LA INGESTION DE LOS RUMIANTES EN PASTOREO: CONCEPTOS Y METODOS DE ESTIMACION

A.R. Mantecón, M.A. Chaso[1] y P. Lavín

Estación Agrícola Experimental, CSIC. Apdo 788. 24080 León.
[1]Departamento de Zootecnia. Universidad de Extremadura. 10071 Cáceres.

Introducción.

En las décadas pasadas los objetivos de los sistemas de producción ovina eran, en general, lograr una elevada producción individual (alta eficiencia de utilización de los nutrientes, máximas producciones, etc.). Estos planteamientos llevaron a muchos paises europeos a un aumento importante en la producción de rumiantes y, en algunos casos, una reducción o mantenimiento de la demanda por parte de los consumidores (MLC, 1988 y 1989).

El menor incremento en la demanda con relación a la producción, el hecho de que más del 24% de los ingresos de las explotaciones ovinas españolas proceden de las subvenciones comunitarias y la reducción en las ayudas de este tipo, con un número máximo de animales subvencionados por explotación, obliga a plantearse una alternativa a los sistemas de producción ovina existentes en la actualidad.

Por otra parte, el abandono de la población en muchas zonas de montaña y la infrautilización del terreno da lugar a una degradación progresiva del medio natural, para cuya recuperación y conservación es necesario el mantenimiento de una población mínima y el desarrollo de sistemas de producción animal basados en el pastoreo que sean economicamente viables por si mismos.

El rendimiento productivo de un sistema de producción animal es consecuencia del rendimiento de cada animal, del número de animales y de la relación entre animales productivos e improductivos (Maxwell, 1979). El rendimiento por animal está limitado por su capacidad genética y depende de la ingestión y de la eficiencia de utilización de los nutrientes (Grovum, 1987).

Es posible que las primeras investigaciones sobre la ingestión de los rumiantes en pastoreo estuvieran impulsadas simplemente por la curiosidad científica de conocer cuanta hierba ingieren los animales en las diversas situaciones. Sin embargo, hoy en día esta curiosidad científica no es suficiente para justificar por sí misma el enorme esfuerzo de la investigación en los estudios de pastoreo, fundamentalmente en relación con el conocimiento de la ingestión y deben existir otras razones de tipo práctico que justifiquen este hecho.

Desde un punto de vista exclusivamente práctico sería suficiente con observar las producciones de animales sometidos a diferentes sistemas de pastoreo o tipo de pasto y de su comparación elejir la que diera lugar a un mayor rendimiento productivo. Pero esto, que sería suficiente para la resolución de un

problema concreto, es induficiente desde un enfoque científico de nutrición animal, siendo necesario conocer si la mayor producción es consecuencia de una mayor disponibilidad de alimento, de una mayor capacidad de ingestión y/o de una mejor utilización de los nutrientes (Grovum, 1987).

El conocimiento de la ingestión de los animales es fundamental en el establecimiento de cualquier sistema productivo pero adquiere especial importancia en condiciones de pastoreo por la estacionalidad de la producción y composición vegetal y las especiales características del pasto como alimento (Arnold, 1981, Milne, 1985).

Por otra parte, el diferente comportamiento ingestivo y la selección del pasto por los rumiantes determina su capacidad para utilizar las diferentes zonas y su influencia en la conservación y mejora del medio natural (Gordon, Duncan, 1988).

Cuando se disponga de la información suficiente sobre: i) las características de las areas susceptibles de ser utilizadas por los herbivoros a lo largo del año, ii) la influencia que el pastoreo de las diversas especies y genotipos, separada o conjuntamente, pueden ejercer sobre la conservación y mejora del paisaje y, iii) la respuesta animal a diversas alternativas de manejo a lo largo del año, teniendo en cuenta la complementariedad entre las diversas zonas de pastoreo, estaremos en disposición de proponer sistemas extensivos de producción animal viables economicamente por si mismos y capaces de mejorar y conservar el medio natural.

El control de la ingestión de los rumiantes en pastoreo.

Las teorias convencionales del control de la ingestión han sido desarrolladas a partir de resultados obtenidos con animales en condiciones controladas y postulan que la ingestión está limitada bien por la concentración de metabolitos en la corriente circulatoria o por el volumen del contenido del aparato digestivo (Balch, Campling, 1962). Entonces, el límite superior está determinado por el ritmo al cual los metabolitos pueden ser tomados de la circulación y esto reflejaría la demanda de nutrientes por parte del animal (mantenimiento, crecimiento, gestación, lactación, etc.).

No es posible hablar en términos generales de la ingestión de los rumiantes por las diferentes condiciones de explotación de los mismos. Desde los novillos en cebo intensivo, utilizando alimentos de alta calidad, alta densidad energética y administrados 'ad libitum', pasando por los rumiantes explotados en pastoreo con pastos de buena calidad, con una densidad y disponibilidad del alimento media, hasta llegar a los rumiantes en condiciones de pastoreo en zonas de medio difícil (zonas de montaña, dehesa, áridas, etc.) donde el alimento es de baja calidad, de baja densidad energética y con baja disponibilidad del mismo, al menos estacionalmente (Nicol, 1987).

En los estudios a que nos hemos referido se ha considerado como uno de los factores más importantes en el control de la ingestión el valor nutritivo de la dieta, encontrando un aumento en la ingestión de energía al aumentar el valor nutritivo de la misma hasta un punto a partir del cual la energía

ingerida permanece constante, y se considera que es este momento cuando los mecanismos fisicos o de capacidad del aparato digestivo dejan de actuar para hacerlo los mecanismos de control de la ingestión de tipo metabólico (Baile, Forbes, 1974, Forbes, 1980). Sin embargo, ha sido cuestionada la constancia en la ingestión de energía y parece ser que existe una depresión en la ingestión al aumentar el valor nutritivo de la dieta por encima del punto de cambio de actuación de los mecanismos de control de tipo fisico a los de tipo metabólico (Baumgardt *et al.*, 1977, Dinius, Baumgardt, 1970).

La relación mencionada anteriormente ha sido observada cuando se utilizan alimentos concentrados en la dieta, pero pasa a ser una relación lineal cuando esta es exclusivamente a base de forraje, lo cual indica que no hay un signo claro de alcanzar un nivel máximo de nutrientes circulantes o que bajo condiciones de pastoreo o dietas exclusivamente a base de forrajes la ingestión rara vez se ve afectada, si alguna, por los factores de control de la ingestión de tipo metabólico, por las propias caracteristicas del forraje como alimento (Armstrong *et al.*, 1986, Freer, 1981, Grovum, 1987, Hodgson, 1968).

