones no concuerdan con el modelo bifásico de control del consumo presentado en la Figura 3.

Van Vuuren (1993) alimentó vacas Holstein-Friesian de alta producción con forraje fresco (*Lolium perenne*) en estado vegetativo y encontró que el contenido de FDN en el rumen estuvo siempre por debajo de los valores observados en animales similares consumiendo ensilaje de pastura o los reportados como máximos en la literatura. A partir de estas observaciones Van Vuuren concluyó que el llenado no es la principal restricción al consumo de vacas pastoreando forraje fresco de alta calidad. Alta concentración en rumen de los productos de la fermentación y/o el bajo contenido de materia seca de éstas pasturas son los factores resaltados como candidatos al control del consumo bajo estas condiciones.

2.2. Comportamiento ingestivo como regulador del consumo.

En condiciones de pastoreo el consumo puede ser expresado como el producto de la tasa de consumo (g/minuto) y el tiempo de pastoreo efectivo (minutos). La tasa de consumo a

su vez puede ser descompuesta como el producto entre tasa de bocados (bocados/minuto) y peso de cada bocado individual (g).

El peso de cada bocado se compone del volumen de forraje cosechado por el animal y la densidad del horizonte de pastoreo. El volumen cosechado en un bocado individual va a ser resultado de la profundidad de pastoreo (plano vertical) y del área que el animal es capaz de cubrir con la lengua. Estas relaciones se resumen en la Figura 4.

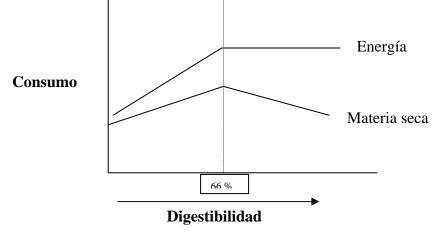
Tasa de Consumo Tiempo de X consumo diario pastoreo. (g/ minuto) (minutos/día) (g/día) Tasa Peso bocado bocado (bocados/ (gramos/ bocado) minuto) Densidad Volumen horizonte bocado pastoreo (cm³) (g/cm^3) Area Profundidad bocado bocado (cm²)

Figura 4. Consumo bajo pastoreo

2.2.1. Tasa de consumo

Una serie de trabajos de investigación realizados en los últimos años (Arias *et al.*, 1990; Ungar *et al.*, 1991; Penning *et al.*, 1991; Dougherty *et al.*, 1992; Laca *et al.*, 1992; 1994; Flores *et al.*, 1993). han identificado al *peso de bocado* como el componente determinante de la tasa de consumo instantánea en animales en pastoreo.

El peso o tamaño de bocado no puede ser predicho sólamente a partir de la disponibilidad de forraje. La descripción de la estructura de la pastura (altura, densidad, altura de las vainas) resulta imprescindible para comprender y cuantificar la ingestión de forraje por los animales en pastoreo. Actualmente se considera la altura del forraje disponible como la variable de la pastura más directamente asociada al tamaño de bocado y a la tasas de consumo instantáneo. Se han reportado relaciones lineales entre tamaño de bocado y altura de la pastura para un amplio rango de situaciones productivas (Hodgson 1985,



Forbes 1988, Demment *et al.*, 1995). En general a medida que la altura y/o la masa de forraje disponible para los animales disminuyen el peso de cada bocado individual declina y puede ser compensado, dentro de ciertos límites, por un aumento en el tiempo de pastoreo y en la tasa de bocado. Las posibilidades de compensación son limitadas ya que difícilmente los animales pueden superar tiempos de pastoreo de 10 a 11 horas/día (Stakellum y Dillon, 1989) ni aumentar la tasa de cosecha más allá de lo que le permite su anatomía bucal.

Conjuntamente con la altura del forraje disponible hay tres factores adicionales que deben ser considerados al momento de predecir el consumo de materia seca bajo pastoreo: densidad de la pastura, presencia de barreras físicas a la cosecha del forraje y contenido de materia seca del forraje.

