

Revisiones de literatura

rccp

Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias

Factors affecting forage intake and selectivity in ruminants[□]

Factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en rumiantes

Fatores que afetam o comportamento no consumo e seletividade de forragem em ruminantes

Ariel M Tarazona^{1,2,3*}, Zoot, MSc; María C Ceballos^{3,4}, Zoot; Juan F Naranjo^{2,3}, Zoot; César A Cuartas^{2,3}, Zoot

¹Departamento de Producción Animal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. ²Candidato a doctor en ciencias animales, Doctorado en Ciencias Animales, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia. ³Investigador Grupo de Investigación CIPAV. ⁴Joven investigadora de Colciencias.

(Recibido: 25 julio, 2011; aceptado: 27 junio, 2012)

Summary

Selectivity is a fundamental strategy in forage intake dynamics. This process determines plant dynamics in botanically mixed ecosystems. Selective intake of certain plants or plant parts depends on intrinsic and external factors. These factors modulate consumption behavior when plant diversity does exist in the habitat. As a response to plant diversity, animals have developed anatomical (e.g., structure of prehension organs) and physiological adaptations (e.g., metabolic adaptations). Adaptations help the animal to fulfill their nutritional requirements with the plants available in their ecosystem. Factors affecting consumption behavior and selectivity can be classified into three groups: 1) relative to the animal (species, breed, gender, weight, physiological stage, health, conditioning, consumption times, and experiences), 2) social factors (animal density and hierarchies), and 3) habitat (pasture structure, density of plant species, ease of access to fodder, and season). To defend themselves from herbivores, plants have developed structural adaptations (e.g., thorns, pubescence) and secondary compounds (e.g., phenols, terpenes, oxalates) which decrease palatability or generate harmful effects in animals. The objective of this review is to show an overview of the factors that affect forage intake behavior and selectivity in ruminants considering their context, to plan for efficient and sustainable management strategies.

Key words: *adaptation, browsing, grazing, pasture, sustainability.*

Resumen

La selectividad es una estrategia fundamental en la dinámica de consumo de alimento. Además, es un proceso que determina la dinámica de las plantas en ecosistemas de composición botánica mixta. El consumo selectivo de ciertas plantas o de partes específicas de las mismas depende de factores externos e

□ Para citar este artículo: Tarazona AM, Ceballos MC, Naranjo JF, Cuartas CA. Factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en rumiantes. Rev Colomb Cienc Pecu 2012; 25:473-487.

* Autor para correspondencia: Ariel Tarazona. Calle 42 No 74-79, Medellín, Colombia. E-mail: arielmarcel@gmail.com

intrínsecos del animal, que modulan el comportamiento de consumo cuando existe diversidad de plantas para ser cosechadas en el hábitat. Debido a la diversidad vegetal que pueden consumir los animales, estos han creado adaptaciones anatómicas (p.e., estructura de los órganos de aprehensión) y fisiológicas (p.e., adaptaciones metabólicas) para llenar los requerimientos nutricionales con las plantas disponibles en el ecosistema que habitan. Los factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad pueden clasificarse en: 1) propios del animal (especie, raza, sexo, peso, estado fisiológico, salud, condicionamientos, tiempos de consumo, y experiencias), 2) factores sociales (densidad de animales y jerarquías), y 3) factores del hábitat (estructura de las pasturas, densidad de especies de plantas, facilidad de acceso a los forrajes y estaciones). Las plantas han desarrollado mecanismos para defenderse de la herbivoría con adaptaciones estructurales (p.e., espinas, pubescencias) y compuestos secundarios (fenoles, terpenos, oxalatos) que disminuyen la palatabilidad o generan efectos nocivos para quien la consume. El propósito de esta revisión es mostrar un panorama general de los factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en rumiantes teniendo en cuenta el contexto en el cual se esté estudiando, con el fin de planear estrategias de manejo eficientes y sostenibles.

Palabras clave: adaptación, pastoreo, pastura, ramoneo, sostenibilidad.

Resumo

A seletividade é uma estratégia fundamental na dinâmica do consumo de alimento. Além disso, é um processo que determina a dinâmica das plantas em ecossistemas de composição botânica mista. O consumo seletivo de determinadas plantas ou partes específicas das mesmas depende de fatores extrínsecos e intrínsecos ao animal, que modulam o comportamento do consumo quando existe diversidade de plantas a ser colhidas no habitat. Devido à diversidade vegetal que os animais podem consumir, eles tem criado adaptações anatómicas (estrutura dos órgãos de apreensão) e fisiológicas (adaptações metabólicas) para suprir as exigências nutricionais a partir das plantas disponíveis no ecossistema que habitam. Os fatores que afetam o comportamento no consumo e seletividade podem ser classificados em: 1) Próprios do animal (raça, espécie, sexo, peso, estado fisiológico, saúde, condicionamentos, tempos de consumo experiências prévias, 2) fatores sociais (densidade de animais e hierarquias), 3) fatores de habitat (estrutura das pastagens, densidade de espécies de plantas, facilidade de acesso às forragens e estações) As plantas tem desenvolvido mecanismos para se defenderem da herbivoria com adaptações estruturais (espinhos, pubescências), e compostos secundários (fenóis, terpenos, oxalatos) que diminuem a palatabilidade ou geram efeitos nocivos para os consumidores. O objetivo desta revisão é apresentar uma visão geral dos fatores que afetam o comportamento de consumo e seletividade das forragens em ruminantes tendo em conta o contexto em que eles estão sendo estudados, a fim de planejar estratégias de gestão eficientes e sustentáveis.

Palavras chave: adaptação, pastagem, pastejo, ramoneo, sustentabilidade.

Introducción

Los rumiantes son herbívoros capaces de aprovechar diferentes tipos de vegetales fibrosos (Church, 1993), esta adaptación a los alimentos altamente fibrosos se generó gracias a la simbiosis con diferentes microorganismos que favorecen la fermentación de los forrajes, para ser transformados en diferentes compuestos, facilitando a los rumiantes un mejor acceso a la energía a partir del consumo de fibra, en comparación con los demás herbívoros (Van Soest, 1994).

La co-evolución entre plantas y animales ha repercutido evolutivamente en el desarrollo de adaptaciones de ambos reinos; los herbívoros requieren las plantas para alimentarse, al mismo tiempo que estas los necesitan para procesos como la dispersión de semillas y el control de las poblaciones de diferentes especies de plantas, creando así un balance ecosistémico (Minson, 1990). A pesar que los rumiantes domésticos han convivido con el ser humano durante milenios, aún mantienen una parte importante de su comportamiento silvestre y se han adaptado a diferentes alimentos ofrecidos por los humanos

y que no se encuentran en su hábitat natural o que por respuesta al manejo que realiza el hombre sobre el ecosistema, se ofertan poblaciones de plantas diferentes a las encontradas de manera natural (Prins y Gordon, 2008).

Tanto el crecimiento y mantenimiento del animal como su productividad (ganancias de peso y producción de leche) dependen en gran medida del consumo de alimentos. Teóricamente, los animales consumen hasta que satisfacen sus requerimientos nutricionales, pero el consumo total de ellos está limitado por factores físicos y fisiológicos tanto del animal como de la planta, sumado a la afectación de las plantas y los animales, debidas a las estrategias de manejo que efectúan los humanos sobre las pasturas (Gordon y Prins, 2008).

