

FERMENTACIÓN EN EL RUMEN, SUS PRODUCTOS Y EL BALANCE DE NUTRIENTES

Arthur A. Owen**

RESUMEN

La nutrición de rumiantes contempla la correcta nutrición de dos entes: la microbiota que habita el rumen, y el animal en sí (vaca, novillo, etc). A nivel de tejido, el animal-rumiante tiene requerimientos nutricionales similares a los de cualquier mamífero. La microbiota del rumen transforma proteína vegetal verdadera y nitrógeno no proteico en aminoácidos y carbohidratos solubles y refractarios en fuentes de energía para el animal. Entre otros nutrimentos menores, los dos más importantes requeridos por la microbiota son el amoníaco y los carbohidratos fermentales. La manipulación de estos nutrientes determinará el tipo de fermentación que se da en el rumen, y éste, a su vez, afectará el balance de los nutrientes absorbidos que llegan al tejido animal. De particular interés son las relaciones ácidos grasos volátiles (AGV) cetogénicos: glucogénicos y energía a proteína.

INTRODUCCIÓN

Cuando se habla de la nutrición de rumiantes, animales que tienen tres estómagos o comportamientos que anteceden al cuarto estómago, al verdadero llamado abomaso, se refiere a la nutrición de un grupo de animales colectivamente denominamos poligástricos. Los poligástricos tienen una gran ventaja sobre los animales monogástricos (poseen un solo estómago) como el cerdo, las aves y el hombre, cual es la de que pueden mantenerse, crecer y reproducirse alimentándose exclusivamente con forrajes, mientras que los monogástricos no lo pueden hacer.

Los monogástricos no pueden obtener mayor provecho alimenticio de los forrajes, porque no pueden transformar los carbohidratos complejos que componen la pared celular (en adelante lo lla-

maremos genéricamente "FIBRA") de las plantas, en otros compuestos más simples, útiles para su metabolismo.

El poligástrico, en cambio, puede convertir en su panza (rumen) compuestos complejos a compuestos sencillos, mediante la fermentación, llevada a cabo por una serie de microorganismos que habitan simbióticamente en los preestómagos; otra ventaja que tienen los poligástricos sobre los monogástricos, es que en el rumen habitan microorganismos que pueden utilizar el llamado Nitrógeno no proteico (NNP), o sea compuestos como la urea, mientras que el segundo grupo de animales no pueden utilizar el NNP.

Estas ventajas alimenticias que tienen los poligástricos sobre los monogástricos, se deben al pro-

* Curso Nacional de Ganado de Leche. Instituto Colombiano Agropecuario, I.C.A. C.I. Tibaitatá. Octubre 22 al 27 de 1990.
** Ingeniero Agrónomo, M.Sc, Ph.D. en Nutrición Animal. Grupo Bovinos ICA, C.I. Palmira y Profesor de Nutrición Animal, Facultad de Zootecnia. Universidad Nacional, Seccional Palmira.

ceso de fermentación que sufren los alimentos antes de llegar al estómago verdadero. En este artículo se revisan y discuten los conceptos de fermentación, los productos resultantes de este proceso y el aporte de nutrientes o el balance de éstos al tejido animal (vaca, novillo, etc).

DESARROLLO

FIBRA, PARED CELULAR Y CELULOSA

Los microorganismos que habitan el rumen son los encargados de digerir las paredes celulares de los pastos y otros forrajes mediante el proceso de la fermentación. Para entender mejor la composición de la pared celular, en la Figura 1 se presenta el esquema simplificado de la marcha analítica para el análisis químico de los forrajes, usando métodos por detergentes, denominado también de "Van Soest".

El método consiste, básicamente, en: una muestra de forraje es tratada con un reactivo "detergente neutro", este reactivo rompe la "cápsula" de fibra que rodea y protege el interior de la célula o citoplasma y solubiliza todo su contenido. Para tratar de dilucidar lo que sucede a nivel de tejido celular vegetal, en la Figura 2 se aprecia el muro o pared que forma una especie de cápsula alrededor del interior de la célula protegiéndola. Pues bien, este muro está compuesto básicamente de celulosa, hemicelulosa y lignina, compuestos que solamente pueden ser total o parcialmente digeridos, mejor dicho, transformados por los microorganismos del rumen.

Retomando el análisis Van Soest, al liberar y solubilizar todo el contenido interior de la "cápsula de fibra", por acción del reactivo detergente neutro, lo que queda es un residuo fibroso denominado "Fibra Detergente Neutro" (FDN). De tal manera, el análisis de Van Soest separa el tejido vegetal en dos porciones cuantificables:

1. El contenido celular y
2. La pared celular, fracciones que suman el 100%.

El análisis Van Soest no se detiene allí, sino que continúa con el objeto de dar una descripción cuantificada de los componentes de la FDN. Este primer residuo, la FDN, es tratada con el reactivo detergente ácido, el cual solubiliza la hemicelulosa, que al separarse del resto, deja un nuevo residuo denominado: Fibra Detergente

Ácido ("FDA"). La fibra detergente ácido está compuesta fundamentalmente de:

1. Celulosa y
2. Lignina.

Luego, para separar la celulosa del residuo FDA, esta última se trata con ácido sulfúrico al 72%, quedando un último residuo que es esencialmente lignina, aún cuando ésta pueda estar combinada con algo de cutina y sílice.

La celulosa es el compuesto que se encuentra en mayor proporción en la pared celular y, por ende, el más abundante en el reino vegetal. En la Figura 3, se presentan las estructuras químicas del almidón y de la celulosa, para efectos comparativos. Resulta interesante apreciar que los dos compuestos, la celulosa y el almidón, están hechos del mismo material, del monosacárido glucosa. Esencialmente, en lo único en que se diferencian estos dos compuestos es en la forma como están enlazados entre sí las moléculas de glucosa para dar origen a uno u otro polímero. En la molécula de almidón, el enlace básico es el alfa uno, alfa cuatro (el de la ramificación para formar Maltosa es el uno seis), mientras que en la celulosa el enlace básico es el Beta uno, alfa cuatro. Esto puede parecer muy simple, pero desde el punto de vista químico-nutricional tiene enorme importancia.

A nivel del intestino, tanto los monogástricos como los poligástricos son capaces de digerir el almidón y liberar las moléculas de glucosa para absorberlas. Esto no ocurre con la celulosa, porque ni el monogástrico *ni el poligástrico* pueden digerir la celulosa a nivel del intestino delgado, por la simple razón de que no sintetizan las enzimas "celulosa", que es aquella capaz de romper el enlace Beta uno, alfa cuatro, para liberar las moléculas de glucosa del polímero. Sin embargo, algunos microorganismos del rumen sintetizan la celulosa y son capaces de digerirla, lo que permite que los poligástricos puedan aprovechar este compuesto en su nutrición.