Densidad de la pastura

En términos generales pasturas más densas permiten mayores tasas de consumo como consecuencia de mayores peso de bocados. Fisher *et al.* (1996), realizaron un experimento para evaluar el efecto de la densidad de la pastura sobre el consumo de materia seca y la producción y composición de la leche de vacas Holstein/Friesian pastoreando raigras perenne con una altura del forraje disponible de 10 cm. En el mismo trabajo se analizó la interacción entre densidad de forraje y tipo de suplemento (5 kg suplemento/día base almidón o fibra). En el Cuadro 2 se presenta un resumen de los principales resultados obtenidos por estos autores. Los animales con acceso a la pastura con mayor densidad de macollos vivos hicieron una mejor utilización del forraje disponible, lograron mayor consumo de materia seca y producción de leche.

Cuadro 2. Efecto de la densidad de la pastura sobre el consumo de materia seca y la

producción de leche

	Densidad de la pastura					
	Baja		Alta			
	Almidón	Fibra	Almidón	Fibra		
Densidad macollos vivos	13.7	12.9	30.6	24.1		
(* 1000 m ⁻²)						
Densidad macollos muertos	6.2	6.6	6.6	5.3		
(* 1000 m ⁻²)						
Utilización (%)	74.2	72.0	84.1	82.9		
Consumo (kg MS d ⁻¹)	11.0	12.2	14.2	14.8		
Leche (kg d ⁻¹)	23.9	22.7	26.6	24.9		
Leche corregida (kg d ⁻¹)	22.9	23.9	24.5	25.4		

Presencia de barreras físicas

La vaina de la hoja ha sido identificada como un límite físico por debajo del cual no les gusta pastorear a los animales (Hodgson, 1990). La presencia de cantidades crecientes de vainas de la hoja en el horizonte de pastoreo se constituye en una restricción a la cosecha de forraje por parte de los animales.

Arias *et al.* (1990) en un experimento con vaquillonas Aberdeen Angus pastoreando Festuca observaron que en ninguno de los tratamientos de pastoreo impuestos los animales pastorearon por debajo de 10 cm y que ninguno de los macollos del forraje residual muestreados mostró signos de pastoreo.

Wade (1991) estudió la dinámica de defoliación por vacas lecheras de una pastura de raigras perenne con el objetivo de caracterizar los cambios simultáneos en las características de la pastura, consumo de forraje y producción de leche. Las vacas pastorearon parcelas de 5 días de ocupación con una disponibilidad promedio de 25 kg de materia orgánica por vaca y por día. En el Cuadro 3 se resumen resultados de esta investigación

Cuadro 3. Dinámica de defoliación de una pastura de raigras.

Días pastoreo:	1	2	3	4	5
Consumo (kg MS d ⁻¹)	17.2	16.7	15.8	12.9	12.9
Digestibilidad (%)	85	84	83	82	82
Leche (kg d ⁻¹)	23.3	23.2	22.7	21.1	19.5
Altura 1 disp. (mm)	129	103	92	82	74
Altura 2 disp. (mm)	240	186	157	136	121
Altura vainas (mm)	84	87	85	82	78

Altura 1= determinaciones hechas con un disco que comprime la pastura; Altura 2= altura de la lámina extendida

A partir del tercer día de pastoreo se observó una caída pronunciada en el consumo de materia seca y en la producción de leche. También partir del tercer día la altura de las vainas de las hojas comenzaron a disminuir por lo que si éste nivel fuera una barrera

física al pastoreo se comportaría como una barrera móvil en función de la presión de pastoreo. Relacionando la evolución de la producción de leche con la de las características de la pastura Wade encontró el mejor ajuste con la fracción "lámina libre" calculada como la diferencia entre altura de la pastura y la altura de las vainas de las hojas. Esta relación confirma la importancia tanto de las características de la pastura previo al pastoreo como de la altura de las vainas de la hoja como fuentes de resistencia al consumo de forraje (Wade, 1991).

Contenido de humedad del forraje

En estudios con vacas estabuladas se ha demostrado que pasturas con bajo contenido de materia seca reducen el consumo de forraje a una tasa de 1 kg MS por cada 4 % de disminución en el contenido de MS por debajo del 18 % (Vérité and Journet, 1970). La reducción en el consumo puede estar dada por una limitación de tipo física ya que el agua está "entrampada" dentro de la estructura celular y sólo puede ser liberada a partir de la masticación durante la rumia.

Recientemente en un trabajo con vacas en pastoreo Gibbs *et al.* (1997) encontraron que la tasa de consumo de forraje fresco fue constante dentro del día mientras que la tasa de consumo de materia seca aumentó linealmente durante el día. El contenido de materia seca de la pastura también aumentó linealmente durante el día. Hasta qué punto los cambios observados en tasa de consumo a lo largo del día fueron provocados o no por los cambios asociados en el contenido de materia seca de la pastura es objeto de investigación actualmente.