Teniendo en cuenta estos hechos parece adecuado considerar el control de la ingestión de hierba en animales en pastoreo en términos del balance que tiene lugar entre tres tipos de estímulos (McClymont, 1967):

1) un estímulo favorecedor de la ingestión, reflejado por el balance entre las necesidades nutritivas y los aportes,

2) una respuesta de inhibición o saciedad, como reflejo del volumen total de los órganos en la cavidad abdominal,

3) una respuesta también inhibitoria, como consecuencia de la respuesta animal a las condiciones del pasto y que se vería reflejado en la capacidad de adaptación del organismo animal.

Los tres elementos mencionados en la regulación de la ingestión no son, por supuesto, independientes y pueden o no reforzarse en sus acciones dependiendo de las características del pasto y de la interacción pasto-animal, y ambos mecanismos parecen ser sensibles a un déficit de nutrientes.

Diferencias entre especies, edad, estado fisiológico y estatus nutritivo de los animales pueden ejercer su efecto sobre la ingestión potencial de nutrientes, la capacidad del tracto digestivo y el comportamiento ingestivo, pudiendo alterar el balance entre los factores que controlan la ingestión (Hodgson, 1977).

En muchos estudios tradicionales de nutrición los rumiantes han sido considerados como un grupo homogéneo con peculiaridades diferenciales frente a los monogástricos. Sin embargo, exhiben diferencias anatómicas entre ellos como resultado de la evolución ocurrida para su adaptación en la selección de alimento, lo cual permite clasificarlos de acuerdo con sus características morfofisiológicas de alimentación. Un primer grupo estará constituido por los rumiantes que primeramente evolucionaron y se adaptaron al tipo de alimentación disponible antes de que existieran los pastos, son

los rumiantes con una gran capacidad de selección o arbustivos obteniendo las partes de las plantas de mayor valor nutritivo y facilmente digestibles y, por lo tanto, con una limitada capacidad para digerir la pared celular de los vegetales; como ejemplo tenemos alguna especie de ciervo como el *Capreolus capreolus*. El ultimo grupo en la escala evolutiva estará constituido por los rumiantes dependientes de los pastos y otros alimentos fibrosos para su alimentación y como ejemplo de este grupo tendriamos al vacuno doméstico. En un grupo intermedio entre los dos anteriores tenemos los rumiantes con capacidad de adaptación a uno u otro grupo más o menos intensamente, como ejemplo tenemos el ciervo rojo *Cervus elaphus* y la cabra doméstica (Hofmann, 1988).

El estado fisiológico también determina variaciones en la ingestión con un mayor nivel de ingestión en animales en crecimiento o hembras lactantes cuando se expresa por unidad de peso (Forbes, 1971). El incremento en las necesidades de lactación da lugar a cambios en la actividad de pastoreo del animal y las características del aparato digestivo, aumentando el volumen del mismo (Stehr, Kirchgessner, 1976). En el caso de la gestación, especialmente en las últimas etapas, unas mayores necesidades se ven limitadas por la menor disponibilidad de espacio en la cavidad abdominal (Foot, Russel, 1979).

El estatus nutritivo también determina variaciones en la ingestión disminuyendo esta a medida que aumentan las reservas corporales. Este hecho fue utilizado para el desarrollo de la teoría lipostática del control de la ingestión pero parece más bien una limitación de tipo fisico al disminuir la capacidad del aparato digestivo por la grasa interna acumulada (Foot, Russel, 1978, Grovum, 1987).

Otro de los factores limitantes de la ingestión es consecuencia de las variaciones estacionales en la ingestión que han sido puestas de manifiesto en rumiantes salvajes como los ciervos o razas primitivas de ovejas como la Soay (Kay, 1985); también se ha comprobado una depresion invernal en la ingestión en corderos en crecimiento de raza Blackface en una comparación de seis genotipos ovinos (Mantecon *et al.*, 1989), aunque la interacción del efecto del fotoperíodo*genotipo*tipo de dieta debe ser estudiada en mayor profundidad.

La capacidad del aparato digestivo es un factor limitante en la ingestión de los animales en pastoreo y quizá es el momento de, si se pretende el desarrollo de sistemas extensivos de producción de rumiantes, cambiar el signo de alguno de los índices tradicionalmente utilizados en la selección animal como puede ser el "rendimiento a la canal" de los animales productores de carne. Un mayor rendimiento a la canal lleva consigo una menor proporción de aparato digestivo con lo que supone una menor capacidad de ingestión y utilización de alimentos fibrosos.

La interacción entre genotipos ovinos y el pasto es, sin duda, complicada. Cuando la disponibilidad de pasto es pequeña (baja altura), ovejas de menor tamaño pueden mantener una mayor ingestión en relación a sus necesidades que las ovejas grandes, estas últimas pueden, sin embargo, tener una mayor ingestión en condiciones de mayor disponibilidad de pasto y ser capaces de superar mas fácilmente periodos de escasez por sus mayores reservas corporales (Chestnutt, 1992).

El comportamiento ingestivo en pastoreo.

El efecto de las condiciones del pasto sobre la ingestión de hierba son consecuencia de las variaciones en el comportamiento del animal en pastoreo, el cual cambia en respuesta a las condiciones de la cubierta vegetal (Arosteguy, 1982, Birrel, 1991, Crawley, 1983).

Uno de los primeros factores determinantes de la ingestión de hierba de los animales en pastoreo es el pasto disponible, el cual es consecuencia del crecimiento de las plantas, resultante de la capacidad de estas para incorporar carbono de la atmósfera a compuestos orgánicos. Además de esta reacción fotosintética, que da lugar a lo que podiamos denominar producción o fotosíntesis bruta existe una reacción de respiración y una pérdida por las raices, que restadas de la fotosiíntesis bruta nos permiten conocer la cantidad de materia vegetal producida o fotosíntesis neta. Pero las plantas en el pasto no se encuentran estáticas y el dinamismo existente hace que cuando una hoja comienza su crecimiento otras comienzan su muerte; del balance entre el crecimiento total y la pérdida por muerte de tejidos vegetales obtenemos la cantidad de pasto que el animal puede ingerir, el cual aumenta al hacerlo el área foliar y la altura del pasto hasta un punto en que comienza a descender debido a la mayor importancia adquirida por la senescencia o muerte vegetal (Mooney, 1986).

