

Una actualización sobre el meteorismo espumoso bovino[#]

An update on frothy bloat in cattle

G Bretschneider*

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria (EEA)-Rafaela, Santa Fe, Argentina.

SUMMARY

Frothy bloat is a digestive disorder that limits productivity in dairy and beef cattle. Many factors are involved in the sudden onset of bloat, however, in some cases, there is a lack of supporting evidence for their implication in the development of this disorder. To date, it is unknown what triggers the rapid oncoming of frothy bloat and, as a result, there are no completely effective control measures. This article analyzes the factors that are best characterized and that are most relevant for the development of frothy bloat. Current control measures available for cattle are also reviewed.

Palabras clave: Meteorismo espumoso, empaste, pH ruminal, proteólisis ruminal.

Key words: frothy bloat, cattle management, ruminal pH, ruminal proteolysis.

INTRODUCCIÓN

Gran parte de los sistemas de producción de carne y leche basan su cadena forrajera en el uso de pasturas cultivadas. Las leguminosas, puras o asociadas, representan un componente importante de las mismas, tanto por su calidad alimenticia como por su capacidad restauradora de la fertilidad de los suelos; sin embargo, en algunas épocas del año su aprovechamiento se encuentra restringido a causa de su efecto meteorizante sobre el ganado bovino (Latimori y col 1992).

El meteorismo espumoso (ME) es una alteración digestiva caracterizada por la distensión del retículo-rumen como consecuencia de la acumulación de gas proveniente de la fermentación microbiana del alimento, el cual es atrapado en pequeñas burbujas de gran estabilidad. Esto impide su normal eliminación mediante la eructación y ocasiona alteraciones circulatorias y respiratorias que pueden producir la muerte del animal (Howarth 1975).

Además de las pérdidas asociadas a mortandad de animales, existen pérdidas subclínicas que se manifiestan en la disminución de la producción de carne y leche en los animales afectados por un grado moderado del trastorno digestivo (Laby 1991). La producción de leche puede disminuir hasta un 7% cuando los animales sufren un trastorno digestivo leve, mientras que cuando el ME es severo, el descenso

en la producción láctea puede alcanzar el 11% (Stockdale 1976). El ME también resulta una limitante en el proceso de adopción tecnológica, como la utilización de variedades de alfalfa sin latencia invernal y la implementación de pastoreos intensivos (Latimori y col 1992).

El ME ocurre principalmente cuando los animales pastorean leguminosas como alfalfa (*Medicago sativa* L.), trébol blanco (*Trifolium repens* L.) o trébol rojo (*Trifolium pratense* L.) puras o asociadas con otras especies (Howarth 1975, Majak y Hall 1990). Se ha descrito también la presentación de ME en bovinos que pastorean trigo como verdeo de invierno (Howarth y Horn 1984). Entre las forrajeras no meteorizantes pueden citarse el trébol de cuernitos (*Lotus corniculatus* L.), astrágalo (*Astragalus cicer* L.), esparceta (*Onobrychis viciifolia* Scop.) (Hall y col 1994) y la mayoría de las gramíneas (Fay y col 1992).

La susceptibilidad al ME varía entre razas y entre individuos de una misma raza (Howarth 1975). Factores hereditarios influirían en la susceptibilidad al mismo (Wilkins y Morris 1992). Probablemente, las diferencias en susceptibilidad racial sean similares a las diferencias observadas entre animales de una misma raza (Howarth 1975). Se ha demostrado que la mortalidad por ME puede ser hasta tres veces menor en vacas lecheras adultas que en vaquillonas (Carruthers y col 1987, Laby 1991). Las vacas lecheras de mayor producción serían más propensas a meteorizarse debido al mayor consumo diario de materia seca (MS) (Colucci y Sienna 1982). La tasa de mortalidad para la raza Jersey fue tres veces superior a la descrita para la raza Holstein (Laby 1991). Según Carruthers y col (1987) la tasa de mortalidad por ME en vacas lecheras fue mayor durante la primavera (0,68% promedio de tres años) que en los meses de otoño (0,23%, promedio de dos años).

Aceptado: 03.12.2009.

Sanfe03 Proyecto Lechero. Acciones para el desarrollo territorial de la Provincia de Santa Fe, Argentina.