SIMBIOSIS: MICROORGANISMOS-ANIMAL

Anteriormente se explicó que los microorganismos, y en especial las bacterias, digieren las paredes celulares o fibra y en especial la celulosa, y que esto ocurre en el interior del rumen, compartimiento que le ofrece a las bacterias todas las condiciones para una vigorosa fermentación, proceso por el cual éstas obtienen la ener-

SISTEMA DETERGENTE DE ANALISIS DE FORRAJES

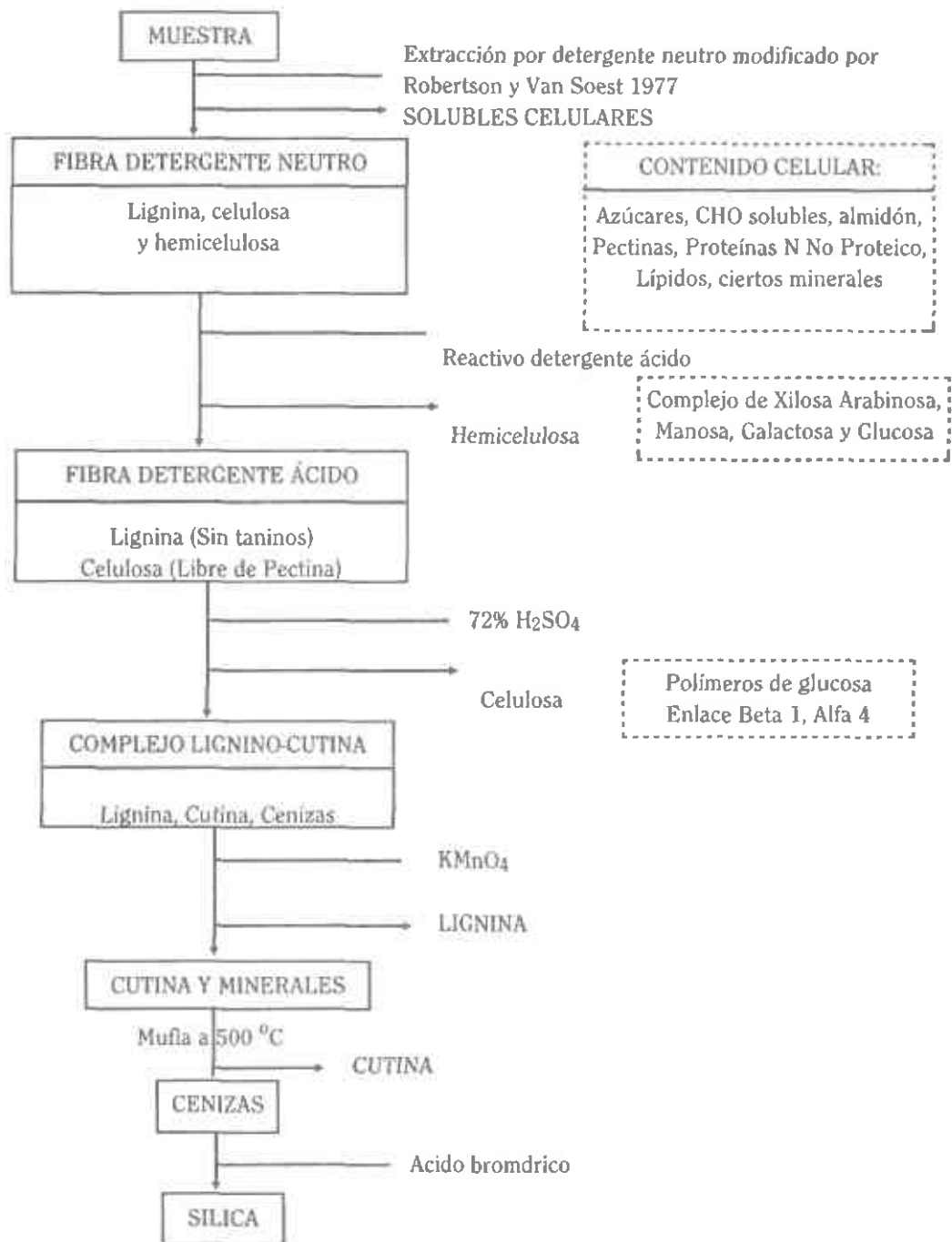


FIGURA 1. Esquema simplificado de la marcha analítica para el análisis de forrajes por el sistema Van Soest.

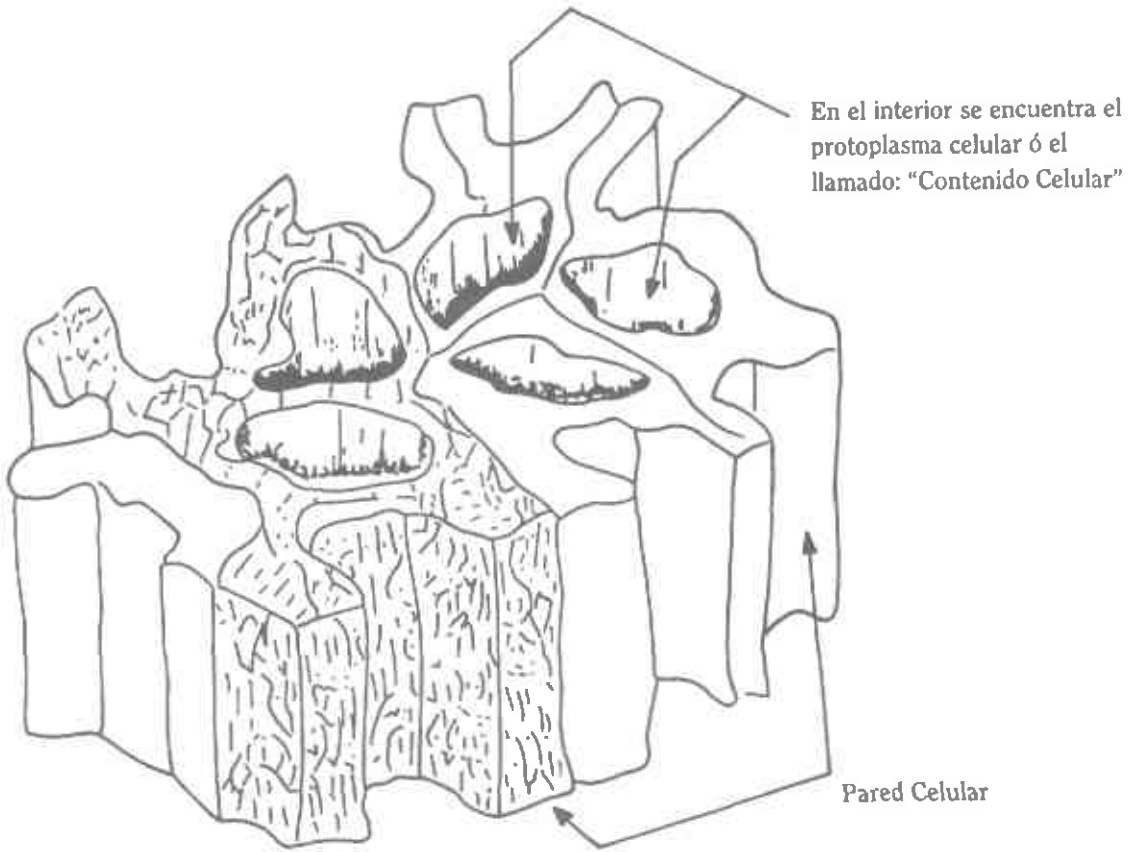


FIGURA 2. Ilustración imaginativa del autor de una célula, donde se trata de proyectar la compleja asociación entre los tres componentes principales (celulosa, hemicelulosa y lignina) de la pared celular.