El estudio de la influencia que los componentes del comportamiento en pastoreo ejercen sobre la ingestión y el impacto que las características estructurales de la cubierta vegetal tienen sobre la actividad en pastoreo se ve facilitado si se considera la teoría mecanicista de la ingestión, la cual postula que la ingestión diaria de un animal en pastoreo es consecuencia del producto del tiempo que el animal está pastando por el número de bocados tomados por unidad de tiempo y por el peso de cada bocado (Forbes, 1982, Hodgson, 1985).

De los trabajos revisados (Cordova *et al.*, 1978, Hepp, 1989, Stobbs, 1973) se deduce que el número de horas que los animales pastan a lo largo del dia oscila entre 6.5 y 13.5 para el ganado ovino y entre 5.8 y 10.8 para el ganado vacuno. El número de bocados tomados por minuto oscila entre 22 y 94 y entre 20 y 66 para el ganado ovino y vacuno respectivamente y la ingestión de cada bocado varía entre 0.4 y 2.6 y entre 0.3 y 4.1 mg de materia orgánica para el ovino y vacuno respectivamente.

La cantidad de hierba tomada en cada bocado es el resultado del producto del volumen de cubierta vegetal ocupada por la hierba ingerida en un bocado por la densidad de este volumen. El volumen del bocado puede, a su vez, ser considerado como el producto de la profundidad del bocado (distancia vertical entre la superficie del pasto y la parte final alcanzada en la cubierta vegetal) por la proyección del área que acompaña a cada bocado (Burlison et al., 1991, Demment *et al.*, 1987, Hodgson, 1982b, Laca et al., 1992).

Los principales factores que parecen influir en la ingestión de cada bocado en pastos en estado vegetativo son: a) la profundidad de la capa vegetal conteniendo principalmente hojas, influenciando la

profundidad del bocado e indirectamente el volumen del mismo, b) la densidad de la hierba dentro de la capa foliar en la cubierta vegetal (Forbes, 1988, Hodgson, 1981, Penning, 1986).

En el ganado ovino se ha podido observar que realmente pastan dentro del horizonte foliar en un pasto en estado vegetativo de crecimiento y rehusan penetrar en los estratos más bajos conteniendo tallos y material muerto (Ungar, Noy-Meir, 1988). Entonces, la profundidad del horizonte foliar es un límite efectivo a la profundidad del bocado y este límite parece ser alcanzado en ovejas con un horizonte de hojas de 20 a 30 mm de profundidad (Barthram, 1980). Este hecho puede ser el responsable de la disminución en la ingestión al reducirse la altura o disponibilidad de pasto y encontrandose este límite entre 1100 y 2800 kg de materia orgánica por hectárea para el ganado vacuno y entre 1100 y 4000 kg para el ganado ovino (Hodgson, 1982a, Jamieson, 1975).

El área de aprehensión parece ser menos sensible a las variaciones en la cubierta vegetal que la profundidad del bocado y estaría en relación con el tamaño de la arcada dentaria y las peculiares características de aprehensión en las diferentes especies (Demment, Greenwood, 1988).

Otro de los determinantes del peso de cada bocado es la densidad del mismo, y en este sentido, densidad y altura del pasto están negativamente correlacionadas, tanto dentro como entre pastos y esto complica las observaciones de ambas variables. Se ha podido observar que la ingestión por bocado aumentaba en respuesta a incrementos tanto en la altura como en la densidad, cuando estos fueron controlados independientemente (Burlison, Hodgson, 1985).

La ingestión por cada bocado es la primera respuesta animal a las variaciones en las características físicas de la cubierta vegetal y ha sido demostrado que está positivamente relacionada con la masa de hierba disponible cuya medida puede ser la altura del pasto, manteniendose esta relación lineal hasta valores relativamente altos (Hodgson, Maxwell, 1982, Nicol, 1987).

El número de bocados por unidad de tiempo tiende a aumentar cuando desciende la ingestión por bocado, pero este aumento es raras veces suficiente para mantener la ingestión (Hodgson 1982a). El aumento en el ritmo de bocados tomados por unidad de tiempo ha sido interpretado como un mecanismo de compensación por el animal al descenso en la ingestión de cada bocado. Sin embargo, esto parece ser debido principalmente a una reducción en el número demovimientos de manipulación de las mandibulas necesarios cuando la disponibilidad de pasto desciende. El total de movimientos mandibulares es relativamente constante y variaciones en el número de bocados por unidad de tiempo son mejor explicadas como una consecuencia directa de las condiciones del pasto más que como un intento por parte del animal de compensar la reducción en la ingestión de cada bocado (Chambers *et al.*, 1981). El aumento en el ritmo de bocados tomados por unidad de tiempo, cuando la altura del pasto desciende, no compensa el descenso en el peso de cada uno de ellos y no encontrando, en algunos casos, una relación significativa entre el número de bocados tomados por unidad de tiempo y la altura del pasto (Chacon *et al.*, 1976, Stobbs, Cowper, 1972).

En el caso de que exista una limitación en la disponibilidad de pasto, el animal puede compensar

la ingestión únicamente con un aumento del tiempo de pastoreo, si los sistemas de manejo se lo permiten (El Aich, Rittenhouse, 1988), pues el número de bocados tomados por unidad de tiempo es insuficiente para compensar la reducción en el peso de cada bocado (El Aich *et al.*, 1989). Por otra parte, el tiempo de pastoreo puede descender sobre pastos de baja altura, reforzando el efecto depresor del descenso en la ingestión por cada bocado. Aunque el tiempo de pastoreo esta en relacion directa con las condiciones climatológicas, las horas de luz, etc., se ve influenciado por las necesidades del animal (Hodgson, 1989).

Podemos resumir que de los tres integrantes de la actividad en pastoreo es el peso de cada bocado el que mayor influencia tiene sobre la ingestión y otras variables como el tiempo de pastoreo o el número de bocados tomados por unidad de tiempo tienen una menor importancia.