Los rumiantes toman decisiones de consumo de forrajes jerárquicamente, desde el área geográfica de pastoreo, hasta la zona de consumo y en una escala menor sobre la planta consumida en cada bocado (Skarpe y Hester, 2008). De acuerdo a la teoría de consumo óptimo de forrajes (Stephens y Krebs, 1986; Stephens *et al.*, 2007), los animales toman cuatro decisiones importantes que son interdependientes: 1) qué tipo de área visitar, 2) cuánto tiempo permanecer en esa área, 3) qué tipo de forrajes consumir en esa área y 4) qué zona de consumo emplear dentro del área. De acuerdo a esta teoría, los animales preferirán en primer término los alimentos de mayor valor nutricional y dependiendo de la oferta de los mismos comenzarán a consumir otros alimentos de menor valor en el orden de valor nutritivo. Varios autores (Lascano, 2000; Lundberga y Åströma, 1990) han encontrado que los bovinos prefieren pastorear los rebrotes de las plantas de mayor valor antes de incluir otras de menor valor nutricional, sin embargo, puede haber factores como la palatabilidad de los alimentos que pueden hacer que el animal seleccione primero los alimentos que mejor sabor tengan para ellos (Hussain y Jan, 2009).

La regulación del consumo y la selectividad permite al animal mantener un balance adecuado de nutrientes de acuerdo a sus necesidades. Cuando la cantidad de alimento consumida es insuficiente para satisfacer los requerimientos, se genera estrés metabólico ya que el flujo de nutrientes y las

reservas corporales no logran satisfacer la demanda, entonces, el animal siente hambre e incomodidad (Forbes, 2007).

Se ha postulado que cuando un animal tienen un solo tipo de alimento disponible, el no puede minimizar el estrés metabólico cambiando la proporción de alimentos consumidos para balancear los nutrientes. En tal caso, el animal opta por consumir alimento en exceso en un intento por satisfacer las necesidades nutricionales; generando otros problemas relacionados con la sobrecarga de la capacidad gástrica y desórdenes metabólicos. Es claro entonces, que la mejor opción de manejo es ofrecer al animal varias alternativas, que le permitan regular el consumo y la selectividad.

La selectividad expresada por el animal en pastoreo ha sido estudiada en una serie de trabajos en los cuales se han podido documentar diferencias entre: especies de plantas (Cowlshaw y Alder, 1960); ecotipos de una misma especie (Paladines y Lascano, 1983); plantas fertilizadas y no fertilizadas (Toledo, 1982); materia verde y materia inerte (Lascano, 2000); hojas y tallos (Chacon y Stobbs, 1976).

La comprensión de la fisiología del hambre y la saciedad, así como de los factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en los rumiantes es importante para realizar un adecuado manejo nutricional en sistemas de producción en pastoreo, por este motivo, el objetivo de esta revisión es mostrar los principales factores que modulan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en rumiantes.

Fisiología del hambre y la saciedad

El hambre, la sed y la saciedad ejercen una enorme influencia sobre el aprendizaje, el comportamiento y el desarrollo, y fueron considerados por mucho tiempo como aspectos innatos; sin embargo, hay evidencias actuales que permiten concluir que estos fenómenos no tienen solamente una base innata y que dependen no sólo de aspectos fisiológicos, sino también de la experiencia individual (Harshaw, 2008). Las

nuevas teorías planteadas desde los estudios psico-biológicos permiten comprender mejor como ocurre el desarrollo de la percepción del hambre, la sed y la saciedad o lo que llamamos *interocepción alimentaria* (Harshaw, 2008), y como estos fenómenos afectan el comportamiento de consumo y selectividad.

Se sabe que varios de los sistemas corporales involucrados en la regulación del consumo y por tanto del hambre y la saciedad, sufren un desarrollo sustancial posterior al nacimiento, tanto el tracto gastrointestinal (TGI) como el sistema nervioso entérico no están completamente desarrollados al momento del nacimiento (Gershon, 1998); así, su desarrollo posterior es susceptible de una gran variedad de condiciones ambientales (por ejemplo: el tipo de alimento puede influir sobre la expresión de genes de inervación del TGI (Rautava y Walker, 2007; Thompson *et al.*, 2008). Estos factores en conjunto modifican la percepción del hambre y la saciedad entre individuos (Harshaw, 2008).

El hambre es un estado en el cual se siente ansia por el alimento y está asociada con sensaciones objetivas. La diferencia entre hambre y apetito está en que el apetito permanece cuando el hambre ya está saciada ya que para satisfacer el hambre se necesita cierta cantidad de alimento ingerido, mientras que para satisfacer el apetito prima la calidad del alimento (Weisbrodt, 2001). En la figura 1 puede observarse que para llegar a la saciedad, se activan los mecanismos que van desde el consumo de alimento, la digestión y la absorción de nutrientes.

La saciedad se alcanza cuando el cerebro recibe señales de exceso de uno o más metabolitos presentes en la sangre en una tasa mayor de la que están siendo removidos, por lo cual su concentración aumenta en la sangre (Van der Heide *et al.*, 1998). En los rumiantes, la saciedad se desencadena inicialmente por el volumen de la ración y no por la energía que la misma puede aportar; la liberación de nutrientes depende en gran

medida, de la población microbiana del rumen, la cual presenta una fase de hiperactividad hacia el final de la comida, por lo cual en los rumiantes la ingestión de alimentos puede ser definida como un fenómeno de defensa preventivo; siendo la verdadera comida para el rumiante el producto de la rumia de la ingesta (Van Soest, 1994; Minson, 1990). Adicionalmente, el sistema nervioso central debe ser informado del estado de las reservas corporales, ya que las reservas agotadas deben ser llenadas, y las reservas en exceso deben ser corregidas o evitadas. Una molécula fundamental involucrada en este proceso es la leptina (Van der Heide *et al.*, 1998).

La leptina es una hormona proteica con peso molecular de 16 KDa, compuesta por 146 aminoácidos y sintetizada principalmente por el tejido adiposo. Esta hormona es codificada por el gen *ob*, identificado originalmente en estudios conducentes a identificar las causas de la obesidad en ratones (*ob/ob*) (Zhang *et al.*, 1994), después de lo cual se encontró que es común para todos los mamíferos y que ejerce un papel fundamental como señal para el centro de control de la saciedad en el cerebro, el cual es capaz de reconocer los niveles de leptina circulantes gracias a receptores especializados de membrana (OBR) (Bartha *et al.*, 2005). Al unirse a su receptor, la leptina produce un efecto anoréxico, reduciendo la ingesta, intensifica además la respuesta de saciedad de la colecistoquinina (CCK) circulante. Parece tener un papel a largo plazo en el control de la saciedad al contrario de la CCK que tiene el control a corto plazo, trabajando conjuntamente con la leptina para mantener homeostasis en el peso corporal (Blevins *et al.*, 2002). En la figura 1 se muestran la relación del sistema nervioso central (SNC) con el hambre y la saciedad. Nótese que los eventos para conducir al almacenamiento de nutrientes son secuenciales a través del tiempo y que el SNC comanda las acciones de comer, digerir y metabolizar, de acuerdo con la información que llega tanto por vía nerviosa, como por vía circulatoria.