A. A. OWEN

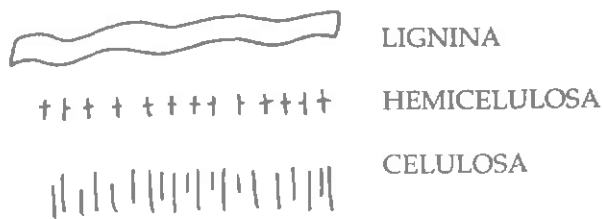
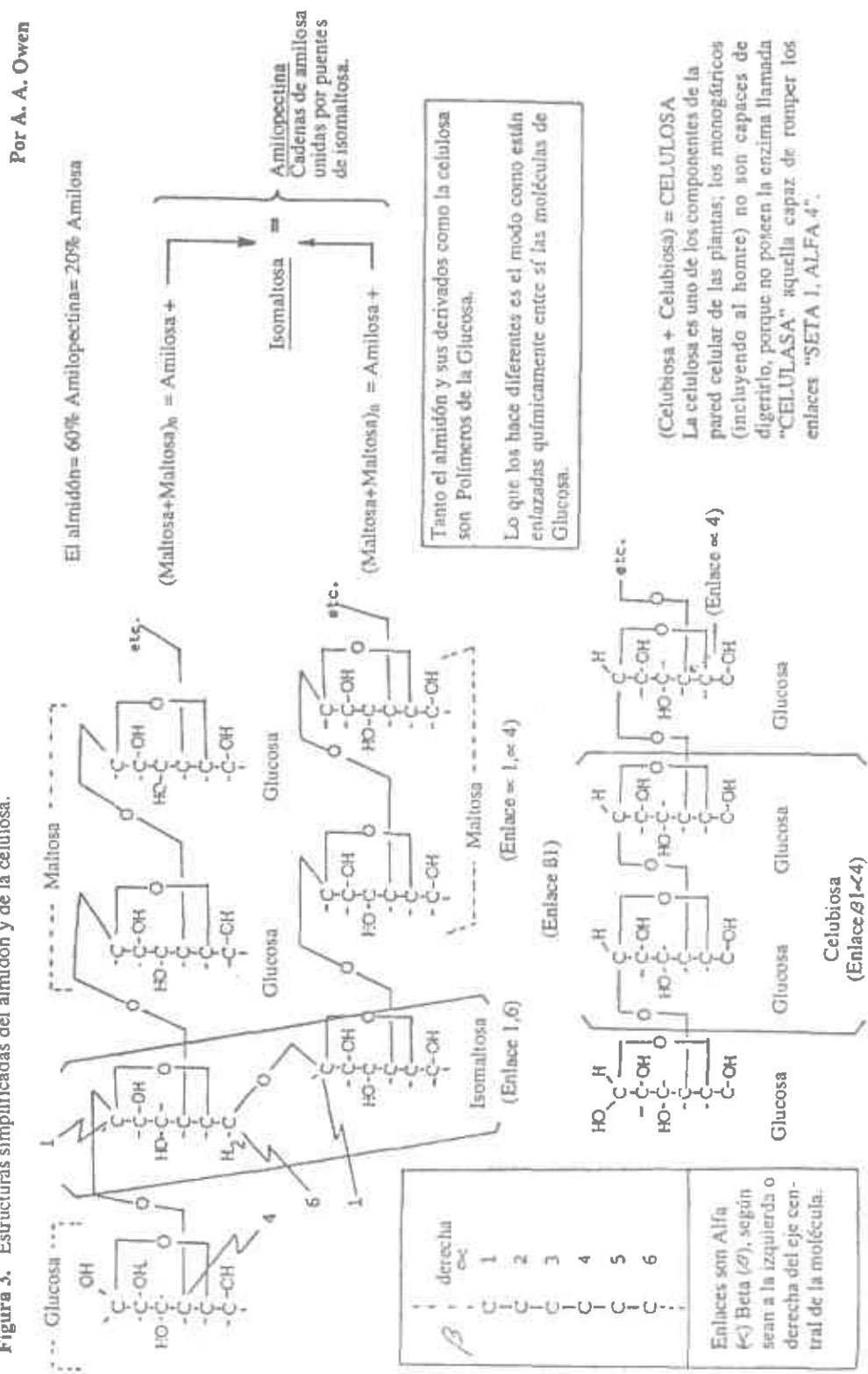


Figura 3. Estructuras simplificadas del almidón y de la celulosa.



gía que requieren para su crecimiento y multiplicación.

En la Figura 4, se presenta la interrelación entre los alimentos, los microorganismos y el animal (vaca, novillo, etc). En la Figura, se aprecia que el alimento (A) que llega al rúmen, provee nutrientes tanto a los microorganismos (B) como al animal (C). El lector debe notar que las flechas entre "A" y "B", y "A" y "C", van en un sólo sentido, mientras que la flecha entre "B" y "C" es de doble vía.

Esto quiere decir que tanto el animal (C) y los microorganismos (B), dependen del alimento que consume la vaca o el novillo..., pero los microorganismos (B) y el animal (C) dependen mutuamente el uno del otro. El animal, a través de su rúmen, le proporciona a las bacterias un recinto, una batea de fermentación con todos los factores y/o condiciones que aparecen en la Figura 4. Por su parte, los microorganismos hacen su propio aporte al animal: digestión de la fibra.