Si bien es cierto que los mecanismos comentados hasta este momento sirven para explicar, en parte, los factores limitantes de la ingestión en pastoreo tienen la limitación de poder aplicarse casi unicamente a pastos temporales, uniformes, con escasa diversidad botánica y en condiciones de pastos de montaña o zonas dificiles, la diversidad botánica y el estado de madurez de los distintos integrantes del pasto hacen que otros mecanismos tales como la capacidad de selección del pasto por el animal adquieran una mayor importancia como determinantes de la ingestión (Hodgson et al., 1991). La selección en la aprehensión de hierba que el animal realiza durante el pastoreo puede ser definido como la diferencia entre la composición de la dieta y del pasto en oferta (Grant *et al.*, 1985).

La aprehensión selectiva de hojas en pastos maduros conteniendo tanto hojas como tallos en floración es un obvio ejemplo de selección. Sin embargo, asumciones acerca de la amplitud con la cual diferencias en conposición botánica o morfológica de un pasto y de la hierba seleccionada de él reflejan una activa discriminación es necesario comprobarlo más firmemente teniendo en cuenta la distribución de los diferentes componentes en la estructura del pasto. Por ejemplo, la proporción relativa de gramineas y trebol ingeridos en un pasto mixto y el tipo de hojas de edades diferentes que son tomadas en un pasto de gramineas en estado vegetativo, pueden corresponder ambos a la proporción relativa de estos componentes en el horizonte del pasto sobre el que actua el animal (Milne *et al.*, 1982). Por otra parte, cuando se permite el acceso a especies de diferente distribución foliar puede observarse alguna indicación de selección más intensa del componente minoritario en mezclas simples y de un aumento en la discriminación cuando aumenta la altura y disminuye la densidad del pasto (Gordon, 1989, Newman et al., 1992).

La compleja relación entre selección y tamaño del bocado lleva a que en caso de una intensa selección el tamaño del bocado es pequeño y con un menor numero de bocados por unidad de tiempo que cuando la selección no pasa de ser un proceso pasivo. La ventaja de una mayor cantidad de nutrientes digestibles seleccionados puede ser compensado por una mayor ingestión total y, en este caso, la selección no presentaría ninguna ventaja desde el punto de vista nutritivo (Illius, 1986).

La selección está determinada por un conjunto de factores tanto de origen animal como vegetal,

pero inicialmente depende de que está en oferta y de las necesidades del animal (Genin, Pijoan, 1993, Gordon, Iason, 1989, Kenney, Black, 1984a,b, Rogers, Blundell, 1991).

Los factores vegetales que influencian la selección del animal en pastoreo incluyen variaciones en el valor nutritivo de las plantas tanto dentro como entre especies y la distribucion espacial del material en la cubierta vegetal (Black, Kenny, 1984, Milne, 1991).

Como ya indicamos los animales tienden a seleccionar los componentes de mayor valor nutritivo y la extensión con que ellos son capaces de hacerlo depende del tamaño de su boca y de la distribución del material preferido en el horizonte del pasto (Poppi *et al.*, 1980). Existen un gran número de variables animales las cuales determinan la selección de hierba, algunos de estos factores pueden ser consecuencia de la adaptación a una dieta determinada o como resultado de la selección y el manejo impuestos por el hombre (Malechek, Balph, 1987, Revesado, 1994). Posiblemente el factor más importante es el tamaño del animal, que daría lugar a diferencias en la estructura y tamaño de las diferentes partes de la boca (Gordon, Illius, 1988, Illius, 1986, Mantecón et al., 1993). Las necesidades absolutas, la incapacidad para seleccionar pequeñas porciones y el tiempo de retención aumentan cuando lo hace el tamaño del animal (Milne *et al.*, 1978, Weston, Poppi, 1987).

El conjunto de variables implicadas y la acción de todas ellas, a veces al mismo tiempo, hace realmente difícil el estudio de la ingestión en pastoreo. Debido a esta complejidad, es necesario alguna simplificación si tratamos de aplicar los conceptos vistos anteriormente a los sistemas prácticos de producción en pastoreo. La evidencia disponible indica que la altura del pasto es posiblemente la mejor medida que de forma individual se puede utilizar para predecir tanto la respuesta animal como del pasto y parece ser el mejor indicador para las propuestas de manejo en estos momentos. No podemos olvidar, sin embargo, que los estudios de pastoreo han sido liderados tradicionalmente en el Reino Unido, con estudios de pastos sembrados, monofitos prácticamente, y por lo tanto, las indicaciones mencionadas son especialmente ciertas para pastos mantenidos en un estado relativamente constante y condiciones de pastoreo contínuo (Pening et al., 1991a,b), donde las diferencias entre pastos en características como el area foliar, densidad de hojas y estructura de la cubierta vegetal guardan estrecha relación con la altura del pasto (Morris et al., 1994, Parker, McCutheon, 1992). Esto es menos cierto y puede ser incierto completamente, en condiciones de pastoreo rotacional o en pastos naturales, donde puede encontrarse una relación entre altura del pasto e ingestión contraria a la indicada, y la altura del pasto creemos que únicamente puede ser considerada como una primera aproximación para definir la respuesta animal pero siendo necesarias, quizá, mejores aproximaciones. La diversidad en composición y estado de madurez de la gran cantidad de especies vegetales que el animal puede utilizar en pastos permanentes hace que el estudio de la capacidad de selección del pasto por el animal adquiera especial relevancia (Moss, 1991, Ramirez et al., 1990a,b).

Técnicas de estimación de la ingestión.

La estimación de la ingestión de los animales en pastoreo no es posible de forma directa y debe ser estimada en base a técnicas que impongan la mínima alteración posible a la actividad del animal durante el pastoreo.

Una primera división de los métodos empleados en la medida de la ingestón en pastoreo es entre los que se basan en el pasto y los que lo hacen en las medidas del animal (Scales et al., 1974, Valderrábano, 1979).

La desaparición de hierba durante el pastoreo fué utilizada por agronomistas interesados en extender las medidas de crecimiento de la hierba a estimaciones de la hierba consumida y posteriormente ha sido utilizada por nutrólogos (Frame, 1981). La desaparición de hierba durante el pastoreo es estimada por diferencia entre la hierba existente antes y después del pastoreo, teniendo en cuenta el crecimiento vegetal en el periodo de pastoreo para lo cual se utilizan jaulas de exclusión. Desde el punto de vista de nutrición animal estos métodos presentan la desventaja de permitir unicamente una estimación grosera de la ingestión y que, salvo que los animales estén pastando en parcelas con un solo animal, no permiten la estimación de la ingestión individual. Presentan sin embargo la ventaja de interferir minimamente con la actividad del animal.