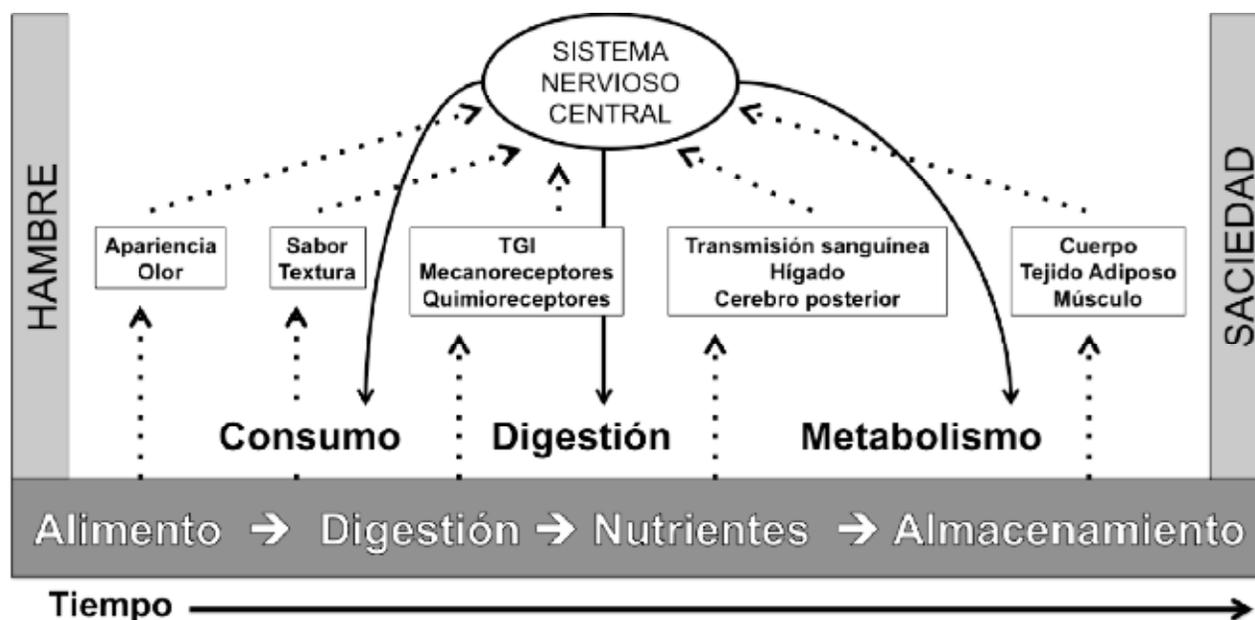


Figura 1. “Cascada” de la saciedad. Las flechas punteadas indican el flujo de información al sistema nervioso central, de cómo está siendo identificado el alimento en el ambiente y los nutrientes almacenados en el cuerpo. Adaptado de Forbes, 1999.

Principios de control del comportamiento de consumo

Los métodos de alimentación, la anatomía bucal, el sistema digestivo y el tipo de alimento juegan un papel fundamental en el comportamiento de consumo (Gordon y Prins, 2008). Sin embargo, desde el punto de vista evolutivo, se sabe que los organismos más primitivos tienen la alimentación como prioridad y pueden dedicar más del 90% del tiempo a esta actividad (por ejemplo, los protozoos ruminales) mientras que los animales superiores sólo dedican una parte de su tiempo para el consumo de alimento (Van der Heide *et al.*, 1998).

Una de las razones fisiológicas es que los animales comen para obtener los nutrientes que se requieren en el mantenimiento de la estructura y funcionalidad de los tejidos, además de favorecer otros procesos como el crecimiento y la reproducción (Givens *et al.*, 2000). El consumo es un aspecto de alta complejidad en la fisiología digestiva, de su

regulación sabemos que el control es físico-químico y neurohumoral. La investigación ha demostrado que el primer efecto de la ingestión es físico (distensión ruminal), seguido por los productos de la digestión (químico), los cuales son detectados por receptores situados en el rumen, intestino delgado, hígado y cerebro (Forbes, 2007). Durante el proceso digestivo se secretan péptidos que actúan como hormonas o señales locales, enviando información al sistema nervioso central produciendo sensación de saciedad (Van der Heide *et al.*, 1998), por tanto, la ingestión de alimentos provoca cambios en el cuerpo, estos cambios son monitoreados por el cerebro, y es así como la composición de la dieta, los nutrientes y su metabolismo ruminal y el resto del cuerpo, libera factores químicos que son en última instancia quienes regulan el consumo (Kay, 1985; McDonald *et al.*, 1995; Church, 1993).

En la tabla 1 se resumen las adaptaciones evolutivas anatómicas y fisiológicas diferenciando los rumiantes pastoreadores y ramoneadores.

Tabla 1. Adaptaciones evolutivas anatómicas y fisiológicas de los rumiantes pastoreadores y ramoneadores, el símbolo (*) indica hipótesis sin prueba científica (Adaptado de Clauss et al., 2008).

| Parámetro | Ramoneadores | Pastoreadores |
|--|--|---|
| Extremidades | Corto | Largo |
| Adaptaciones a comer en el suelo | Menos pronunciado: Apófisis de las vertebrae torácicas, músculos que soportan la cabeza, unión paracondilar y glenoide, largo facial | Más pronunciado: Apófisis de las vertebrae torácicas, músculos que soportan la cabeza, unión paracondilar y glenoide, largo facial |
| Anatomía oral para selectividad | Diferenciación de incisivos más pronunciada, arcada de los incisivos puntiaguda, hocico corto, labios largos, mayor apertura bucal, músculos labiales más flexibles. | Diferenciación de incisivos menos pronunciada, arcada de los incisivos cuadrada, hocico largo, labios cortos, menor apertura bucal, músculos labiales menos flexibles. |
| Requerimiento de proteína | Mayor* | Menor* |
| Adaptaciones contra metabolitos secundarios de las plantas (MSP) | Presencia de proteínas salivales ligadoras de taninos, glándulas salivares más grandes, hígado más grande y con capacidad detoxificante aumentada. | Ausencia de proteínas salivales ligadoras de taninos, hígado más pequeños y con capacidad detoxificante disminuida. |
| Adaptaciones contra la abrasión | Sin adaptaciones del esmalte dental. | Adaptaciones de esmalte dental, consecuencias de la hipsodoncia como la mandíbula más profunda, desplazamiento posterior de la órbita |
| Adaptación a diferentes fuerzas de masticación. | Mandíbula fina, fila de molares más larga, paladar más ancho, maseteros más pequeños. | Mandíbula robusta, fila de molares más corta, paladar más estrecho, maseteros más grandes, adaptaciones de la forma de los dientes a las propiedades de fractura de las plantas C4 |
| Consumo diario de alimento | Mayor | Menor |
| Adaptaciones para diferencias en cinética digestiva | Menor retención de alimento; en una dieta comparable: menor digestibilidad, menor capacidad intestinal, incremento en pérdidas intestinales de sodio, menor actividad celulolítica, fauna protozoal menos diversa. | Mayor retención de alimento; en una dieta comparable: mayor digestibilidad, mayor capacidad intestinal, disminución en pérdidas intestinales de sodio, mayor actividad celulolítica, fauna protozoal más diversa. |
| Adaptaciones a la estratificación de forrajes. | Papilas ruminales más débiles, menores crestas reticulares, omaso más pequeño, saliva más viscosa, contenido espumoso, papilación competa del rumen, mucosa abomasal más productora de ácido. | Papilas ruminales más fuertes, mayores crestas reticulares, omaso más pequeño, saliva más viscosa, contenido estratificado con material fibroso, capa fluida y una cámara de gas, áreas del rumen dorsal sin papilación, mucosa abomasal menos productora de ácido. |

Comportamiento de consumo y selectividad de forrajes

Los comportamientos de consumo y el grado de selectividad de alimentos varía enormemente entre herbívoros, que en términos generales los podemos clasificar en dos grupos: los preferentemente pastoreadores (que se alimentan principalmente de gramíneas) y los preferentemente ramoneadores (que se alimentan de árboles y arbustos), ambos tipos tienden a encontrar diversas fuentes de alimentos, subsecuentemente han desarrollado diferentes patrones de consumo (Pastor et al., 2006).

Importancia del consumo de forraje

La evaluación del consumo en pastoreo sigue siendo una limitante técnica y científica, debido a que los mecanismos que regulan el consumo y la selectividad son complejos y altamente variables entre especies y entre individuos (Gordon y Prins, 2008). Comprender como los animales realizan la selección de los alimentos es esencial para el mejoramiento en el aprovechamiento de recursos

naturales como la diversidad de forrajes que pueden emplearse para la alimentación animal (Poppi et al., 2000).

Probablemente el factor más limitante del desempeño productivo de animales en pastoreo es el consumo voluntario; que se entiende como la cantidad de forraje que un animal puede consumir durante un día, sin limitaciones de tiempo ni disponibilidad (Minson, 1990; Mertens, 1994; Pittroff y Kothmann, 2001; Forbes, 2007). La materia seca consumida es fundamental en la nutrición, pues establece la cantidad de nutrientes disponibles para el animal, su salud y producción (NRC, 2001; CSIRO, 2007). El consumo voluntario en pastoreo está afectado por muchos factores entre los que se destacan, el llenado físico del rumen-retículo (Allen, 1996; Mertens, 1994), factores metabólicos de retroalimentación metabólica (Illius y Jessop, 1996; Mertens, 1994).