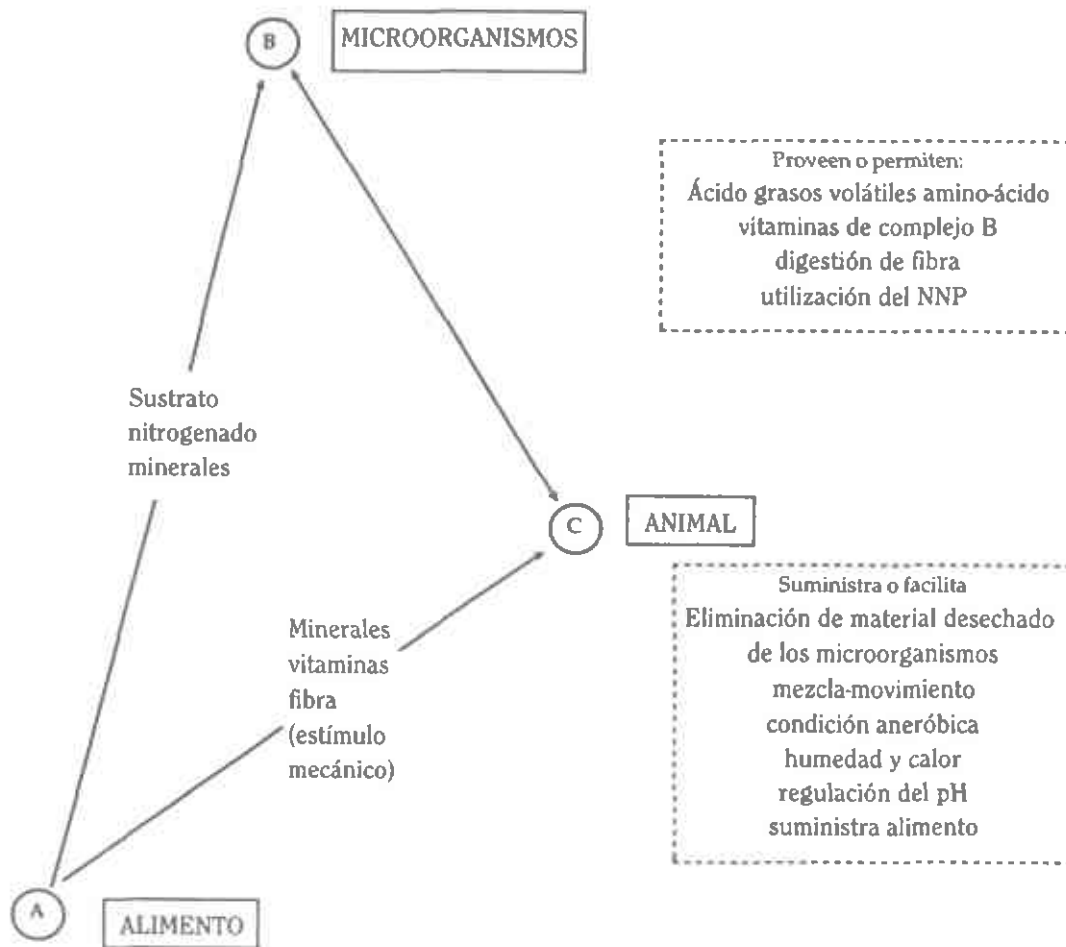


FIGURA 4. Interrelación: alimento - microorganismos - animal. La flecha continúa de dos vías señala la interacción: microorganismo - animal, es decir depende mutuamente e influyen el uno sobre el otro.

Este arreglo entre los microorganismos que habitan el rumen y el animal, es un clásico ejemplo de SIMBIOSIS, en la cual se benefician la "colonia microbiana" y el animal. La "colonia microbiana" no desaparece, aún cuando considerables porciones de ésta, a ciertos intervalos, son engullidas, o mejor dicho, pasan del rumen al intestino del animal donde son digeridas.

Resulta que las bacterias y demás microorganismos (protozoarios y hongos) que habitan el rumen, no sólo fermentan las paredes celulares de los tejidos vegetales, sino que también fermentan las proteínas verdaderas (como torta de soya, etc) como las no verdaderas, denominadas "nitrógeno no proteico" (NNP) como la urea; en este último caso, se habla más de hidrólisis en vez de fermentación.

En la Figura 5 se presentan, en forma resumida, los contenidos de los forrajes, las transformaciones que sufren, los procesos que se llevan a cabo en el rumen, los productos que resultan por la acción (principalmente fermentativa) de los microorganismos y el aporte nutricional para el animal.

Al examinar los principales componentes de los forrajes, se puede deducir que los que mayor transformación sufren en el rumen son las proteínas y los carbohidratos, sean estos últimos complejos polímeros como la celulosa o almidón y azúcares sencillos, pues los minerales no sufren transformaciones; los ácidos grasos de cadena larga (AGCL) apenas sufren hidrogenación si son insaturados y las vitaminas son parcialmente utilizadas por los microorganismos, pero muchas pasan intactas al intestino delgado.

Esto indica que los dos sustratos principales de las bacterias son:

1. Los carbohidratos y
2. Las proteínas. Los primeros son convertidos a ácidos grasos volátiles (AGV) principalmente acetato, propionato y butirato, constituyendo la mayor fuente de energía para el animal rumiante alimentado con sólo forrajes. Por su parte, las proteínas del alimento son convertidas en proteína bacteriana que, a su vez, constituyen la principal fuente de aminoácidos para el animal.

FERMENTACIÓN RUMINAL

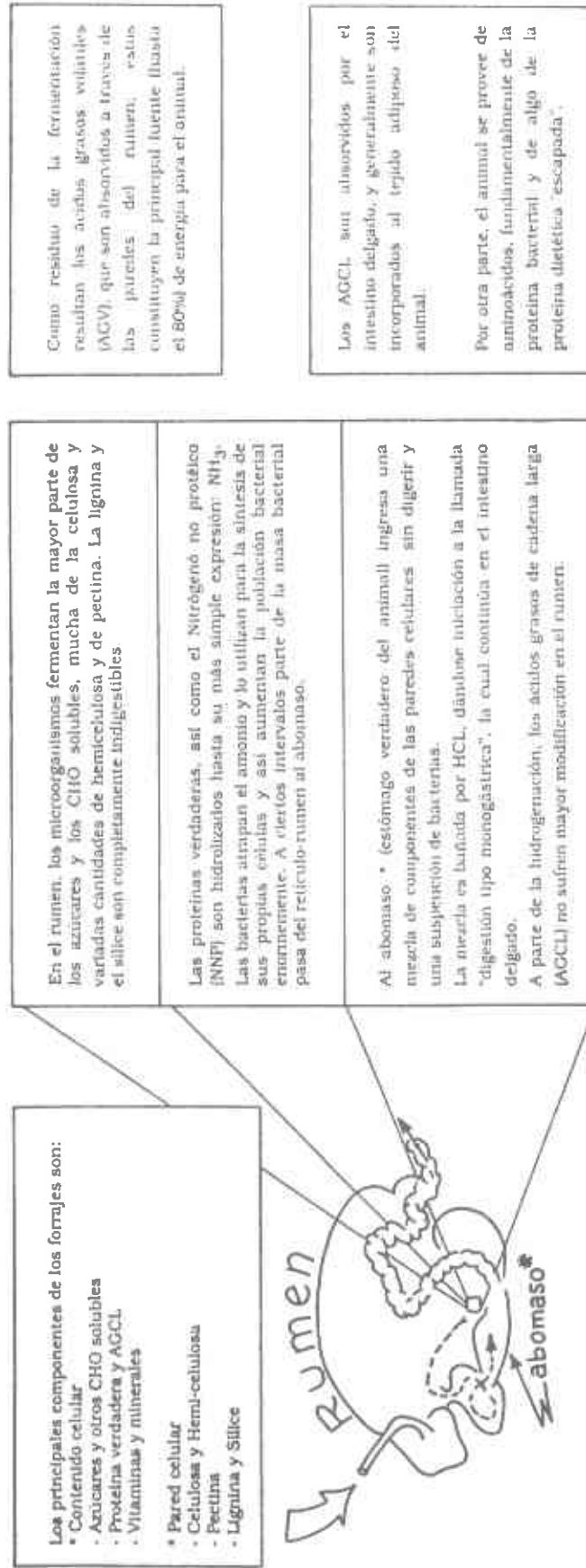
Como ya se dijo, los dos principales sustratos de los microorganismos son los carbohidratos y las