Las técnicas de estimación de la ingestión a partir de los datos animales, aunque tienen el inconveniente de interferir con la actividad del animal en mayor o menor grado, permiten la estimación individual de la ingestión. Las tecnicas de este tipo se han basado en el pesado de los animales y la que lo hace en la excreción fecal y la digestibilidad (Le Du, Penning, 1982).

La técnica basada en el pesado de los animales se fundamenta en que conociendo el peso de los animales antes y despues de pastar, en pequeños intervalos de tiempo, junto con la cantidad de agua de bebida ingerida y las pérdidas por orina, heces y las pérdidas insensibles es posible estimar la ingestión de los animales (Penning, Hooper, 1985). El peso de la excreción urinaria y fecal y la cantidad de agua de bebida ingerida puede ser realizada en los mismos animales que se utilizan para conocer las variaciones de peso vivo pero es necesario disponer de otro grupo de animales a los que se les impide pastar y provistos de arneses para estimar las pérdidas insensibles. La crítica a estos sistemas se fundamenta en el corto periodo de tiempo en que los animales están pastando y que por los dispositivos de arneses, etc. pueden verse afectada la actividad normal de los animales en pastoreo. Por otra parte, es necesario disponer de una muestra de la dieta ingerida por los animales para poder estimar la ingestión de materia seca o de los distintos nutrientes.

Los métodos que más ampliamente se han utilizado para la estimación de la ingestión en pastoreo se basan en conocer la excreción de heces y la digestibilidad, siendo posible estimar la ingestión al dividir la excreción fecal por la proporción indigestible del alimento o nutriente (Scales et al., 1974).

La excreción fecal de los animales en pastoreo de manera directa utilizando arneses y recogiendo

el total de heces. Este método ha sido criticado pues puede interferir con el comportamiento del animal, la pérdida de alguna cantidad de heces llevaría a subestimaciones importantes de la ingestión y las características del pasto pueden verse afectadas al evitar la acción de las heces sobre el mismo (Jaramillo, 1994).

Otro método de estimar la producción fecal es mediante la utilización de sustancias que sean completamente indigestibles, no sean alteradas en el aparato digestivo, no tóxicas, no se encuentren en la dieta y fáciles de determinar (Galyean et al., 1987). Conociendo la cantidad de marcador administrado y la concentración en las heces es posible conocer la excreción de materia fecal. Es necesario administrar el marcador durante un periodo previo al de estimación para estabilizar la concentración del mismo en el aparato digestivo, aunque esta puede verse afectada por el nivel de ingestión, las características del alimento, la forma de administración, el ritmo de paso por el aparato digestivo, etc.. (Kotb, Luckey, 1972; Langlands et al., 1963). Todo ello hace que los valores de la ingestión estimada por este método sean muy variables, dependiendo del momento de recogida de la muestra de heces, del tipo de pasto, etc.. La sustancia que más frecuentemente ha sido utilizada como marcador es el óxido crómico, aunque se han usado otras muchas, tales como: yterbio, sulfato de bario, rutenio, ccesio, stroncio, etc.

Para la estimación de la digestibilidad del pasto, al no ser posible su determinación directa, se han utilizado métodos a partir de "índices fecales", de la estimación de la digestibilidad "in vitro" o de "marcadores internos".

El método de "indice fecal" se basa en la realización de una prueba tradicional de digestibilidad, que ha de ser realizada con un forraje de características similares al que están ingiriendo los animales en pastoreo y que la concentración de un componente de las heces, no necesariamente indigestible, esté relacionado con la digestibilidad "in vivo", para permitir su estimación (Greenghalgh, Corbett, 1960). El problema básico de este método es que para un determinado índice fecal, no existe una ecuación única que describa la relación entre la concentración fecal del mismo y la digestibilidad de la hierba y varia con las circunstancias de cada situación. El elemento que más frecuentemente ha sido utilizado como índice fecal ha sido el nitrógeno.

Han sido numerosas las técnicas desarrolladas para estimar la digestibilidad en el laboratorio (Tilley, Terry, 1963), destacando por su precisión el basado en la utilización del líquido ruminal y el basado en la solubilidad de la celulosa. También es posible estimar la digestibilidad a partir de la composición de la pared celular o a partir de la degradabilidad en el rumen. El mayor problema es conocer en que medida el material que nosotros tomamos para estimar la digestibilidad representa realmente el pasto ingerido por los animales.

El método de los "marcadores internos" se fundamenta en que conocida la concentración de una sustancia en el alimento y en las heces, la relación entre ambas concentraciones permite estimar la digestibilidad, teniendo en cuenta que han de ser componentes del alimento indigestibles e inalterables

en el aparato digestivo, no tóxicos, fáciles de determinar, etc. (Cochran et al., 1986; Fahey, Jung, 1983). De los componentes de los vegetales han sido sugeridos como marcadores la lignina, los cromógenos y el sílice, como más importantes. El problema para la utilización de estas sustancias es que ni la lignina ni los cromógenos son entidades específicas y su recuperación está grandemente condicionada al método de muestreo y análisis, la concentración de estas sustancias varía enormemente entre especies y partes de las plantas, estado de crecimiento y momento de aprovechamiento. La utilización del silicio puede dar lugar a confusión al ser facilmente contaminable la ingestión por ingestión de minerales del suelo, aunque este problema puede ser evitado si se utiliza la relación sílice/titanio, que es practicamente constante en el suelo y ambos elementos son indigestibles. Otro posible marcador interno podría ser la fracción de celulosa indigestible, estimada utilizando la técnica de la degradabilidad "in saco", siempre y cuando su recuperación en heces garantice su fiabilidad (Armstrong et al., 1986).