Los forrajes con bajas digestibilidades limitan el consumo voluntario debido a su lento tránsito por el rumen y su paso por el tracto digestivo

(Leng, 1990; Allen, 1996). El contenido de FDN, también puede afectar el consumo porque tiene una relación directa con el efecto de llenado del rumen (Barahona y Sánchez, 2005; NRC, 2001). Illius y Jessop (1996) sostienen que los animales tienen la máxima capacidad de producción y también una máxima tasa donde los nutrientes pueden ser usados para satisfacer los requerimientos productivos, es así como puede existir retroalimentación negativa cuando se presenta un exceso en la oferta de los requerimientos nutricionales o se deprime la absorción de nutrientes por alguna circunstancia, afectando el consumo de materia seca. La teoría de Ketelaars y Tolkamp (1996) plantea que los animales consumen energía neta a una tasa que optimiza el uso del oxígeno, minimizando la producción de radicales libres. Adicionalmente, Baumont (1996) suma a la complejidad y la interacción de lo físico, metabólico y lo químico, otros factores que regulan el consumo como los psicológicos y la habilidad sensorial de los animales.

Definición de áreas de consumo

Una de las preguntas claves en investigaciones del comportamiento es cuales son las condiciones que definen un área de consumo, esto sigue siendo un reto en muchos ámbitos de la investigación ecológica y por esto se subdividen espacialmente los ambientes naturales en unidades que tengan una relevancia funcional de un proceso ecológico. El concepto de área enmarca muchos modelos de investigación en comportamiento de consumo, sin embargo, sigue sin tener una definición rigurosa (Searle y Shipley, 2008), actualmente se acoge más la definición desde el punto de vista funcional que dice que un área de consumo se limita en razón de los cambios en las tasas de los procesos ecológicos relacionados directamente con el comportamiento de consumo (Bailey y Welling, 1999). La teoría de jerarquías de O'Neill *et al.* (1986) se ha empleado para definir un *marco de evaluación* para herbívoros en grandes áreas de consumo que captura la heterogeneidad del paisaje y lo subdivide en fracciones espaciales anidadas en escalas de órdenes jerárquicos, donde cada fracción tiene relevancia funcional para el comportamiento de consumo por parte del animal (O'Neill *et al.*, 1986).

El proceso de selectividad

Los herbívoros consumen una variedad de plantas de tal forma que la composición final es una mezcla que ofrece los nutrientes que requiere (Launchbaugh y Howery, 2005). Para lograr esto, los animales diferencian entre diferentes especies de plantas y partes de las mismas que tienen diferente valor nutricional (Provenza y Balph, 1988). Múltiples factores afectan la selectividad de forrajes, por lo que ha sido difícil comprender este comportamiento. Usualmente los animales prefieren las hojas y los tallos tiernos ya que son más digeribles y nutritivos, por lo cual las plantas maduras son rechazadas (Gordon, 2000; Lascano, 2000), sin embargo, en ambientes pobres en forrajes los animales consumen igualmente plantas de diferentes edades, afectando drásticamente las poblaciones vegetales por falta de oferta de alimentos de buena calidad (Tongway *et al.*, 2003).

En general, las mediciones de la selectividad del animal en los ensayos de pastoreo han servido para los siguientes propósitos: 1) Establecer relaciones entre la materia verde en base seca (MVS) disponible y seleccionada (Hamilton *et al.*, 1973); 2) Explicar las ganancias de peso en épocas secas y lluviosas en pasturas de gramíneas asociadas con leguminosa (Hunter *et al.*, 1976; Gardener, 1980; Toledo, 1982; Paladines y Lascano, 1983); 3) Medir el efecto de la fertilización en el consumo de leguminosas por el animal en las pasturas asociadas (McLean *et al.*, 1981) y 4) Predecir la ganancia de peso de animales que pastorean gramíneas solas o asociadas con leguminosas, midiendo la concentración de nitrógeno en la dieta de los animales fistulados (Siebert y Hunter, 1977).

A continuación, se consideran los factores principales que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes.

Factores filogenéticos y de experiencias individuales que afectan el consumo y la selectividad de forrajes

Los mecanismos de hambre y saciedad se regulan primariamente desde el sistema nervioso central, el cual reacciona dependiendo de estímulos

tanto internos como externos y se condiciona de acuerdo a las experiencias del individuo, por tanto, es claro que muchos factores innatos y de la experiencia afectan estos mecanismos y por ende el comportamiento de consumo y selectividad.

Especie

Cada especie herbívora tiene adaptaciones anatómicas que les permiten seleccionar mejor y ser capaces de obtener las partes de la planta a consumir, y adaptaciones fisiológicas para poder procesar adecuadamente dichas plantas (Church, 1993). El tamaño gástrico, el tamaño de bocado y las adaptaciones tanto anatómicas como fisiológicas son particulares a la especie, por lo cual cada especie tiene un comportamiento tanto de consumo como de selectividad diferente (Romney y Gill, 2000).

Raza

Dado que cada raza ha evolucionado de acuerdo a características ambientales diferentes y por tanto vegetación diferente, es razonable pensar que estos factores han condicionado la evolución de sus características de adaptación a las pasturas y por tanto afectan considerablemente su capacidad de selección de forrajes y consumo (Revesado, 1994; Pritz et al., 1997; Osoro et al., 1999).

Sexo

Los requerimientos nutricionales difieren entre machos y hembras, y dependiendo del estado fisiológico, condicionan el comportamiento de selectividad. Algunos comportamientos específicos ligados al sexo como la reproducción, el amamantamiento y el cuidado de las crías también establece definiciones para las áreas de consumo y por tanto afectan la selectividad (Owen, 2008).

Tamaño y peso

El consumo y la selectividad dependen de los requerimientos del animal, por tanto es lógico pensar que el tamaño y el peso del animal son factores que afectan directamente las dos cosas (Romney y Gill, 2000). El crecimiento de los animales determina un aumento en el nivel de consumo, aunque no modifica su ritmo de ingestión (Illius y Gordon, 1992).

Edad

En los bovinos se produce un incremento del consumo de alimentos a medida que avanza la edad hasta los tres años y después se estabiliza para declinar finalmente (Langlands, 1989).

Estado fisiológico

Afecta los requerimientos de energía y por tanto la selectividad de forrajes. Animales con altos requerimientos como la lactancia y el crecimiento favorecen el consumo de forrajes ricos en energía, sin embargo, otros factores fisiológicos como la regulación hormonal también participan en el consumo y la selectividad de forrajes (Forbes, 2007). En ganado de leche, agrupar las vacas de acuerdo a sus requerimientos nutricionales puede disminuir la variación en el consumo entre vacas dentro del grupo. Por ejemplo, las vacas de primer parto comparadas con las de más de un parto, no tienen su pico de consumo empezando la lactancia, pero son más persistentes que las multíparas. Estos dos grupos deben separarse por sus diferencias de consumo, además de las jerarquías sociales (NRC, 2001).

Salud

El estado de enfermedad entendido como los cambios en la homeostasis que afectan la salud, pueden afectar el nivel central la sensación de hambre, por lo cual los animales enfermos disminuyen el consumo de alimento. Algunas enfermedades además del efecto a nivel central generan sensación de dolor e incomodidad al momento de consumo por la presentación de aftas, úlceras o laceraciones epiteliales en las mucosas bucales (por ejemplo la fiebre aftosa o la estomatitis vesicular) (Gregory, 2004).