2.2.2. Tiempo de pastoreo

En contraste con los importantes avances realizados en la comprensión y cuantificación de la tasa de consumo instantánea de rumiantes bajo pastoreo, mucho menores han sido los progresos en identificar los factores que controlan el tiempo de pastoreo. El tiempo de pastoreo parece ser el mayor mecanismo de compensación por el cual los animales pueden incrementar su consumo diario. Por ejemplo el mayor consumo de materia seca de vacas en lactación respecto a vacas secas (Demment *et al.*, 1995) es mediado básicamente por un mayor tiempo de pastoreo.

En bovinos normalmente se observan dos sesiones principales de pastoreo una en la mañana y otra de mayor magnitud en la tarde (Gibb *et al.*, 1997). Sesiones de pastoreo más largas en la tarde han sido observadas también en ovinos (Orr *et al.*, 1997). Ese patrón de pastoreo puede responder al ayuno obligado impuesto por el ordeñe en caso del ganado lechero (Rook *et al.*, 1994), cambios en la concentración de carbohidratos solubles de la pastura (Van Vuuren *et al.*, 1986) o contenido de materia seca (Gibb *et al.*, 1997) a lo largo del día. Aspectos relacionados con la evolución de la especie no deben ser descartados en la explicación de los patrones de pastoreo observados en ovinos y bovinos.

Chilibroste *et al.* (1997b; 1998) determinaron que la duración de la primer sesión de pastoreo y el consumo de materia seca posterior al ordeñe de la mañana fueron afectados por el tiempo de ayuno previo y por la inclusión o no de material indigestible en el rumen immediatemente previo al pastoreo. La interacción entre los dos factores en estudio tendió a ser positiva para tiempo de pastoreo lo que refuerza la idea de aditividad de señales en el control del tiempo de pastoreo para esas condiciones experimentales.

3. Integración ingestión - digestión

Los procesos de ingestión y digestión han sido estudiados en general en forma independiente y aislado uno del otro pero en la realidad ocurren en forma conjunta y con un alto nivel de interdependencia. Este aspecto ha resultado particularmente crítico en el área de alimentación de rumiantes en pastoreo. Los cambios observados en el comportamiento ingestivo y tasa de consumo de los animales: tiene implicancias en la tasa de digestión posterior: Si, no, como ¿?. Uno de los procesos claves que se ubica entre la ingestión y la digestión es la masticación del material ingerido (Ulyatt et al., 1986). La masticación es responsable de la reducción de tamaño de partícula del alimento ingerido, proceso obligado para permitir el comienzo de la digestón microbiana del material en el rumen.

Laca *et al.* (1994) han demostrado que los vacunos son capaces de cosechar y masticar forraje en un mismo bocado o movimiento mandibular. Por otro lado los animales son capaces de obtener altas tasas de consumo instantáneo a expensas de una reducción en la eficiencia de masticado durante la ingestión lo que redundaría en mayor tamaño de partícula en el rumen y mayores requerimientos de rumia para reducir tamaño de partícula y habilitar la degradación y pasaje del alimento.

Chiliborste *et al.* (1997b; 1998) han realizado una serie de experimentos en los que estudiaron el proceso de ingestión y digestión de vacas Holstein-Friesian pastoreando raigras perenne. En uno de los experimentos a las vacas se les permitió pastorear por 1, 1.75, 2.5 y 3.25 horas después de 16.5 horas de ayuno. El contenido y composición química del rumen antes e inmediatamente después del pastoreo, tasa de bocado durante el pastoreo y el tiempo efectivo que las vacas estuvieron pastoreando fueron registrados. En el Cuadro 4 se presenta resultados obtenidos en este experimento.

Cuadro 4. Efecto del tiempo de pastoreo permitido sobre el consumo de materia seca y el tamaño de diferentes pools en el rumen.