La existencia en la cutícula de las plantas de alcanos de larga longitud de cadena, fáciles de analizar y previsiblemente indigestibles e inalterables en el aparato digestivo llevo a pensar en su posible utilización como marcadores internos (Dove, Mayes, 1991, Mayes et al., 1986). Los alcanos presentes en la hierba son predominantemente de número impar de átomos de carbono (25, 27, 29, 31, 33 y 35). La recuperación de alcanos en las heces aumenta al hacerlo la longitud de su cadena, siendo practicamente total la recuperación para los alcanos de 35 átomos de carbono, pero la pequeña proporción en que estos se encuentran en el pasto limita su utilización y usar los alcanos de 29, 31 o 33 átomos de carbono estaría limitada por la tasa de recuperación de los mismos pues su concentración es de 5 a 9 veces mayor que la del alcano de 35 átomos de carbono. Los errores en la digestibilidad y en la estimación de la ingestión debido a las variaciones en la recuperación fecal de alcanos pueden ser evitados si se conoce la recuperación de los mismos y esto puede ser logrado dosificando alcanos de similar longitud a los que se encuentran en el pasto, ya que cuando la longitud de la cadena carbonada de estas sustancias es similar la recuperación en heces también lo es. Por otra parte, la utilización de alcanos dosificados como marcadores externos permitiría la estimación de la excreción fecal en los mismos animales en que es estimada la digestibilidad y poder llegar a conocer la ingestión individual. Con estos planteamientos han propuesto la siguiente fórmula para la estimación de la ingestión en pastoreo:

$$\text{Ingestión} = (Fi/Fj \times Dj) / (Hi - Fi/Fj \times Hj)$$

Donde: Hi = concentración de alcano interno en el pasto

Hj = concentración de alcano externo en el pasto

Fi = concentración de alcano interno en las heces

Fj = concentración de alcano externo en las heces

Dj = cantidad dosificada de alcano externo

Como prablema común a muchas de las técnicas mencionadas está el garantizar, mediante animales con fistula de esófago, fistula de rumen, corte del pasto directamente, etc., que la muestra que se asume como representativa de la ingestión de los animales en pastoreo realmente lo es.

Bibliografía

Armstrong, R.H., Common, T.G., Smith, H.K. (1986). The voluntary intake and in vivo digestibility of herbage harvested from indigenous hill plant communities. *Grass and Forage Science,* 41, 53-60.

Arnold, G.W. (1981). Grazing behaviour. En: Morley, F.H.W. (ed.). *World Animal Science, B1, Grazing Animals.* pp. 79-104. Elsevier. Amsterdam.

Arosteguy, J.C. (1982). *The dynamics of herbage production and utilization in swards grazed by cattle and sheep.* Ph.D. Thesis, University of Edinburgh.

Baile, C.A., Forbes, J.M. (1974). Control of feed intake and regulation of energy balance in ruminant. *Physiological Reviews,* 54, 160-214.

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

Barthram, G.T. (1980). Sward structure and depth of the grazed horizon. *Proceedings of the British Grassland Society,* 6.1-6.2.

Baumgardt, B.R., Krabill, L.F., Gobble, J.L., Wangsness, P.J. (1977). Estimating feed intake for cattle, sheep and swine. En: Fonnesbeck, V., Harris, L.E., Kearl, L.C. (ed.). *Feed composition, animal nutrient requirements and computerization of diets,* pp. 464-469. Utah State University, Logan.

Birrel, H.A. (1991). The effect of stocking rate on the grazing behaviour of Corriedale sheep. *Applied Animal Behaviour Science,* 28, 321-331.

Black, J.L., Kenny, P.A. (1984). Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research,* 35, 565-578.

Burlison, A.J., Hodgson, J. (1985). The influence of swards structure on the mechanics of the grazing process in sheep. *Animal Production,* 40, 530-531.

Burlison, A.J., Hodgson, J., Illius, A.W. (1991). Sward canopy structure and bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass and Forage Science,* 46, 29-38.

Chacon, E., Stobbs, T.H., Sandland, R.L. (1976). Estimation of herbage consumption by grazing cattle using measurements of eating behaviour. *Journal of the British Grassland Society,* 31, 81-87.

Chambers, A.R.M., Hodgson,J., Milne, J.A. (1981). The development and use of equipment for the automatic recording of ingestive behaviour in sheep and cattle. *Grass and Forage Science,* 36, 97-105.

Chestnutt, D.M.B. (1992). Effect of sward surface height on the performance of ewes and lambs continuosly grazed on grass/clover and nitrogen-fertilized grass swards. *Grass and Forage Science,* 47, 70-80.

Cochram, R.C., Adams, D.C., Wallace, J.D., Galyean, M.I. (1986). Predicting digestibility of different diets with internal markers: evaluation of four potential markers. *Journal of Animal Science,* 63, 1476-1485.

Cordova, F.J., Wallace, J.D., Pieper, R.D. (1978). Forage intake by grazing livestock: a review. *Journal of Range Management,* 31, 430-441.

Crawley, M.J. (1983). *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Studies in Ecology,* vol. 10. Blackweel. Oxford.

Demment, M.W., Greenwood, G.B. (1988). Forage ingestion: effects of sward characteristics and body