* Área de Investigación en Producción Animal, INTA EEA-Rafaela, Santa Fe, C.C. 22 (2300), Argentina; gbretschneider@rafaela.inta.gov.ar; bretschneider3@hotmail.com

Reid y col (1975) sostienen que no existen diferencias en el consumo total de forraje entre un animal susceptible y otro no susceptible al ME. Phillips y col (1996) registraron una "adaptación" de los animales al ME después de un período de pastoreo de dos semanas.

El ME ocurre típicamente durante las primeras horas de comenzado el pastoreo (Hall y Majak 1989). Este hecho se asoció a la "teoría de la velocidad de digestión inicial", la cual señala que las leguminosas meteorizantes presentan mayor fragilidad en su pared celular que las leguminosas no meteorizantes (Howarth y col 1978). Lees y col (1981) indican que la resistencia de la pared celular determina la velocidad de ruptura celular. Ante una menor resistencia, el proceso de masticación y el posterior ataque microbiano al material vegetal (Howarth y Horn 1984) provocan una rápida liberación ruminal de los constituyentes intracelulares, fundamentalmente hidratos de carbono solubles y proteínas solubles, que tienen un rol principal en el desarrollo del ME. Dichos componentes se acumulan en cantidades que resultan críticas para la formación de espuma (Howarth y col 1978). Posteriormente, Fay y col (1981) postularon que las hojas de las leguminosas meteorizantes liberaban sustancias solubles quimiotácticas (hidratos de carbono y aminoácidos) a través de sus estomas, las cuales favorecerían la atracción microbiana hacia esos sitios. Esto se consideró como otro factor determinante de la mayor velocidad inicial de digestión de las leguminosas meteorizantes.

El gas generado durante el ME proviene de la fermentación del alimento y de la acidificación del bicarbonato ruminal debido a la producción de ácidos grasos volátiles (AGV) (Waghorn 1991^a). Cangiano y Fay (1994) indican que entre los componentes alimenticios, los hidratos de carbono solubles son, inicialmente, la principal fuente de producción de gas debido a su rápida fermentación a nivel ruminal.

Leedle y col (1982) sugirieron que la solubilidad de los hidratos de carbono del forraje y las vías de fermentación microbianas utilizadas después de la alimentación determinan la velocidad de fermentación de los diferentes carbohidratos del alimento. En este sentido, los autores indican que la tasa de fermentación sería máxima para los hidratos de carbono solubles, intermedia para el almidón y mínima para la celulosa y hemicelulosa.

Las proteínas solubles son los principales constituyentes de la espuma y a su vez responsables de los cambios en la viscosidad y tensión superficial del licor ruminal (Walgenbach y Marten 1980). Las proteínas solubles de las hojas de alfalfa fueron clasificadas en dos fracciones: la fracción I (Ribulosa difosfato carboxilasa), de alto peso molecular, y la fracción II, compuesta por diferentes proteínas de bajo peso molecular (Jones y Lyttleton 1969). Ambas fracciones están involucradas en el desarrollo del ME (Howarth y col 1977). El 65% de las proteínas solubles del forraje se liberan durante el proceso de masticación, conduciendo a un aporte inmediato de componentes estabilizadores de la espuma a nivel ruminal (McArthur y

Miltimore, 1969). Según Majak y col (1995) la producción de espuma en los animales propensos a sufrir ME podría ser atribuida a una menor tasa de pasaje de la fase líquida del contenido ruminal a regiones posteriores del tracto digestivo.

Waghorn (1991^a) sostiene que la tasa de producción de gas puede afectar la formación de espuma estable, aunque la ocurrencia de ME dependería de la presencia de los componentes capaces de estabilizar la espuma. El bajo contenido de fibra y la elevada concentración de proteínas solubles de las leguminosas inmaduras, asociados a un flujo salivar reducido generan un contenido ruminal viscoso, donde el gas queda retenido (Reid y col 1984, Majak y col 1995). En cambio, Moate y col (1997) concluyeron que el ME se originaría por una alteración en el proceso de eructación y señalaron que la producción de gas y la presencia de espuma persistente no serían factores desencadenantes del trastorno digestivo.