proteínas. La Figura 6 muestra tres aspectos de lo que ocurre en el rumen.

1. Los ácidos grasos de cadena larga (AGCL), las vitaminas y los minerales son parcialmente utilizados por los microorganismos y buena parte de estos nutrientes pasan sin mayor transformación al intestino delgado animal, donde son absorbidos.
2. Los carbohidratos sencillos o complejos son fermentados en mayor o menor grado y convertidos en ácidos grasos volátiles (AGV), principalmente: acetato, propionato y butirato. Estos AGV son absorbidos por las paredes del rumen y pueden representar hasta el 80% de la fuente de energía del animal. Es de destacar que los AGV son el resultado (desechos) del proceso de fermentación; en otras palabras, los AGV se pueden visualizar como la "excreta" de los microorganismos, excreta que se convierte en crucial fuente de energía para el animal.
- 3) Los microorganismos en su afán de proveerse de amoníaco (NH_3), también fermentan o destruyen las proteínas verdaderas (como las presentes en las tortas de semilla oleaginosas), e hidrolizan compuestos nitrogenados sencillos como la urea. El hecho a destacar es que al liberarse el NH_3 , este radical es atrapado por las células microbianas, las cuales lo utilizan para sintetizar proteínas (células) microbianas; además, aquella cantidad de NH_3 que excede la capacidad de la población microbiana de atraparlo, será absorbida por las paredes del rumen a sangre, por donde llega al hígado donde es convertida la mayor parte en urea y excretada (la urea) por vía renal. En la Figura 6 se indica que a ciertos intervalos la población microbiana aumentada en número, junto con una mezcla líquida de compuestos parcialmente digeridos y sin digerir, es arrastrada al intestino delgado, en donde las células microbianas, principalmente bacterias, que están compuestas en su mayor parte por proteína, constituyen la más importante fuente de aminoácidos para el animal.

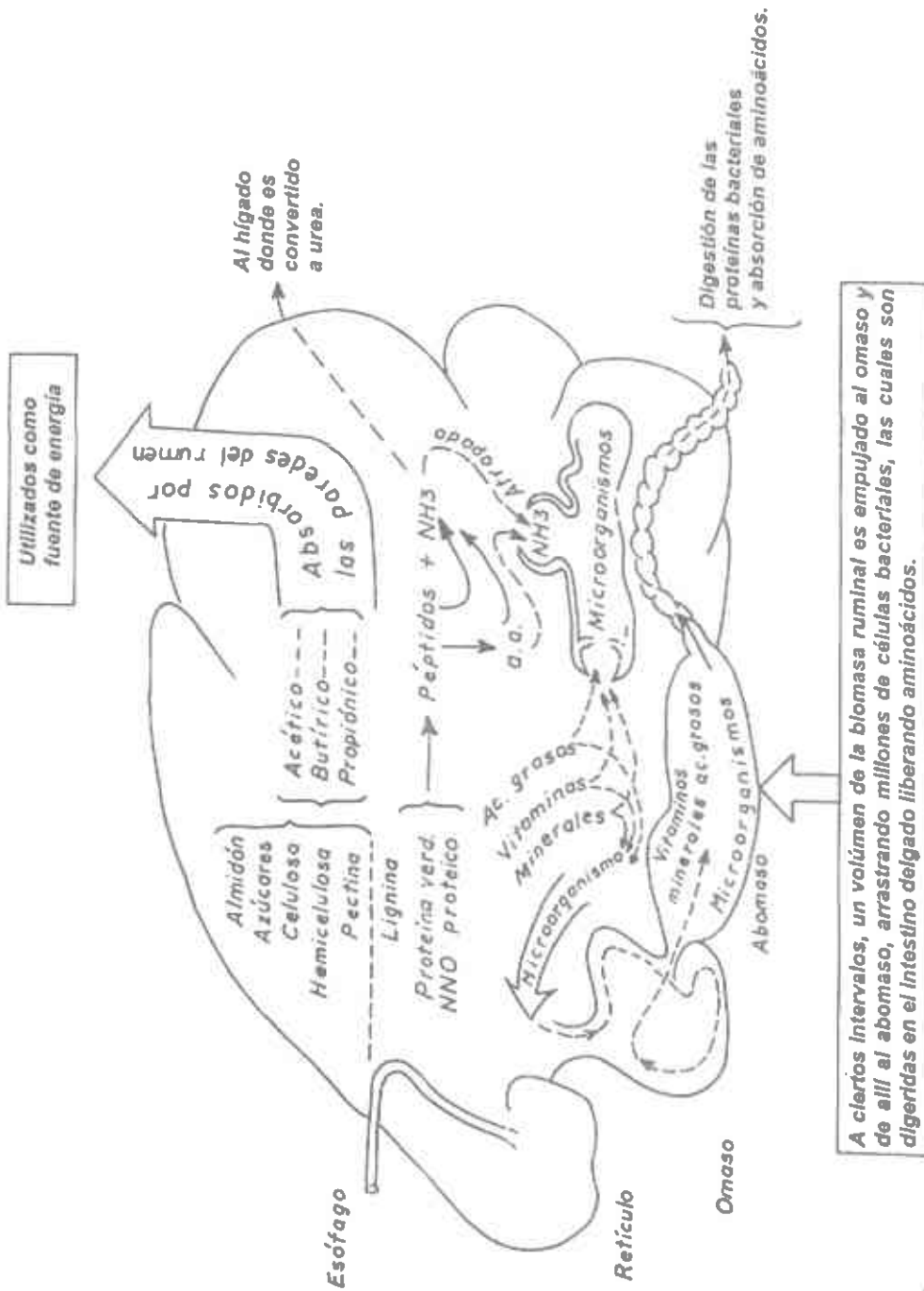
En resumen, la fermentación en el rumen de las fuentes de energía: carbohidratos (sencillos o com-

Figura 5. Resumen simplificado de los contenidos de los forrajes, su transformación en el rumen por la fermentación bacteriana y el aporte nutricional para el animal por los productos de la fermentación y la masa microbiana que pasa al abomaso.