		Antes	Después del pastoreo					
Variabl	e	Pastoreo	Tratamientos (horas)		Pendiente	P		
Pastor	reo		1	1.75	2.5	3.25		
Tiempo	pastoreo (min)		60	103.2	120.0	149.0		***
Consun	no (Kg.).		3.52	4.35	4.80	5.73	0.74	***
Tasa co	onsumo Kg/100kgPV/h		0.61	0.43	0.33	0.30	0.07	***
Peso bo	ocado (g)		0.97	0.77	0.73	0.71	0.13	**
Contenido ruminal								
Total	(Kg.)	50.6	74.0	77.0	75.1	79.7	2.0	NS
MS	(Kg.)	4.8	7.9	8.2	8.3	9.2	0.5	*
FDN	(Kg.)	2.5	3.7	4.0	4.0	4.4	0.3	NS
Productos fermentación								
AGV	(mol)	2.42	3.37	5.04	5.84	7.81	1.88	**
NH4	(g)	2.79	3.85	6.20	5.61	7.18	1.30	*

Hay una serie de elementos a destacar del Cuadro 4:

- Las vacas no utilizaron todo el tiempo disponible para pastorear aún habiendo ayunado la noche previa, lo cual aseguró que los animales ingresaron con hambre a la parcela.
- La tasa de consumo fue muy alta en la primer hora de pastoreo y luego declinó a medida que la sesión de pastoreo se prolongó.
- El peso de bocado también disminuyó una vez transcurrido la primer hora de pastoreo
- El contenido de materia seca en el rumen tendió a ser mayor a medida que avanzó la sesión de pastoreo pero no se detectaron diferencias significativas en el contenido total (materia seca más líquido) de material en el rumen. Esta aparente contradicción respondió a los cambios que se dan en el contenido de materia seca del contenido ruminal a medida que avanzó la sesión de pastoreo.
- El pool de AGV en el rumen aumentó linealmente con el tiempo de pastoreo. Es significativo el hecho de que el pool de AGV aún después de una hora de pastoreo fue similar a los valores previos al pastoreo y recién a partir de 1.75 horas los valores aumentaron significativamente.

Normalmente se acepta que los componentes solubles de los alimentos que forman parte del contenido celular se degradan en forma total e inmediatamente de ingerido el alimento. El comportamiento del pool de AGV en nuestros experimentos estaría indicando que la liberación de los componentes solubles desde las células no fue inmediata y que sufrió " cierta demora antes de hacerse disponible para los microorganismos ruminales. La liberación de los componentes solubles de la células requieren de masticación (Ulyatt, 1986) que en los animales en pastoreo puede ocurrir durante la ingestión de forraje o a través de la rumia posterior al proceso de ingestión. En este caso es probable que la alta tasa de ingestión observada en los animales durante la primer hora de pastoreo haya sido a expensas de una baja eficiencia de masticación durante la ingestión y baja selectividad del alimento consumido. El tiempo de pastoreo (Cuadro 4) revela que solamente los animales en las sesiones de pastoreo más cortas pastorearon durante todo el tiempo disponible. Los otros tratamientos interrumpieron el

pastoreo y tuvieron un período de rumia antes de retomar la actividad nuevamente. Análisis adicionales tales como la distribución de tamaño de partícula (Chilibroste *et al.*, 1998) y la fermentabilidad (Chilibroste, datos no publicados) del contenido ruminal reafirmaron la idea de que la eficiencia de masticación durante la ingestión fue muy baja y que sólo después de una sesión de rumia "obligada" se redujo el tamaño promedio de partículas en el rumen, aumentó el porcentaje de materia seca del contenido ruminal y aumentó significativamente la concentración de AGV. En este sentido es probable que el "llenado" del rumen entendido como contenido total (volumen más que peso) puede haber señalado el cese del consumo inicialmente. La alta concentración y cantidad absoluta de AGV y nitrógeno en el rumen puede haber sido responsable del control del consumo en otros momentos del día.

4. Conclusiones

- El control del consumo de forraje bajo pastoreo es un proceso complejo en el que intervienen múltiples factores interdependientes. La teoría de regulación física del consumo presenta limitaciones para exlicar los niveles de consumo voluntario observados en animales consumiendo forrajes de alto valor nutritivo y bajo contenido de materia seca. En vacas lecheras el tiempo efectivo de pastoreo puede constituir una reestricción importante a mayores consumos de materia seca.
- Las características estructurales no-nutricionales del tapiz tales como disponibilidad, altura del forraje disponible, altura de las vainas de la hoja y la densidad son determinantes del tamaño y peso de bocado, principal componente de la tasa de consumo instantánea.
- Una mejor comprensión del proceso *ingestión-digestión* en rumiantes bajo pastoreo va a permitir definir mejores estrategias de uso del recurso alimenticio más barato que disponemos: *el pasto*.