Experiencias previas

Los animales nacen con unas preferencias innatas y ciertas aversiones a algunos alimentos en particular, por ejemplo los mamíferos en general prefieren los alimentos dulces y evitan aquellos amargos (Forbes 2007). Esto es paradójico, pues algunas plantas amargas pueden tener un alto valor nutricional y plantas dulces pueden ser potencialmente tóxicas. Para asegurarse de esto,

algunos animales usan la estrategia de probar pequeñas porciones de los alimentos a medida que pasa el tiempo, con el fin de corroborar si el sabor amargo o la toxicidad se mantienen (Kyriazakis *et al.*, 1998), a pesar de esto, el valor de las experiencias previas es esencial para la supervivencia, pues aumenta el éxito en la consecución de alimentos y reduce el riesgos de intoxicaciones (Forbes, 2007).

La evolución ha permitido el desarrollo de muchas habilidades para la identificación de los alimentos, los animales usan el olfato, el gusto, la vista, el tacto para rechazar o aceptar un alimento, ya sea por las experiencias previas, o por las preferencias innatas (Forbes, 2007). Varios autores han mostrado que los rumiantes disminuyen el consumo de plantas en respuesta a malestares resultantes de la ingestión de toxinas como alcaloides (Thompson y Stuedemann, 1993), taninos (Provenza *et al.*, 1990), glucosinolatos (Duncan y Milne, 1993) y también cuando el alimento es de baja calidad (Buchanan-Smith, 1990). La aversión a una planta en particular aumenta con la severidad del malestar ocasionado (Provenza, 1995) y disminuye si el malestar es retardado en el tiempo con respecto al momento del consumo (Ralphs y Cheney, 1993).

Los animales también son capaces de asociar ciertos alimentos con sus atributos metabólicos, pudiendo preferir de acuerdo a la oferta de alimentos aquellos que por experiencias previas saben que satisfacen mejor sus demandas metabólicas, al parecer esto es debido a la fisiología del hambre y la saciedad y el tiempo en el cual el animal permanece sin hambre (Forbes, 2007). Así, la preferencia por un tipo de alimento depende no solo del sabor, sino también de las consecuencias que este alimento tenga sobre el ambiente interno del animal (Provenza, 1995).

Ante un nuevo tipo de alimento, el animal usualmente usará su instinto como guía para consumirla o no, lo cual puede no resultar en una buena predicción de lo que ocurrirá una vez el alimento sea ingerido (Forbes, 2007).

Tiempo dedicado al pastoreo

Cuando las características de la pastura disminuyen el tamaño de bocado, disminuyendo el consumo, el animal altera el tiempo de pastoreo para compensar posible desbalances, esto altera la selectividad de forraje ya que el animal intentará llenar sus requerimientos en el tiempo que tiene disponible para pastorear (Illius, 1998; Voisin, 1959).

Condicionamientos

Los animales que conviven con el humano son fácilmente condicionables a relacionar ciertas cosas en particular (personas, sonidos, olores) con ciertos tipos de alimentos (Paranhos da Costa y Costa e Silva, 2007). Por ejemplo, el famoso experimento de Pavlov en 1927 demostró que los perros condicionados a una campana al momento de ofrecerles comida, posteriormente salivaban ante el sonido de la campana aun en ausencia de alimento. Haciendo uso de este conocimiento, se han realizado estudios para enseñar a los animales a consumir plantas que usualmente no comerían empleando la suplementación como refuerzo positivo (Voth, 2007).

Factores sociales que afectan el consumo y la selectividad de forrajes

Más allá de los factores fisiológicos e individuales, el animal está en constante interacción con otros individuos de su misma especie, con individuos de otras especies y con el humano; de estas relaciones se forman diferentes vínculos donde existen jerarquías y comportamientos particulares y donde el efecto es mutuo de los unos con los otros.

Relación humano-animal

Dada la capacidad del ser humano para modificar la composición vegetal de los ecosistemas, el acceso a las áreas de pastoreo y los grupos de animales, entre otros; la relación humano-animal juega un papel fundamental en la regulación del comportamiento de consumo y selectividad. El uso de suplementos como sal, melaza o cereales, representan focos de atención para los animales, aumentando significativamente el consumo del forraje cercano a los focos (Bailey y Welling, 1999; Quintiliano *et al.*, 2007).

Comportamiento aprendido

Dentro de la población de animales que consumen en un área determinada, se forman grupos, dentro de los cuales los animales más jóvenes aprenden de sus madres, de otras madres y de otros animales coetáneos. Esta organización social mantiene y transmite los comportamientos de consumo y selectividad necesarios para sobrevivir (Provenza, 2007). Varias investigaciones han mostrado que esta transmisión de información sobre la ubicación del alimento, agua y refugios, condiciona significativamente el comportamiento posterior de pastoreo y es más eficiente para el animal que aquel que es adquirido por ensayo individual y por la evaluación de consecuencias posteriores al consumo (Provenza, 2007).

Se sabe que las primeras etapas de aprendizaje del animal son importantes y no sólo afectan el comportamiento posterior de consumo, sino también las áreas empleadas para el pastoreo a lo largo de la vida del animal (Howery, 1998). Sin embargo, la persistencia en el tiempo de los comportamientos aprendidos durante la cría se ve afectada significativamente por otros factores como el comportamiento de otros animales y los cambios en el clima.

Densidad animal

Tanto el número de animales por área, como la diversidad de especies o razas que comparten áreas de alimentación afectan directamente el comportamiento, ya que hay especies jerárquicamente dominantes sobre otras, así como hay razas e individuos dominantes y recesivos. Esto condiciona las subáreas de alimentación, así como el acceso a recursos como el agua y las áreas de descanso (Searle y Shipley, 2008).

Jerarquías sociales

Los comportamientos sociales de jerarquía por territorio o peleas entre machos con fines de procreación, pueden afectar el comportamiento de selectividad y consumo de los individuos involucrados en los enfrentamientos, tanto de los dominantes como de los subordinados,

quienes debido a su condición social jerárquica permanecerán en ciertas zonas del área de consumo. El papel de las hembras en el cuidado de las crías también afecta al área de consumo de ellas (Owen, 2008).

Comportamiento social de consumo

La especie bovina tiene un comportamiento de consumo particular. Normalmente en una gran manada se forman grupos más pequeños dirigidos con un animal dominante que es el encargado de inspeccionar las nuevas áreas de consumo (Phillips, 2002).

Factores de hábitat que afectan el consumo y la selectividad de forraje

Los diferentes niveles de relaciones jerárquicas intra e interespecies conviven en áreas ecosistémicas que forman hábitat particulares y cuyas características afectan el comportamiento de consumo y selectividad.

Estructura de la pastura

La proporción de diferentes plantas puede limitar el espacio en el tracto digestivo, además el consumo dependerá de la capacidad del animal para cosechar diferentes tipos de plantas a lo largo del día. Algunas características que definen la pastura tales como la densidad de plantas, la distribución de las especies en el área, el tamaño de las plantas y la relación entre tallos y hojas pueden influir sobre la selectividad debido a que modifican el tamaño de bocado del animal, que es un factor determinante del consumo (Barrett *et al.*, 2001; Hodgson *et al.*, 1991).

Densidad de plantas

La densidad de plantas afecta de forma diferencial la selectividad y el consumo, siendo mayor el efecto debido al tamaño del bocado en gramíneas, -esencial en el proceso de selectividad y consumo- que en árboles y arbustos, donde es más significativa la densidad de hojas y ramas por planta que la densidad de plantas por si misma (Fryxell *et al.*, 2005).

Facilidad de acceso al forraje

La facilidad para obtener alimento es un factor importante de selectividad, por lo cual, si la incomodidad o el esfuerzo para obtenerlo son muy grandes preferirán consumir alimentos menos nutritivos (Ackroff, 1992).

Estacionalidad de la producción vegetal

Es un efecto natural ocasionado principalmente por el desequilibrio del balance hídrico en ciertas épocas del año, que causa un detrimento en la disponibilidad y oferta del forraje. Este comportamiento obliga a tomar decisiones respecto al manejo del pastoreo aumentando o disminuyendo los periodos de ocupación y descanso de las áreas de pastoreo, afectando la capacidad de selectividad de los animales (Voisin, 1959).