size. *Journal of Animal Science*, 66, 2380-2392.
Demment, M.W., Laca, E.A., Greenwood, G.B. (1987). Intake in grazing ruminants: a conceptual framework. En: Owens, F.N. (ed.). *Feed intake by beef cattle.* pp. 208-225. Oklahoma State University.
Dinius, D.A., Baumgardt, B.R. (1970). Regualtion of food intake in ruminants. 6. Influence of caloric density of pelleted rations. *Journal of Dairy Science*, 53, 311-323.
Dove, H., Mayes, R.W. (1991). The use of plant wax alkanes as marker substances in studies of the nutrition of herbivores: a review. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42, 913-952.
El Aich, A., Rittenhouse, L.R. (1988). Herding and forage ingestion by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 19, 279-290.
El Aich, A., Touibi, M., Rittenhouse, L.R. (1989). Food intake by free-grazing sheep and resource productivity. *Applied Animal Behaviour Science*, 24, 239-245.
Fahey, G.C., Jung, H.G. (1983). Lignin as a marker in digestion studies: a review. *Journal of Animal Science*, 57, 220-233.
Foot, J.Z., Russel, A.J.F. (1978). Pattern of intake of three roughage diets by non-pregnant, non-lactating Scottish Blackface ewes over a long period and the effects of previous nutritional history on current intake. *Animal Production*, 26, 203-215.
Foot, J.Z., Russel, A.J.F. (1979). The relationship in ewes between voluntary food intake during pregnancy and forage intake during lactation and after weaning. *Animal Production*, 28, 25-Oklahoma 39.
Forbes, J.M. (1971). Physiological changes affecting voluntary food intake in ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society*, 30, 135-142.
Forbes, J.M. (1980). A model of the short-term control of feeding in the ruminants: effects of changing animal or feed characteristics. *Appetite*, 1, 21-41.
Forbes, T.D.A. (1982). *Ingestive behaviour and diet selection in grazing sheep and cattle.* Ph.D. Thesis, University of Edinburgh.
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.
Frame, J. (1981). Herbage mass. En: Hodgson, J., Baker, R.D., Davies, A., Laidlaw, A.S. Leaver, J.D. (ed.). *Sward measurement handbook.* pp. 39-69. The British Grassland Society. Hurley.
Freer, M. (1981). The control of food intake by grazing animals. En: Morley, F.H.W. (ed.). *World Animal Science, B1, Grazing Animals.* pp. 105-124. Elsevier. Amsterdam.
Galyean, M.L., Krysl, L.J., Estell, R.E. (1987). Marker-based approaches for estimation of faecal output and digestibility in ruminants. En: Owens, F.N. (ed.). *Feed intake by beef cattle.* pp. 96-113. State University.
Genin, D., Pijoan, A.P. (1993). Seasonality of goat diet and plant acceptabilities in the coastal shrub of Baja California, Mexico. *Small Ruminant Research*, 10, 1-11.
Gordon, I.J. (1989). Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology*, 26, 53-64.
Gordon, I.J., Duncan, P. (1988). Pasture new for conservation. *New Scientist*, 117, 54-59.
Gordon, I.J., Iason, G.R. (1989) The foraging strategy of ruminants: its significance to vegetation utilization and management. *Macaulay Land Use Research Institute, Annual Report 1988.* pp. 34-41. MLURI. Edinburgh.
Gordon, I.J., Illius, A.W. (1988). Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional Ecology*, 2, 15-22.
Grant, S.A., Suckling, D.E., Smith, H.K., Torvell, L., Forbes, T.D.A., Hodgson, J. (1985). Comparative studies of diet selection by sheep and cattle: the hill grasslands. *Journal of Ecology*, 73, 987-1004.

Greenhalgh, J.F.D., Corbett, J.L. (1960). The indirect estimation of the digestibility of pasture herbage. I. Nitrogen and chromagen as faecal index substances. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 55, 371-376.

Grovum, W.L. (1987). A new look at what is controlling food intake. En: Owens, F.N. (ed.). *Feed intake by beef cattle*. pp. 1-40. Oklahoma State University.

Hepp, C. (1989). *Interactions between sward conditions and the intake and grazing behaviour of sheep in the autumn*. M.Phill. Thesis, University of Edinburgh.

Hodgson, J. (1968). The relationship between the digestibility of a sward and the herbage consumption of grazing calves. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 70, 47-51.

Hodgson, J. (1977). Factors limiting herbage intake by the grazing animal. *International Meeting on Animal Production from Temperate Grassland*. pp. 27-39. Dublin.

Hodgson, J. (1981). Variations in the surface characteristics of the sward and the short-term rate of herbage intake by calves and lambs. *Grass and Forage Science*, 36, 49-57.

Hodgson, J. (1982a). Influence of sward characteristics on diet selection and herbage intake by grazing animal. En: Hacker, J.B. (ed.) *Nutritional limits to animal production from pastures*. Commonwealth Agricultural Bureaux. pp. 153-163. Farnham Royal.

Hodgson, J. (1982b). Ingestive behaviour. En: Leaver, J.D. (ed.). *Herbage intake: handbook, pp.* 113-138. The British Grassland Society. *U.K.*

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

Hodgson, J. (1989). Management of grazing systems. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 50, 117-122.

Hodgson, J., Maxwell, T.J. (1982). Grazing research and grazing management. *HFRO Biennial Report 1979-1981*, pp. 169-187. HFRO. Edinburgh.

Hodgson, J., Forbes, T.D.A., Armstrong, R.H., Beattie, M.M., Hunter, A.E. (1991). Comparative studies of the ingestive behaviour and herbage intake of sheep and cattle grazing indigenous hill plant communities. *Journal of Applied Ecology*, 28, 205-227.

Hoffmann, R.R. (1988). *Anatomy of the gastro-intestinal tract*. En: Church, D.C. (ed.). *The ruminant animal: digestive physiology and nutrition*, pp. 14-43. Prentice Hall. New Jersey.

Illius, A.W. (1986). Foraging behaviour and diet selection. En: Gudmundson, O. (ed.) *Grazing research at northern latitudes*. pp. 227-236. Plenum in association with NATO Scientific Affairs Division. London.

Jamieson, W.S. (1975). *Studies on the herbage intake and grazing behaviour of cattle and sheep*. Ph.D. Thesis, University of Reading.

Jaramillo, E. (1994). *Utilización de pastos de regadío por el ganado ovino en pastoreo: influencia de la disponibilidad de hierba y de la raza (churra vs merina)*. Tesis Doctoral. Universidad de León.

Kay, R.N.B. (1985). Seasonal variation of appetite in ruminants. En: Haresign, W. (ed.). *Recent Advances in Animal Nutrition* 1985, pp. 113-129. Butterworths. London.

Kenney, P.A., Black, J.L. (1984a). Factors affecting diet selection by sheep. 1. Potential intake rate and acceptability of feed. *Australian Journal of Agricultural Research*, 35, 551-563.

Kenney, P.A., Black, J.L. (1984b). Factors affecting diet selection by sheep. 4. Level of feeding. *Australian Journal of Agricultural Research*, 35, 839-843.

Kotb, A.R., Luckey, T.D. (1972). Markers in nutrition. *Nutrition Abstracts and Reviews, Series B*, 42, 813-845.

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

Langlands, J.P., Corbett, J.L., McDonald, I., Reid, G.W. (1963). Estimation of the faeces output of grazing animals from the concentration of chromium sesquioxide in a sample of faeces. I. Comparison of estimates from samples taken at fixed times of day with faeces output measured directly. *British Journal of Nutrition,* 17, 211-218.

Le Du, Y.L.P., Penning, P.D. (1982) Animal based techniques for estimating herbage intake. En: Leaver, J.D. (ed.). *Herbage intake handbook,* pp. 37-75. The British Grassland Society. Hurley.

Malechek, J.C., Balph, D.F. (1987). Diet selection by grazing and browsing livestock. En: Hacker, J.B., Ternouth, J.H. (ed.). *The nutrition of Herbivores,* pp.121-132. Academic Press. Sydney.