AA Owen

Figura 6. Los microorganismos constituyen la fuente de aminoácidos para el animal, al ser digeridas en el intestino delgado del mismo. Por otra parte, los residuos de la fermentación microbiana, los ácidos grasos volátiles, son la principal fuente de energía para el animal rumiante.



INSTITUTO AGROPECUARIO DE CALDERA

plejos) y las fuentes de amoníaco (proteína verdadera o NNP), puede o no suceder simultáneamente; el hecho es que las bacterias requieren energía (proveniente de la fermentación de los carbohidratos) para atrapar y utilizar el NH₃, y para sintetizar las proteínas bacteriales, requeridas por la población bacteriana para multiplicarse.

El lector ya se habrá imaginado que uno de los empeños permanentes de los nutricionistas de rumiantes, es la de proveer todos los factores requeridos al animal para que en su rumen se dé una vigorosa y eficiente fermentación; además, que de la fermentación resulte un balance cuantitativo adecuado entre la producción de energía (AGV) y aminoácidos (células bacteriales), que sea la óptima para el animal (vaca, novillo, etc) según el tipo de producción, ejemplo: leche vs carne vs lana.

En la Figura 7 se ilustran las rutas metabólicas de la fermentación de los carbohidratos más importantes que sirven de sustrato a los microorganismos. Se destaca que la celulosa, hemicelulosa, pectina, fructosanas y almidones, todos estos carbohidratos simples o complejos, mediante la fermentación son reducidos a glucosa y este último azúcar también es fermentado al compuesto piruvato y éste, a su vez, (según la ruta utilizada), es convertido a acetato, butirato o propionato.

BALANCE DE NUTRIENTES AL TEJIDO ANIMAL

Durante la fermentación de los carbohidratos y también de los "esqueletos" carbonados de las proteínas verdaderas (residuos de aminoácidos sin NH₃), los tres principales AGV que se producen en el rumen son: acetato propionato y butirato, pero también se forman otros en cantidades muy pequeñas, tales como el ácido valérico, iso-valérico e iso-butírico.

Pues bien, surgen muchos interrogantes como: ¿cuál es la suerte metabólica de estos AGV? ¿Cómo los usa el animal a nivel de tejido para la producción de energía? ¿Son utilizados los AGV para otras funciones distintas a la de proveer energía?, interrogantes que es necesario responder.

La Figura 8 corresponde al esquema simplificado de los productos de la fermentación ruminal de un animal alimentado con sólo forrajes. En la Figura se pueden apreciar las relativas proporciones (cantidades) en que son producidos los AGV: butirato 8%; acetato, 70%, propionato, 20% y otros,

2%. El esquema indica, además, que el acetato y el butirato pueden ser utilizados para la producción de energía, mediante su respectiva conversión al producto "acetil coenzima A"; este último producto es metabolizado en el "ciclo tricarboxílico", también conocido como el de KREBS. Estos dos AGV, también pueden ser utilizados en la síntesis de grasa y por ello se le asigna el término de cetogénicos.

Por otra parte, es de resaltar que el propionato puede tener tres destinos principales que son: a) ser convertido a oxaloacetato y de esta forma participar en la producción de energía en el ciclo tricarboxílico, b) ser convertido en ácido aspártico y c) ser utilizado como la materia prima más importante en la producción de glucosa, mediante el proceso denominado "gluconeogénesis".

Esta última función del propionato es de extrema importancia con referencia al balance de nutrientes al tejido animal, toda vez que el rumiante, como cualquier otro mamífero, tiene un requerimiento metabólico mínimo de glucosa. Al consultar de nuevo la Figura 7, se observa que la glucosa (generalmente toda) presente en el rumen es convertida a piruvato y éste en AGV. Esto quiere decir que toda la glucosa que llega o es producida en el rumen, desaparece del mismo y, por tanto, poco o ninguna cantidad de este azúcar alcanza a llegar al intestino delgado del animal. Al no llegar glucosa al animal, no habrá glucosa para absorber. Siendo así, ¿entonces cómo se provee el animal rumiante de la muy necesitada glucosa?

Como se mencionó antes, el rumiante recurre fuertemente al proceso metabólico denominado "gluconeogénesis", mediante el cual produce en el hígado glucosa, a partir de unos precursores, de los cuales el propionato es cuantitativamente el más importante, particularmente para un rumiante alimentado con sólo pasto. Entonces, se puede concluir que la función más importante del propionato es la de servir metabólicamente de precursor (materia prima) para la producción de glucosa.

Puesto que de los tres AGV más importantes que se producen en el rumen, sólo el propionato sirve de precursor para la producción de glucosa, es la razón por la cual a este AGV se le denomina "glucogénico".

Por consiguiente, los tres AGV producidos por fermentación en el rumen pueden participar como sustrato para la producción de energía, pero dos de ellos, los "cetogénicos" (acetato y butirato), pueden servir, además, como precursores para la síntesis de grasa, y el otro, el propionato, es el único "glucogénico". El lector ya se debe ir imaginando que para la óptima nutrición de un animal rumiante (según su función de producción), se requiere cierto balance entre los AGV "cetogénicos" y el "glucogénico" que llega al tejido animal.

Respecto al balance de nutrientes que requiere el tejido animal, también es de gran importancia la cantidad y calidad de aminoácidos que llegan a él. Algo atrás se explicó acerca de que la masa líquida de bacterias, que pasa del rumen al intestino delgado, constituye la más importante fuente de aminoácidos (A.A) para el animal.

Resulta que en momentos nutricionales críticos, como es el caso de un animal joven en rápido crecimiento o el de una vaca produciendo una gran cantidad de leche, el aporte bacteriano de A.A. no es suficiente en cantidad ni en calidad. En estas circunstancias, uno quisiera que llegase mayor cantidad de bacterias al intestino; esto se puede conseguir provocando una fermentación en el rumen que conduzca a un mayor crecimiento de la población bacteriana a expensas de la producción de AGV. Otra manera de aumentar la cantidad de A.A. que lleguen al intestino, es suministrándole al animal la llamada "proteína protegida" o "sobrepasante" que como se recuerda, es aquella proteína que resiste al ataque de las bacterias en el rumen (a pH entre 7.2 a 6.2), pero que en el medio ácido del abomaso (pH entre 3.0 a 2.5), y luego en el intestino delgado, es susceptible a la digestión, liberando sus A.A. para ser absorbidos.