La disminución en la frecuencia de las contracciones del rumen no es un factor etiológico del ME (Frost y col 1978, Colvin y Backus 1988); por el contrario, las contracciones ruminales incrementan su frecuencia durante el comienzo del mismo, especialmente la onda B, la cual está relacionada con la eructación, y sólo en el estadio final del trastorno digestivo la motilidad ruminal puede cesar totalmente (Colvin y Horn 1984). Según Waghorn (1991^b), un incremento en las contracciones del rumen sería incapaz de facilitar la eructación una vez que la espuma está presente.

Hall y col (1988) señalaron que los animales reducen el consumo de forraje entre un 18 y un 25% antes de manifestar el primer signo clínico de ME. Majak y col (1995) sugirieron que los disturbios gástricos generados por la espuma pueden ser los responsables de la disminución en el consumo, aun en ausencia de sintomatología clínica.

Durante el ME clínico se produce un cese en el consumo de forraje (Clarke y Reid 1974, McArthur y Miltimore 1969). Dougherty y col (1992) propusieron que el cese del consumo y de la actividad de pastoreo estarían asociados a la estimulación de los receptores mecánicos de la pared del retículo-rumen, por efecto de la espuma. El mecanismo físico generado por la distensión del tracto gastrointestinal también puede estar involucrado en la disminución del consumo (Allen 1996). Colvin y Backus (1988) indicaron que el intenso malestar que manifiesta el animal debido a la distensión ruminoreticular puede ser el responsable de muchas de las manifestaciones clínicas.

Las pectinas, saponinas y algunos minerales también se mencionan como causales del ME (Clarke y Reid 1974). Asimismo, diversos factores inherentes al animal, al clima y al manejo jugarían roles importantes en su presentación (Howarth y col 1991).

En Argentina, si bien se reconoce la importancia del ME principalmente en los sistemas de invernada y de producción lechera, aún no se ha determinado la magnitud de las pérdidas totales originadas por este trastorno. Asimismo,

a nivel mundial, no existen evaluaciones actualizadas de las pérdidas económicas ocasionadas por el ME. Por otro lado, debido a que únicamente se contabilizan las pérdidas asociadas a la muerte y el remplazo de los animales, las mismas subestiman los efectos negativos del ME sobre la rentabilidad de los sistemas ganaderos (Clarke y Reid 1974).

AMBIENTE RUMINAL

Majak y col (1982) establecieron que la susceptibilidad de los animales al ME está relacionada con las condiciones del rumen previo al pastoreo. Esta predisposición estaría principalmente asociada a la actividad y composición de la comunidad microbiana ruminal. Entre otros factores, el pH (Jones y Lyttleton 1972) y la actividad proteolítica ruminal (Fay y col 1986) también se asociaron a la presentación del ME.

POBLACIONES MICROBIANAS RUMINALES

La población de microorganismos ruminales, dependiendo de su ubicación en el rumen, se divide en tres grupos (Cheng y col 1980): 1) microorganismos asociados a la pared del rumen; 2) microorganismos libres en el fluido ruminal y 3) microorganismos asociados a las partículas de alimento. El grupo adherido al material particulado puede clasificarse a su vez en dos subgrupos según su fuerza de unión a las partículas alimenticias (fuertemente y débilmente adheridas) (McAllister y col 1994); éstas representarían el 70-80% de los microorganismos ruminales (Craig y col 1987). Los grupos 2 y 3 interactúan con las partículas en digestión (McAllister y col 1994).

La cantidad de microorganismos asociados al material particulado se incrementa en respuesta a la alimentación, alcanzando un pico máximo en las primeras horas post-alimentación para luego disminuir progresivamente (Craig y col 1987). Como consecuencia de la colonización microbiana del alimento, Leedle y col (1982) demostraron que se produce una reducción del 40 al 60% en el número de microorganismos viables asociados al fluido ruminal luego del consumo. La unión de los microorganismos al forraje ingerido ocurre generalmente dentro de los primeros cinco minutos postingestión (McAllister y col 1994).