Literatura

Arias, J.E., Dougherty, C.T., Bradley, N.W., Cornelius, P.L., & Lauriault, L.M. (1990). Structure of tall fescue swards and intake of grazing cattle. *Agronomy Journal*, 82, 545-548.

Balch, C.C., & Campling, R.C. (1962). Regulation of voluntary food intake in ruminants. *Nutrition Abstracts and Reviews*, *32*, 669-686.

Blaxter, K.L., Wainman, F.W., & Wilson, R.S. (1961). The regulation of food intake by sheep. *Animal Production*, *3*, 51-61.

Chilibroste, P., Aguilar, C., & Garcia, F. (1997). Nutritional evaluation of diets. Simulation model of digestion and passage of nutrients through the rumen-reticulum. *Animal Feed Science and Technology*, 68, 259-275.

Chilibroste, P., Tamminga, S., & Boer, H. (1997). Effect of length of grazing session, rumen fill and starvation time before grazing on dry matter intake, ingestive behaviour

and dry matter rumen pool sizes of grazing lactating dairy cows. *Grass and Forage Science*, 52, 249-257.

Chilibroste, P., Tamminga, S., Van Bruchem, J., & Van der Togt, P.L. (1998). Effect of allowed grazing time, inert rumen bulk and length of starvation before grazing, on the weight, composition and fermentative end-products of the rumen contents of lactating dairy cows. *Grass and Forage Science*, 53,

Conrad, H.R., Pratt, A.D., & Hibbs, J.W. (1964). Regulation of feed intake in dairy cows. I. Changes in importance of physical and physiological factors with increasing digestibility. *Journal of Dairy Science*, 47, 54-62.

Demment, M.W., Peyraud, J.-L., & Laca, E.A. (1995). Herbage intake at grazing: a modelling approach. In M. Jornet, E. Grenet, M.-H. Farce, M. Theriez, & C. Demarquilly (Eds.), Recent developments in the Nutrition of Herbivores. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Hervivores. (pp. 121-141). Paris: INRA Editions.

Dougherty, C.T., Bradley, N.W., Lauriault, L.M., Arias, J.E., & Cornelius, P.L. (1992). Allowance-intake relations of cattle grazing vegetative tall fescue. *Grass and Forage Science*, 47, 211-219.

Dulphy, J.P., & Demarquilly, C. (1994). The regulation and prediction of feed intake in ruminants in relation to feed characteristics. *Livestock Production Science*, *39*, 1-12.

Faverdin, P., Baumont, R., & Ingvartsen, K.L. (1995). Control and prediction of feed intake in ruminants. In M. Jornet, E. Grenet, M.-H. Farce, M. Theriez, & C. Demarquilly (Eds.), *Recent developments in the Nutrition of Herbivores. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Hervivores.* (pp. 95-120). Paris: INRA Editions.

Fisher, G.E.J., Dowdeswell, A.M., & Perrot, G. (1996). The effect of sward characteristics and supplement type on the herbage intake and milk production of summer-calving cows. *Grass and Forage Science*, 51:116-120.

Flores, E.R., Laca, E.A., Griggs, T.C., & Demment, M.W. (1993). Sward height and vertical morphological differentiation determine cattle bite dimensions. *Agronomy Journal*, 85, 527-532.

Forbes, J.M. (1995). *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*. Wallingford, Oxon oX10 8 DE, UK: CAB INTERNATIONAL.

Forbes, T.D.A. (1988). Researching the plant-animal interface: The investigation of ingestive behavior in grazing animals. *Journal of Animal Science*, 66, 2369-2379.

Gibb, M.J., Huckle, C.A., & Nuthall, R. (in press). Effect of time of day on grazing behaviour by lactating dairy cows. *Grass and Forage Science*,

Gill, M., Rook, A.J., & Thiago, L.R.S. (1988). Factors affecting the voluntary intake of roughages by the dairy cow. In P.C. Garnsworthy (Ed.), *Nutrition and Lactation in the Dairy Cow.* (pp. 262-279). London: Butterworths.

Grovum, W.L. (1979). Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 2. The role of distension and tactile input from compartiments of the stomach. *British Journal of Nutrition*, 42, 425-435.