Desde el punto de vista del nivel de tejido animal, sitio donde se utilizan los nutrientes para transformarlos en proteínas y otros productos útiles, estos requieren (entre otros más: vitaminas, minerales, etc) y en las debidas proporciones:

1. Energía proveniente principalmente de los AGV-totales.
2. Sustrato para sintetizar grasa, provenientes de los AGV-citogénicos.
3. Sustrato para sintetizar glucosa (gluconeogénesis), proveniente principalmente del AGV-glucogénico.

4. Aminoácidos esenciales para la síntesis de proteína, provenientes de la digestión intestinal de las bacterias y algo de proteína sobrepasante.

Para que estos nutrientes, absorbidos ya sea por las paredes del rumen o por las paredes del intestino, lleguen a los tejidos en proporciones adecuadas, se requiere que la fermentación sea manipulada para que se produzca en el rumen o se den las siguientes relaciones, también en proporciones óptimas:

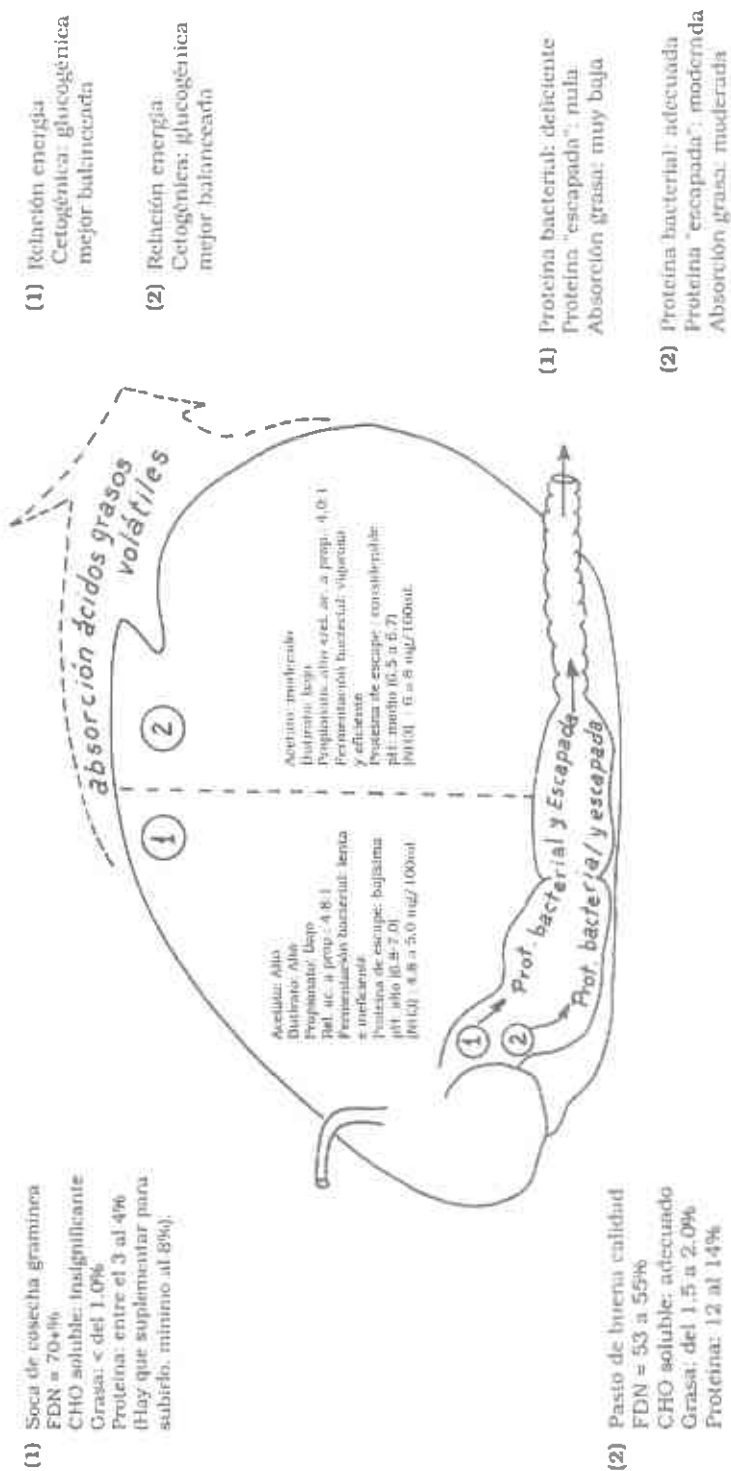
- AGV Totales a proteína total (Energía Proteína).
- AGV cetogénicos a glucogénicos. (En este último caso muchos autores sólo tienen en cuenta la relación Ac. Acético: Ac. propiónico).

Valores cuantificados para estas relaciones, no están aún disponibles para uso práctico o son muy tentativas. Con respecto a la relación acético: propionato, se puede decir lo siguiente: si hay una gran producción de acetato, acompañada de una pequeña producción de propionato, la relación será estrecha.

Para animales de carne en crecimiento se busca una relación acetato: propionato **estrecha**, pero para vacas productoras de mucha leche se procura una relación amplia, para que no se afecte el contenido de grasa en la leche.

En la Figura 9, la ilustración presenta dos situaciones: según el alimento que recibe el animal, o sea cómo la composición de la ración afecta el tipo de fermentación que se da en el rumen, y las características de los productos formados, disponibles para la absorción, tanto por las paredes del rumen (en la ilustración señalados por la flecha de línea quebrada), como por las paredes del intestino.

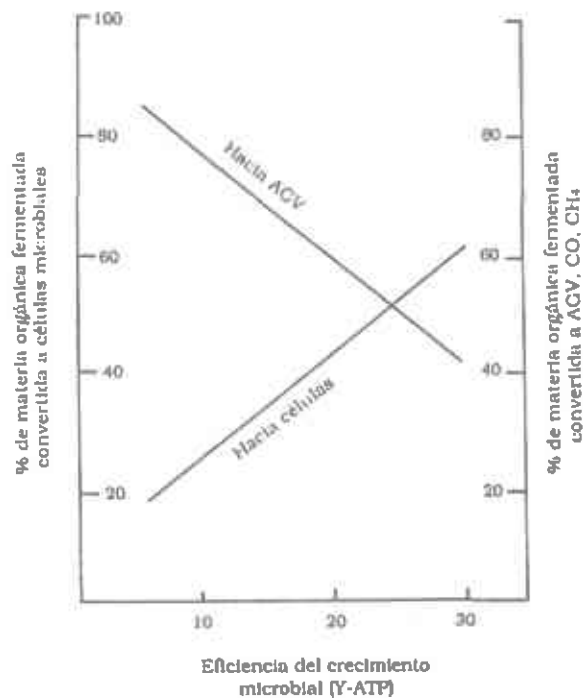
El análisis de la Figura 9 se debe hacer de la siguiente manera: a la izquierda y arriba, se encuentran las características (composición química parcial) de la soca de cosecha de una gramínea (sorgo, maíz, etc). Cabe destacar que el contenido de proteína original (3 al 4%) es tan bajo, que es necesario suplementarlo con proteína para subirla hasta el 8% , con el fin de que las bacterias puedan fermentar normalmente el alimento (soca, en este caso). A la izquierda y abajo, se encuentra la composición parcial de un pasto tropical de buena calidad (pangola, estrella. etc).