Características de las plantas

En ecosistemas con composición botánica mixta, el consumo del material vegetal no se produce de la misma forma ni con la misma intensidad en todos los tipos de plantas. Las plantas más rechazadas por los animales son aquellas que presentan mecanismos sofisticados de defensa para impedir la defoliación (Briske, 1996). Es importante entonces, adaptar el manejo del pastoreo, teniendo en cuenta que las especies más nutritivas y gustosas para los rumiantes, serán consumidas con prelación, generando un desbalance que debe corregirse con un manejo adecuado de las pasturas en los tiempos de descanso y ocupación y de la presión de pastoreo.

Estructura anatómica de las plantas

La presencia de pubescencias en las hojas o tallos de las plantas, así como espinas y otras defensas mecánicas son un factor importante de selectividad, donde solamente las especies herbívoras adaptadas pueden alcanzar las partes nutritivas de las plantas. La jirafa es un ejemplo de lo anterior, cuyo largo cuello está adaptado a alcanzar las copas de los altos árboles de las sabanas africanas, o las cabras que tienen una gran capacidad de defoliación de plantas que tienen espinas (Skarpe y Hester, 2008). Algunas plantas presentan pubescencias, producen ceras, sufren

silificación o muestran adaptaciones anatómicas de las hojas como nervaduras resistentes al desgarro como mecanismos para dificultar o impedir ser consumidas por los herbívoros (Briske, 1996). Diversas características de la pared celular como su composición, estructura y gravedad específica, afectan la tasa de pasaje y el volumen ocupado en el tracto gastrointestinal, pudiendo ejercer un efecto de llenado que afecta el consumo y la selectividad (Lascano, 2000; Leng, 1990; Wilson y Kennedy, 1996).

Metabolitos secundarios de las plantas

Son de naturaleza bioquímica muy variable y aparentemente no cumplen funciones dentro del metabolismo, sin embargo, son una estrategia adaptativa para evitar ser consumidas ya que muchos de estos compuestos tienen olor y sabor desagradable para los animales, o generan efectos secundarios nocivos (Provenza, 1995).

Entre los principales grupos de compuestos se destacan los fenoles (taninos, fitoestrógenos, cumarinas), las toxinas nitrogenadas (alcaloides, glucósidos cianogénicos, glucosinolatos, aminoácidos tóxicos, lecitinas, inhibidores de proteasas), terpenos (saponinas) y los oxalatos (Ramos, 1998).

Palatabilidad

La palatabilidad incluye varias características del alimento que en conjunto lo hacen palatable o no palatable para un animal. Dado que las preferencias de los animales dependen de muchos factores individuales, sociales y ambientales, no es posible generalizar que un alimento sea palatable para una especie o un grupo. Esto permite pensar que la palatabilidad es un concepto ambiguo y generalmente no cuantificable, por lo cual se recomienda usarlo solamente bajo ciertos contextos particulares y donde se defina con claridad cuál es el atributo del alimento que lo hace palatable; por ejemplo: un animal con deficiencias de zinc puede preferir alimentos ricos en este mineral aun cuando no sea de sabor tan agradable, contrario a un animal de la misma especie sin deficiencia, el cual preferirá el alimento de mejor sabor (Hughes y Dewar, 1971).

Composición nutricional

Se sabe que los animales de alguna forma regulan la selectividad del alimento de acuerdo a sus requerimientos nutricionales, esto indica que ellos perciben que alimentos contienen los nutrientes necesarios en un momento dado. La evidencia apunta a que este tipo de regulación depende de las experiencias previas de los animales, aprendiendo cuales tipos de alimentos están asociados a diferentes respuestas fisiológicas (Kyriazakis *et al.*, 1990; Shariatmadari y Forbes, 1997).

De los trabajos revisados resulta claro que ciertos atributos del forraje, no siempre medidos en los ensayos de pastoreo, están relacionados con la producción animal. Es importante, por consiguiente, medir dichos atributos para contribuir a la interpretación de los resultados obtenidos. Por otro lado, la frecuencia con que se deberán realizar mediciones en las praderas, dependerá en gran

medida del objetivo del ensayo. En experimentos de pastoreo diseñados para establecer modelos de predicción de ganancia de peso a partir de los atributos de las praderas; el número y la frecuencia de las mediciones serán mayor que en los ensayos donde únicamente se quiere evaluar el manejo del pastoreo y la productividad animal.

En la figura 2 se resumen en forma esquemática los diferentes factores que determinan el nivel de éxito en el consumo, nótese que tanto las características de las plantas, como los factores individuales y sociales influyen sobre la tasa de consumo y los patrones de movimiento en las áreas de consumo. Finalmente, el nivel de éxito en el consumo, determinará la dinámica poblacional, las interacciones entre plantas y herbívoros y la heterogeneidad del paisaje. Todo en conjunto determina la dinámica de nutrientes y de agua en el sistema.

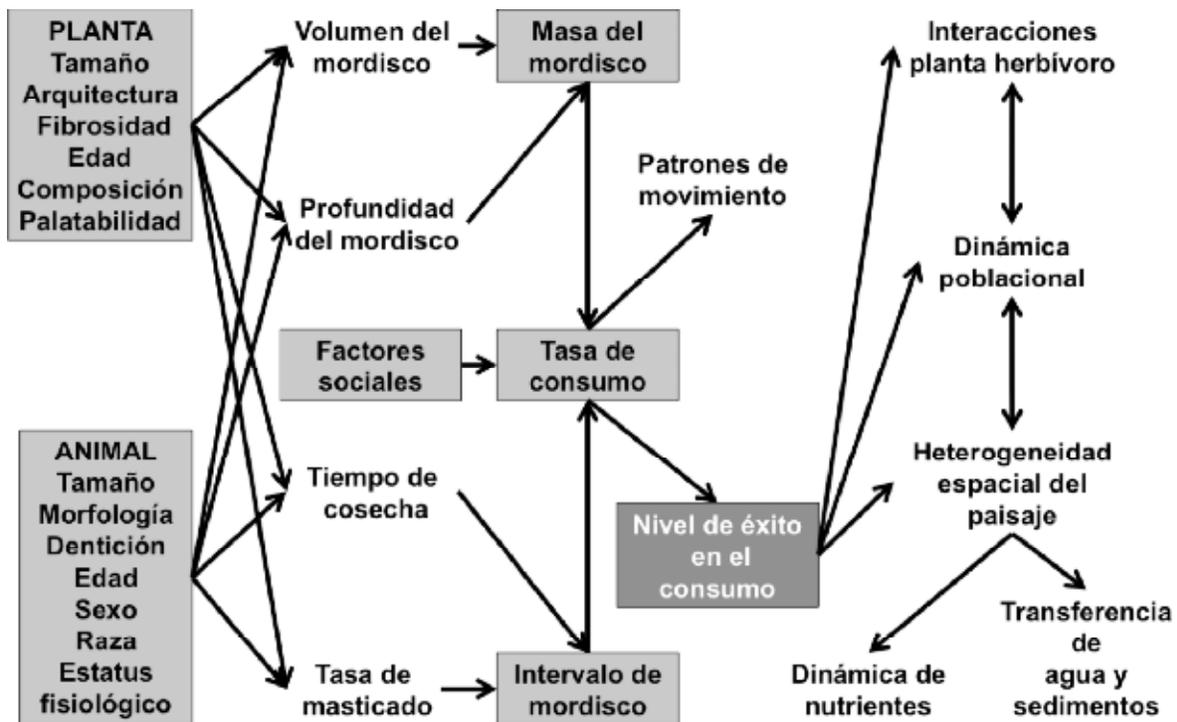


Figura 2: Modelo de las relaciones entre las características de las plantas, el comportamiento de consumo y el escalamiento hasta nivel ecosistémico. Adaptado de Searle y Shipley, 2008.