Bretschneider y col (2001) demostraron una menor capacidad fermentativa de los licores ruminales de los animales suplementados con ensilaje de maíz previo al pastoreo de alfalfa. Este hallazgo se interpretó como una consecuencia de la reducción de los microorganismos libres disponibles (grupo 2) para actuar sobre las leguminosas meteorizantes, inmediatamente después de la suplementación con ensilaje de maíz. Sin embargo, y en contraposición a esta primera interpretación, Bretschneider y col (2007) indicaron que la menor presentación y severidad del ME observada con esta medida de manejo no estaría necesariamente asociada a la hipótesis anteriormente

planteada. No obstante, los mismos autores destacan que la metodología que se utilizó para medir los grupos de microorganismos ruminales no era apropiada para evaluar dicha hipótesis. En este sentido, los autores sostienen que la medición de la masa total de microorganismos libres (vivos y muertos) no refleja el verdadero número de microorganismos viables y disponibles para fermentar la alfalfa inmediatamente después de la suplementación con ensilaje de maíz.

PH RUMINAL

Hall y Majak (1989) determinaron que el pH ruminal del ganado alimentado con alfalfa en estado vegetativo varía de 5,5 a 6,0, mientras que en un animal con ME el pH ruminal se encontraría en valores de entre 5,2 a 6,0. La máxima estabilidad de la espuma se produce a valores de pH próximos superiores al punto isoeléctrico de las proteínas solubles (Jones y Lyttleton 1972) cuando las cargas eléctricas de las proteínas se acercan a cero (no hay repulsión) y tienden a una máxima cohesión entre ellas (mayor viscosidad de la espuma) (Buckingham 1970). Este último autor así como Jones y Lyttleton (1972) indican que la agregación y precipitación de las proteínas solubles ocurre cuando el pH de la solución es igual o inferior a su punto isoeléctrico. Bajo condiciones de máxima fuerza de unión entre las proteínas solubles y máxima viscosidad de la espuma, la agitación del medio en el cual se encuentran genera la agregación de las proteínas en solución y conduce a su precipitación debido a la pérdida de solubilidad (McArthur y Miltimore 1969).

El punto isoeléctrico de la fracción proteica I (18S) de las hojas de alfalfa se alcanza a valores de pH de 5,4 a 5,6 (McArthur y Miltimore 1969), mientras que para la fracción II el pH que conduce a una máxima estabilidad es más amplio (4,5 a 6,0), lo cual demuestra que existen diferentes puntos isoeléctricos para los distintos constituyentes proteicos de la fracción II (Jones y Lyttleton 1972).

Bretschneider y col (2007) establecieron la existencia de una asociación positiva entre el pH ruminal y la severidad del ME; sin embargo, aunque estadísticamente significativo ($P < 0,05$), el coeficiente de correlación fue muy bajo ($r = 0,31$). Por lo tanto, al igual que lo indicado por Mendel y Boda (1961), Moate y col (1997) y Bretschneider y col (2001), los autores sugirieron que el pH ruminal podría no ser un factor importante en el desarrollo del ME.

ACTIVIDAD PROTEOLÍTICA DE LA MICROBIOTA RUMINAL

La degradación de las proteínas en el medio ruminal genera amonio y AGV como productos finales. Este proceso involucra diversas actividades microbianas como la hidrólisis de la proteína mediante proteasas, la degradación de péptidos por peptidasas y, finalmente, la desaminación y fermentación de la cadena carbonada (Cotta y Hespell 1984).

Según Nolan (1993), un 30 a 50% de las especies bacterianas ruminales comúnmente aisladas presentan actividad proteolítica. Los protozoarios e inclusive los hongos (que constituyen una pequeña proporción de la biomasa ruminal) también presentan una elevada actividad proteolítica. La actividad proteolítica de las bacterias es 6 a 10 veces mayor que la de los protozoarios (Brock y col 1982), siendo las bacterias Gram negativas las que presentan mayor actividad (Kopečný y Wallace 1982). Sus enzimas proteolíticas están asociadas principalmente a la superficie celular, tanto sobre la cubierta celular como en el espacio periplásmico (Cotta y Hespell 1984); mientras que las bacterias Gram positivas liberan sus enzimas al medio ruminal (Allison 1969).

La localización de las proteasas en la superficie celular implica que la adsorción rápida e irreversible de las proteínas solubles a la superficie bacteriana (Wallace y Cotta 1988) sea el primer paso de su proceso degradativo (Broderick y col 1991). Nolan (1993) sostiene que la máxima solubilidad de las proteínas no siempre conduce a una mayor degradabilidad, debido a que la estructura proteica también juega un rol importante en su susceptibilidad a la degradación. Por otro lado, las proteínas insolubles no requieren de la solubilización previa para ser degradadas ya que es la bacteria la que se une a las mismas; esto determina que la susceptibilidad de las diferentes proteínas a la hidrólisis microbiana esté relacionada con su afinidad de adsorción (Broderick y col 1991).