A.A. OWEN

FIGURA 9. Dos ilustraciones que ilustran el efecto de la composición de la ración sobre la fermentación en el rumen y los productos de este sobre el balance de nutrientes absorbidos.

FIGURA 10. Relación entre la eficiencia de la síntesis microbial en el rumen y el % de materia orgánica fermentada convertida a células microbianas o a ácidos grasos volátiles (AGV), CO₂ y CH₄¹



¹ R.E. Leng. 1987. Some theoretical considerations of drought feeding recommendations. Recent advances in Animal Nutrition in Australia. University of New England.

Dentro del rumen se presentan los dos tipos de fermentación que se dieron. Es interesante contrastar las diferentes producciones de AGV en uno y otro caso, y el efecto que éstos tienen sobre la relación acetato: propionato. Además, a nivel omaso-abomaso, en la ruta hacia el intestino delgado, en la situación uno (1), sólo pasa proteína bacteriana, es decir, sin proteína dietética-escapada.

A la derecha y arriba de la hoja, se presentan las proporciones de AGV que son absorbidas por las paredes del rumen, en los dos casos.

Finalmente, a la derecha y en la parte abajo de la hoja, se encuentran las relativas proporciones que serían presentada al intestino para absorción, las proteínas y las grasas, en una y otra situación.

La Figura 9 bien pudiera servir de cierre de esta conferencia, sino fuera por un detalle que nos obliga presentar la Figura 10, en la cual se ilustra el "conflicto" que se da a nivel del rumen por las bacterias, del uso que se da a la energía derivada de la fermentación de la materia orgánica. Ciertas condiciones favorecen principalmente la producción de AGV (gran absorción de energía), pero con un lento o pobre crecimiento bacteriano (poca absorción de aminoácidos del intestino), mientras que otras condiciones favorecen una gran

multiplicación bacteriana (buena absorción de A.A. del intestino), pero moderada o poca producción de AGV (baja absorción de energía).

Lo importante es tener presente que en las dos situaciones extremas, los nutrientes absorbidos por el animal estarán desbalanceados con respecto a la relación energía: proteína. Por tanto, será responsabilidad del nutricionista de rumiantes procurar el mejor balance entre estos factores en la fermentación ruminal, para efectos de presentarle al tejido animal el mejor balance de nutrientes que permitan el máximo rendimiento, según el tipo de producción animal que se desea.

CONCLUSIONES

Entre el alimento y la producción final de carne, leche, etc., hay una cadena de causas y efectos, a saber: La composición química y otros atributos del alimento afectan e influyen sobre el tipo de fermentación que se da en el rumen; ésta, a su vez, producirá diferentes proporciones de nutrientes, que al ser absorbidos afectarán la eficiencia (o ineficiencia) de la producción de determinado producto final (leche vs carne), por parte del metabolismo animal. Esta cadena es manipulable.

BIBLIOGRAFÍA

1. AGRICULTURA RESEARCH COUNCIL, 1980. The nutrient requirement for ruminant Livestock. Commonwealth Agricultural Bureaux Surrey: The Gresham Press.
2. ADNISON, E.F. and D.G. ARMSTRONG. 1970. Volatile fatty acid metabolism and energy supply. pp. 422-437. Oriel Press, Newscattle UPON Tyne, UK.
3. BARTLEY, E.E. and C.W. DEYOE. 1981. Recent development in ruminant nutrition. p. 99 Butterworth.
4. BAUMAN, D.E.; C.L. DAVID and H.F. BUCH HOLTZ. 1971. Propionate production in the rumen of cows fed either a control or high grain low-fiber diet. *J. Dairy Sci.* 54:1282.
5. COPROCK, C.E. 1985. Energy nutrition and metabolism of the lactating dairy cow. *J. Dairy Sci.* 68:3403.
6. DIXON, R.M. 1985. Physiological limitations to using concentrates to increase the digestible energy of ruminants given rough abe bases diets. In: Recent advances in animal nutrition in Australia. University of New England.
7. EGAN, A.R.; M. WANAPAT; P.T. DOYLE; R.M. DIXON and G.R. PEARCE. 1985. Production limitations of intake digestability and rate of passage. En: Proceedings of an internacional work shop held at Cisarua, Indonesia. August 9-22
8. FREER, M. and CAMPLING, R.C. 1963. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. *Brit. J. Nutr.* 17: 79-88.
9. GILL, RICHARD (U.K.) 1988. The New Challenge. En: Feed International. September. pp. 18-26
10. KAUFMANN, W. 1976. Influence of the composition of the ration and the feeding frequency of pH regulation in the rumen and on feed intake in ruminants. *Livest. Prod. Sci.* 3:103-114.
11. LENG. R.A. 1985. Efficiency of feed utilization by ruminant. En: Recent advance in Animal Nutrition in Australia. Univ. Of. New. England.
12. LENG. R.A. 1985. Determining the nutritive value of forage. En: Proceedings of an International Workshop held at Cisarua, Indonesia. August 19-22.
13. MENDOZA, E.P. 1982. Alimentación de vacas con pastos. En: Suplemento Ganadero, Carta Ganadera, V.3, No.2, p. 34-43, Colombia.
14. NATIONAL RESEARCH COUNCIL. 1984. The nutrient requirements of beef cattle. Sixth Revised Edition. Washington, D.C.: National Academy Press.
15. OWEN, A.A. (En prensa). La manipulación de los ácidos grasos volátiles en la fermentación del rumen. *Revista Specia. Grupo Rhone-Poulenc.*
16. OWEN, A.A. 1990. La importancia de los productos de la fermentación de los carbohidratos y de los productos nitrogenados en la nutrición de bovinos. En: XIII Programa para el desarrollo de capacitación en investigación para la producción y utilización de pastos tropicales. CIAT, Cali Colombia (Feb. 26 al 4 de Mayo, 1990).
17. OWEN, A.A. 1988. Nutrición proteica y energética en bovinos. En: Primer Curso sobre avances en nutrición animal. ICA. CNI. Tibaitatá.
18. PABON, M.A. 1988. Manipulación de la dieta y su efecto en el metabolismo intermediario. En: Primer curso sobre avance en nutrición animal. ICA. CNI. Tibaitatá.
19. ROY, J.H.B. 1982. Nitrogen sources and roughage in ruminant nutrition. p. 203-219. In Chemraw II pp 664. Edited by L.W. Shemilt MacMaster University, Hamilton Canadá.
20. VAN SOEST, P.J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. pp. 373. Durham and Downey, Inc. 300 Nwth Ave. Port land, Er. U.S.A.