Conclusiones

La regulación del comportamiento de consumo y selectividad depende de múltiples factores tanto intrínsecos del individuo, sociales, de características propias de los alimentos y ambientales; por tanto es importante comprender el comportamiento de consumo y selectividad para cada caso en particular y de acuerdo al contexto en el cual se esté estudiando.

La maximización de la producción animal en función de las prácticas de manejo asociadas a los sistemas ganaderos, sigue siendo una incógnita científica, pero sobre todo, una dificultad práctica; por lo tanto, los trabajos y las investigaciones que pretendan dar cuenta del consumo de alimento, de los patrones de selectividad de los animales y del mejoramiento en la eficiencia de uso de los forrajes, contribuirá a garantizar que las prácticas de manejo se relacionen directamente con el desempeño esperado de los animales.

Agradecimientos

Al doctorado en Ciencias Animales de la Universidad de Antioquia, a los programas: Jóvenes Investigadores e Innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda” y Becas Doctorales “Francisco José de Caldas” de Colciencias.

Referencias

- Ackroff K. Foraging for macronutrients: effects of protein availability and abundance. *Physiol Behav* 1992; 51:533-542.
- Allen MS. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *J Anim Sci* 1996; 74:3063-3075.
- Bailey DW, Welling R. Modification of cattle grazing distribution with dehydrated molasses supplement. *J Range Manage* 1999; 52:575-582.
- Barahona R, Sánchez S. Limitaciones físicas y químicas de la digestibilidad de pastos tropicales y estrategias para aumentarla. *Rev Corpoica* 2005; 6:69-82.
- Barrett PD, Laidlaw AS, Mayne CS, Christie H. Pattern of herbage intake rate and bite dimensions of rotationally grazed dairy cows as sward height declines. *Grass Forage Sci* 2001; 56:362-373.
- Bartha T, Sayed-Ahmed A, Rudas P. Expression of leptin and its receptors in various tissues of ruminants. *Domest Anim Endocrinol* 2005; 29:193-202.
- Baumont R. Palatability and feeding behaviour in ruminants: a review. *Anim Res* 1996; 45:385-400.
- Blevins JE, Schwartz MW, Basking DG. Peptide signals regulating food intake and energy homeostasis. *Can J Physiol Pharmacol* 2002; 80:396-406.
- Briske DD. Strategies of plant survival in grazed system: a functional interpretation. In Hodgson J and Illius AW, editors. *The ecology and management of grazing systems*. New York: CAB International; 1996. p.37-67.
- Buchanan-Smith JG. An investigation into palatability as a factor responsible for reduced intake of silage by sheep. *Anim Prod* 1990; 50:253-260.
- Carlson JR, Breeze RG. Ruminant metabolism of plant toxins with emphasis on indolic compounds. *J Anim Sci* 1984; 58:1040-1049.
- Chacon E, Stobbs TH. Influence of progressive defoliation of a grass sward on the eating behaviour of cattle. *Aust J Agric Res* 1976; 27:709-727.
- Church DC. *El rumiante: fisiología digestiva y nutrición de los rumiantes*. Zaragoza, España: Editorial Acribia; 1993.
- Clauss M, Kaiser T, Hummel J. The Morphophysiological Adaptations of Browsing and Grazing Mammals. In: Gordon IJ and Prins HH, editors. *The Ecology of Browsing and Grazing. Ecological Studies* 195. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2008.p.47-88.
- Cowlshaw SJ, Alder FE. The grazing preferences of cattle and sheep. *J Agric Sci Camb* 1960; 54:257-265.
- CSIRO - The Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation - (Australia). *Nutrient Requirements of Domesticated Ruminants*. Collingwood, Australia. CSIRO Publishing. 2007.
- Duncan AJ, Milne JA. Effects of oral administration of brassica secondary metabolites, allyl cyanide, allyl isothiocyanate and dimethyl disulphide, on the voluntary intake and metabolism of sheep. *Br J Nut* 1993; 70:631-645.
- Forbes JM. Natural feeding behaviour and feed selection. In: Van der Heide, Huisman EA, Kanis E, Osse JWM, Verstegen MWA, editors. *Regulation of Feed Intake*. NY, USA: CABI Publishing; 1999.p.3-11.
- Forbes JM. *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*. Wallingford, UK: CABI Publishing; 2007.
- Fryxell JM, Wilmschurst JF, Sinclair ARE, Haydon DT, Holt RD, Abrams PA. Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers. *Ecol Lett* 2005; 8:328-335.
- Gardener CJ. Diet selection and liveweight performance of steers on *Stylosanthes hamata*- native grass pastures. *Aust J Agric Res* 1980; 31:379-392.
- Gershon M. *The second brain*. New York: Harper Collins; 1998.

- Givens DI, Owen E, Axford RFE, Omed HM, editors. Forage Evaluation in Ruminant Nutrition. Wallingford UK: CABI Publishing. 2000.
- Gordon IJ. Plant–Animal Interactions in Complex Plant Communities: from Mechanism to Modelling. In: Lemaire G, Hodgson J, Moraes de A, Nabinger C, Carvalho PC de F, editors. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. Wallingford UK: CABI Publishing; 2000.p.191-207.
- Gordon IJ, Prins HH. Introduction: Grazers and Browsers in a Changing World. In: Gordon IJ, Prins HH, editors. The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2008.p.309-319.
- Gregory NG. Physiology and Behaviour of Animal Suffering. Garsington Road, UK: Blackwell; 2004.
- Hamilton BA, Hutchinson KJ, Annis PC, Donnelly JB. Relationships between the diet selected by grazing sheep and the herbage on offer. Aust J Agric Res 1973; 24:271-277.
- Harshaw C. Alimentary epigenetics: A developmental psychobiological systems view of the perception of hunger, thirst and satiety. Dev Rev 2008; 28:541-569.
- Hodgson J, Fornes TDA, Armstrong RH, Beattie MM, Hunter EA. Comparative studies of the ingestive behavior and herbage intake of sheep and cattle grazing indigenous hill plant communities. J Appl Ecol 1991; 28:205-227.
- Howery LD, Provenza FD, Banner RE, Scott CB. Social and environmental factors influence cattle distribution on rangeland. Appl Anim Behav Sci 1998; 55:231-244.
- Hughes BO, Dewar WA. A specific appetite for zinc in zinc-depleted domestic fowls. Br Poultry Sci 1971; 12:255-258.
- Hunter RA, Siebert BD, Breen MJ. The botanical and chemical composition of the diet selected by steers grazing Townsville stylo grass during a period of liveweight gain. Proc Aust Soc Anim Prod 1976; 11:457-460.
- Hussain F, Jan DM. Seasonal availability, palatability and animal preferences of forage plants in harboi arid range land, kalat, Pakistan. 2009. Pak J Bot 41:539-554.
- Illius AW, Jessop NS. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants. J Anim Sci 1996; 74:3052-3062.
- Kay NS. Seasonal variation du comportement alimentaire et marayaigue das ruminantes. These goot. Ing. Clemont: Ferrand, France; 1985.
- Ketelaars JJMH, Tolkamp BJ. Oxygen efficiency and the control of energy flow in animals and humans. J Anim Sci 1996; 74:3036-3051.
- Kyriazakis I, Anderson DH, Duncan AJ. Conditioned flavour aversions in sheep: the relationship between the dose rate of a secondary plant compound and the acquisition and persistence of aversion. Br J Nutr 1998; 79:55-62.
- Kyriazakis I, Emmans GC, Whittemore CT. Diet selection in pigs: choices made by growing pigs given foods of different protein concentrations. Anim Prod 1990; 51:189-199.
- Langlands JP. Trace element nutrition of grazing ruminant. III. Coper oxide powder as copper supplement. Aust J Agr Res 1989 40:187-193.
- Lascano CE. Selective Grazing on Grass–Legume Mixtures in Tropical Pastures. In: Lemaire G, Hodgson J, Moraes de A, Nabinger C, Carvalho PC de F, editors. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. Wallingford UK: CABI Publishing; 2000.p.249-263.
- Launchbaugh KL, Howery LD. Understanding landscapes use patterns of livestock as a consequence of faraging behavior. Rangeland Ecol Manage 2005; 58:99-108.
- Leng RA. Factors affecting the utilization of ‘poor-quality’ forages by ruminants particularly under tropical conditions. Nutr Res Rev 1990; 3:277-303.
- Lundberga P, Åströma M. Functional response of optimally foraging herbivores. J Theor Biol 1990; 144:367-377.
- McLean RW, Winter WW, Matt JJ, Little DA. The influence of superphosphate on the legume content of the diet selected by cattle grazing *Stylosanthes hamata*-native grass pastures. J Agric Sci Camb 1981; 96:247-249.
- McDonald P, Edwards R, Greenhalgh J, Morgan CA. Animal Nutrition. 5th ed. London: Addison Wesley Longman; 1995.
- Mertens DR. Regulation of forage intake. In: Fahey GC, editor. Forage Quality, evaluation and Utilization. Madison: Am Soc Agron, Crop Sci Soc Amer, Soil Sci Soc Amer; 1994.p.450-493.
- Minson JD. Forage in ruminant nutrition. San Diego, CA: Academic Press; 1990.
- NRC. Nutrient requirements of dairy cattle. 7th revised ed. Washington: National Academy Press; 2001.
- O’Neill RV, Deangelis DL, Waide JB, Allen TFH. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1986.
- Osoro K, Oliván M, Celaya R, Martinez A. Effects of genotype on the performance and intake characteristics of sheep grazing contrasting hill vegetation communities. Anim Sci 1999; 69:419-426.
- Owen SN. The Comparative Population Dynamics of Browsing and Grazing Ungulates. In: Gordon IJ and Prins HH, editors. The Ecology of Browsing and Grazing. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2008.p.149-171.
- Paladines O, Lascano C, editors. Germoplasma forrajero bajo pastoreo en pequeñas parcelas; metodologías de evaluación. Cali, Colombia: CIAT. Centro Internacional de Agricultura Tropical; 1986.
- Paranhos da Costa M, da Costa e Silva EV. Aspectos básicos do comportamento social de bovinos. Rev Bras Reprod Anim, Belo Horizonte, 2007; 31:172-176.
- Pastor J, Cohen J, Hobbs NT. The role of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In: Danell K, Bergström R, Duncan P and Pastor J, editors. Large herbivore ecology and ecosystem dynamics. Cambridge UK: Cambridge University Press; 2006.p.289-325.