Grovum, W.L. (1987). A new look at what is controlling feed intake. In F.N. Owens (Ed.), *Symposium Proceedings, Feed intake by Beef Cattle.* (pp. 1-40). Stillwater, Oklahoma: Oklahoma State University.

Hodgson, J. (1985). The control of herbage intake in the grazing ruminant. *Proceedings of the Nutrition Society, Uk, 44*, 339-346.

Hodgson, J. (1990). *Grazing management. Science into practice*. Logman Scientific & Technical: Harlow.

Ingvartsen, K.L. (1994). Models of voluntary food intake. *Livestock Production Science*, 39, 19-38.

Ketelaars, J.J.M.H., & Tolkamp, B.J. (1992). Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants. 1. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livestock Production Science*, 30, 269-296.

Laca, E.A., Ungar, E.D., & Demment, M.W. (1994). Mechanisms of handling time and intake rate of a large mammalian grazer. *Applied Animal Behaviour Science*, *39*, 3-19.

Laca, E.A., Ungar, E.D., Seligman, N., & Demment, M.W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47, 91-102.

Mbanya, J.N., Anil, M.H., & Forbes, J.M. (1993). The voluntary intake of hay and silage by lactating cows in response to ruminal infusion of acetate or propionate, or both, with or without distension of the rumen by a balloon. *British Journal of Nutrition*, 69, 713-720.

Mertens, D.R. (1987). Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. *Journal of Animal Science*, 64, 1548-1558.

Mertens, D.R. (1994). Regulation of forage intake. In G.C. Fahey, M. Collins, D.R. Mertens, & L.E. Moser (Eds.), *Forage Quality, Evaluation and Utilization*. (pp. 450-

- 493). Madison, WI: American society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America.
- NRC. (1988). *Nutrients requirements of dairy cattle*. Washington, D.C. National Academy Press.
- Orr, R.J., Penning, P.D., Harvey, A., & Champion, R.A. (1997). Diurnal patterns of intake rate by sheep grazing monocultures of ryegrass or white clover. *Applied Animal Behaviour Science*, 52, 65-77.
- Penning, P.D., Rook, A.J., & Orr, R.J. (1991). Patterns of ingestive behaviours of sheep continuously stocked on monocultures of ryegrass or white clover. *Applied Animal Behaviour Science*, *31*, 237-250.
- Rook, A.J., Huckle, C.A., & Wilkins, R.J. (1994). The effects of sward height and concentrate supplementation on the performance of spring calving dairy cows grazing perennial ryegrass-white clover swards. *Animal Production*, 58, 167-172.
- Stakelum, G., & Dillon, P. (1989a). The effect of herbage mass on the herbage intake and grazing behaviour of dairy cows. *Proceedings of the Xvi International Grassland Congress*, 4 11 October 1989, Nice, France, 1157-1158.
- Ulyatt, M.J., Dellow, D.W., John, A., Reid, C.S.W., & Waghorn, G.C. (1986). Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum [Review]. In L.P. Milligan, W.L. Grovum, & A. Dobson (Eds.), *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants*. (pp. 498-515). Englewoods Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Ungar, E.D., Genizi, A., & Demment, M.W. (1991). Bite dimensions and herbage intake by cattle grazing short hand-constructed swards. *Agronomy Journal*, 83, 973-978.
- Van OS, M. (, 1997). Role of ammonia and biogenics amines in intake of grass silage by ruminants. Wageningen Agricultural University.
- Van Soest, P.J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. Ithaca: Cornell University Press.
- Van Vuuren, A.M. (1993). Digestion and nitrogen metabolism of grass fed dairy cows. Wageningen Agricultural University.
- Van Vuuren, A.M., Koelen, C.J.v.d., & Vroons de Bruin, J. (1986). Influence of level and composition of concentrate supplements on rumen fermentation patterns of grazing dairy cows. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, *34*, 457-467.

Vérité, R., & Journet, M. (1970). Influence de la teneur en eau et de la déshydratation de l'herbe sur sa valeur alimentaire pour les vaches laitiéres. *Annales de Zootechnie*, 19, 255-268.

Wade, M.H. (, 1991). Factors affecting the availability of vegetative lolium perenne to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing method. Université de Rennes, France;

Waldo, D.R. (1986). Effect of forage quality on intake and forage-concentrate interactions. *Journal of Dairy Science*, 69, 617-631.