Mantecón, A.R., Iason, G.R., Hunter, E.A. (1989). Seasonal variation in voluntary food intake in growing lambs: a comparison of genotypes. *Asian-Australasian Journal of Animal Science,* 2, 284-286.

Mantecón, A.R., Lavín, P., Frutos, P., Lavín, S., Marco, I. (1993). Diferenciación del aparato digestivo de los rumiantes: comparación entre ovejas, rebeco y cabra montés. *Archivos de Zootecnia,* 12, 445-450.

Maxwell, T.J. (1979). Systems research. Science and Hill Farming: HFRO 1954-1979. pp. 79-88. HFRO. Edinburgh.

Mayes, R.W., Lamb, C.S., Colgrove, P.M. (1986). The use of dosed and herbage n-alkanes as markers for the determination of herbage intake. *Journal of Agricultural Science, Cambridge,* 107, 161-170.

McClymont, G.L. (1967). Selectivity and intake in the grazing ruminant. En: Code, C.F. (ed.) *Handbook of Physiology, Sec. 6: Alimentary tract.* Vol. 1. pp. 129-137. American Physiological Society. Washington.

Milne, J.A. (1985). Nutritional needs of sheep in the hills and uplands. En: Maxwell, T.J., Gunn, R.G. (ed.). *Hill and upland livestock production.* pp. 39-47. British Society of Animal Production. Edinburgh.

Milne, J.A., Hodgson, J., Thompson, R., Souter, W.G., Barthram, G.T. (1982). The diet ingested by sheep grazing swards differing in white clover and perennial ryegrass content. *Grass and Forage Science,* 37, 209-218.

Milne, J.A., Macrae, J.C., Spence, A. Wilson, S. (1978). A comparison of the voluntary intake and digestion of forages at different times of the year by the sheep and red deer (Cervus elaphus). *British Journal of Nutrition,* 40, 347-357.

Milne, J.A. (1991). Diet selection by grazing animals. *Proceeding of the Nutrition Society,* 50, 77-85.

MLC (1988). *Meat market review December'88.* Meat and Livestock Commission. Milton Keynes.

MLC (1989). *Sheep yearbook 1989.* Meat and Livestock Commission. Milton Keynes.

Mooney, H.A. (1986). Photosynthesis. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology.* pp. 345-373. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Morris, S.T., McCutcheon, S.N., Parker, W.J., Blair, H.T. (1994). Effect of sward height on herbage intake and performance of lactating ewes lambed in winter and continuosly stocked on pasture. *Journal of Agricultural Science, Cambridge,* 122, 471-482.

Moss, R. (1991). Diet selection : an ecological perspective. *Proceeding of the Nutrition Society,* 50, 71-75.

Newman, J.A., Parson, A.J., Harvey, A. (1992). Not all sheep prefer clover: diet selection revisited. *Journal of Agricultural Science, Cambridge,* 119, 275-283.

Nicol, A.M. (1987). Livestock feeding on pasture. Occasional Publication No. 10, New Zealand Society of Animal Production. Canterbury.

Parker, W.J., McCutcheon, S.N. (1992). Effect of sward height on herbage intake and production of ewes of different rearing rank during lactation. *Journal of Agricultural Science, Cambridge,* 118, 383-395.

Penning, P.D. (1986). Some effects of sward conditions on grazing behaviour and intake by sheep. En: Gudmundson, O. (ed.) *Grazing research at northern latitudes*. pp. 219-226. Plenum in Association with NATO Scientific Affairs Division. London.

Penning, P.D., Hooper, G.E. (1985). An evaluation of the use of short-term weight changes in grazing sheep for estimating herbage intake. Grass and Forage Science, 40, 79-84.

Penning, P.D., Parson, A.J., Orr, R.J., Treacher, T.T. (1991a). Intake and behaviour response by sheep to changes in sward characteristics under continuos stocking. *Grass and Forage Science*, 46, 15-28.

Penning, P.D., Rook, J.A., Orr, R.J. (1991b). Patterns of ingestive behaviour of sheep continuosly stocked on monocultures of rye-grass or white clover. *Applied Animal Behaviour Science*, 31, 237-250.

Poppi, D.P., Minson, D.J., Ternouth, J.H. (1980). Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. I. The voluntary food intake, digestibility and retention time in the reticulum-rumen. *Australian Journal of Agricultural Research,* 32, 99-108.

Ramirez, R.G., Rodriguez, A., Flores, A., Carlos, J.L., García, J.G. (1990a). Botanical composition of diets selected by range goats in northeastern Mexico. *Small Ruminant Research,* 3, 97-107.

Ramirez, R.G., Rodriguez, A., Tagle, L.A., Del Valle, A.C., González, J. (1990b). Nutrient content and intake of forage grazedby range goats in northeastern Mexico. *Small Ruminant Research*, 3, 435-448.

Revesado, P.R. (1994). *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.

Rogers, P.J., Blundell, J.E. (1991). Mechanism of diet selection: the traslation of need into behaviour. *Proceeding of the Nutrition Society*, 50, 65-70.

Scales, G.H., Streeter, C.L., Denham, A.H., Ward, G.M. (1974). A comparison of indirect methods of predicting in vivo digestibility of grazed forages. *Journal of Animal Science,* 38, 192-199.

Stehr, W., Kirchgessner, M. (1976). The relationship between the intake of herbage grazed by dairy cows and its digestibility . *Animal Food Science and Technology,* 1, 53-60.

Stobbs, T.H. (1973). The effect of plant structure on the intake of tropical pasture. I. Variation in the bite size of grazing cattle. *Australian Journal of Agricultural Research,* 24, 809-823.

Stobbs, T.H., Cowper, L.J. (1972). Automatic measurement of the jaw movements of dairy cows during grazing and rumination. *Tropical Grasslands,* 6, 67-69.

Tilley, M.A., Terry, R.A. (1963). A two-stage technique for the in vitro digestion of forage crops. *Journal of teh British Grassland Society*, 18, 104-111.

Ungar, E.D., Noy-Meir, I. (1988). Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging. *Journal of Applied Ecology,* 25, 1045-1062.

Valderrábano, J. (1979). *Techniques of measuring intake by grazing sheep.* M. Phill. Thesis. University of Reading.

Weston, R.H., Poppi, D.P. (1987). Comparative aspects of food intake. En: Hacker, J.B., Ternouth, J.H. (ed.). *The nutrition of Herbivores,* pp. 133-161. Academic Press. Sydney.