- Phillips C. Cattle behavior and welfare. Oxford UK: Blackwell. 2002.
- Pittroff W, Kothmann MM. Quantitative prediction of feed intake in ruminants, I. Conceptual and mathematical analysis of models for sheep. *Livest Prod Sci* 2001; 71:131-150.
- Poppi DP, France J, McLennan SR. Intake, Passage and Digestibility. In: France J, Theodorou MK, Lowman RS, Beever DE, editors. *Feed Evaluation for Animal Production*. Wallingford, UK: CAB International Publishing; 2000.p.35-52.
- Pritz RK, Launchbaugh KL, Taylor CA. Effects of breed and dietary experience on juniper copsumption by goats. *J Range Manage* 1997; 50:600-606.
- Provenza FD. More than a matter of taste. In: Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC, editors. *Foraging: Behavior and Ecology*. Chicago, IL: University Chicago Press; 2007.p.167-170.
- Provenza FD, Balph DF. Development of Dietary Choice in Livestock on Rangelands and its Implications for Management. *J Anim Sci* 1988; 66:2356-2368.
- Provenza FD. Post ingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J Range Manage* 1995; 48:2-17.
- Provenza FD, Burrit EA, Clausen TP, Bryant JP, Reichardt PB, Distel RA. Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *Am Nat* 1990; 136:810-828.
- Quintiliano MH, Paranhos Da Costa MJR, Páscoa AG. Comportamento de Bovinos da raça nelore mantidos em sistema de pastejo com diferentes frequências de suplementação. In: *Primer Congreso Latinoamericano de etología aplicada*. Montevideo, Uruguay: Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable; 2007: 102.
- Ralphs MH, Cheney CD. Influence of cattle age, lithium chloride dose level and food type in the retention of food aversions. *J Anim Sci* 1993; 71:373-379.
- Ramos G, Frutos P, Giráldez FJ, Mantecón AR. Los compuestos secundarios de las plantas en la nutrición de los herbívoros. *Arch Zoot* 1998; 47:597-620.
- Rautava S, Walker WA. Commensal bacteria and epithelial cross talk in the developing intestine. *Curr Gastroenterol Rep* 2007; 9:385-392.
- Revesado P. Valor nutritivo de pastos de montaña e intensidad de selección ejercida sobre los mismos por dos razas ovinas (Churra y Merina). Tesis Doctoral. Universidad de León. León, España. 1994.
- Romney DL, Gill M. Intake of forages. In: Givens DI, Owen E, Axford RFE, Omed HM, editors. *Forage evaluation in ruminant*. Wallingford, UK: CABI Publishing, CAB International; 2000.p.43-62.
- Shariatmadari F, Forbes JM. Short-term effects of food protein content on subsequent diet selection by chickens and the consequences of alternate feeding of high- and low-protein foods. *Br Poultry Sci* 1997; 38:597-607.
- Siebert BD, Hunter RA. Prediction of herbage intake and liveweight gain of cattle grazing tropical pastures from the composition of the diet. *Agricultural Systems* 1977; 2:199-208.
- Skarpe C, Hester A. Plant Traits, Browsing and Grazing Herbivores, and Vegetation Dynamics. In: Gordon IJ, Prins HH, editors. *The Ecology of Browsing and Grazing*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2008.p.217-247.
- Stephens DW, Krebs JR. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press; 1986.
- Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC. *Foraging: Behavior and Ecology*. Chicago: University of Chicago Press; 2007.
- Thompson CL, Wang B, Holmes AJ. The immediate environment during postnatal development has long-term impact on gut community structure in pigs. *ISME J* 2008; 2:739-748.
- Thompson FN, Stuedemann JA. Pathophysiology of fescue toxicosis. *Agriculture Ecosystems and the Environment* 1993; 44:263-281.
- Toledo JM, editor. *Manual para la evaluación agronómica; red internacional de evaluación de pastos tropicales*. Cali, Colombia: CIAT. Centro Internacional de Agricultura Tropical; 1982.
- Tongway DJ, Sparrow AD, Friedel MH. Degradation and recovery processes in grazed arid grasslands of central Australia: 1. Soil and land resources. *J Arid Environ* 2003; 55:301-326.
- Van der Heide D, Huisman EA, Kanis E, Osse JWM, Verstegen MWA, editors. *Regulation of feed Intake*. Proceedings of the 5th Zodiac Symposium, Wageningen, The Netherlands: Cab International; 1998.
- Van Soest PJ. *Nutritional ecology of the ruminant*. 2nd ed. Ithaca, NY: Cornell University Press; 1994.
- Voisin A. *Grass productivity*. New York: Philosophical library; 1959.
- Voth K. *Livestock for landscapes*. 2007; [3 de Marzo de 2011]. URL: <http://www.livestockforlandscapes.com/>.
- Weisbrodt NW. Observation on the behavior of individually food bub cattle offered grass single “*ad libitum*”. *J Agriv Rev* 2001; 13:347.
- Wilson JR, Kennedy PM. Plant and animal constraints to voluntary feed intake associated with fiber characteristics and particle breakdown and passage in ruminants. *Aust J Agr Res* 1996; 47:199-225.
- Zhang Y, Proenca R, Maffei M, Barone M, Leopold L, Friedman JM. Positional cloning of the mouse obese gene and its human homologue. *Nature* 1994; 372:425-32.