La velocidad y extensión de la degradación proteica depende de diversos factores que finalmente van a determinar el valor nutritivo de la proteína (Wallace y Cotta 1988). Nugent y Mangan (1981) demostraron que la degradación de la fracción proteica I (18S) de las hojas de alfalfa es catalizada principalmente por proteasas bacterianas y que la adsorción de esa fracción a la superficie bacteriana para su posterior proteólisis es inmediata. Los autores concluyeron que la hidrólisis inicial es el paso limitante en la proteólisis de la fracción I, más que la posterior degradación de los péptidos a aminoácidos libres. En este sentido, Fay y col (1986) propusieron que la reducción de la actividad proteolítica ruminal podría estar involucrada en el desarrollo del ME como consecuencia de una mayor persistencia de las proteínas solubles en el fluido ruminal.

Baintner (1981) demostró que la actividad proteolítica de los microorganismos ruminales es máxima con valores de pH cercanos a 6,5 y declina rápidamente a medida que el pH se reduce. Cotta y Hespell (1984) determinaron que el pH óptimo para las proteasas bacterianas se encuentra en el rango de 6 a 7. Tanto los pH ácidos como alcalinos extremos generan una completa inactivación de las proteasas ruminales (Baintner 1981). Esta inactivación está relacionada a un proceso de desnaturalización, donde se produce la pérdida de solubilidad y actividad catalítica (Lehninger 1991). Según Erfle y col (1982) una disminución del pH por debajo de 6 conduciría a una reducción en el número de

los microorganismos proteolíticos ruminales. En relación a esto, Bretschneider y col (2001, 2007) describieron una disminución en la actividad proteolítica y del pH ruminal cuatro horas después de iniciado el pastoreo. Los autores sugirieron que la proteólisis ruminal podría explicar por qué las proteínas solubles que atrapan el gas se acumulan rápidamente y en gran cantidad en el fluido ruminal al inicio del pastoreo.

Por otro lado, Ramírez y Mitchell (1960) y Chien y Mitchell (1970) mencionan la presencia de inhibidores de las proteasas (inhibidores de la tripsina) en harinas de alfalfa y Walker-Simmons y Ryan (1977) en hojas de alfalfa. Estos inhibidores también fueron identificados en el fluido intracelular de las hojas de trigo (Segarra y col 1997). Chang y col (1978) detectaron que la mayor concentración de los inhibidores de la tripsina se encuentra en las hojas de alfalfa fresca en comparación con los tallos y la planta entera, y observaron que su concentración aumentaba a medida que la planta avanzaba en su estado fenológico. Hazlewood y col (1983) identificaron dos inhibidores de la tripsina asociados a la fracción proteica I de las hojas de alfalfa y propusieron que ambos podrían interferir con la proteólisis ruminal. También se identificaron enzimas ruminales con actividad semejante a la tripsina (Brock y col 1982). La posibilidad de que los inhibidores de la tripsina tengan alguna implicancia en el desarrollo del ME es sostenida por Hazlewood y col (1983).

MEDIDAS DE CONTROL

Se ha propuesto un conjunto de medidas para atenuar el potencial meteorizante de las especies forrajeras involucradas en el desarrollo del ME, sin embargo, las mismas no son extrapolables de una situación a otra ni garantizan un cien por ciento de eficacia.

Latimori y col (1997) recomiendan la utilización combinada de las diferentes alternativas disponibles con el fin de aumentar la eficacia en el control del ME.

Entre las medidas de control más reconocidas se pueden citar:

UTILIZACIÓN DE LAS LEGUMINOSAS EN ESTADO AVANZADO DE MADUREZ

La madurez de las leguminosas es uno de los factores más importantes a tener en cuenta en la prevención del ME (Howarth y col 1991). Según Howarth y Horn (1984), el incremento de la proporción de fibra en el forraje maduro y la mayor resistencia de la pared celular a la ruptura durante los procesos de digestión, reducirían el riesgo de ME.

La desventaja de esta medida de manejo es la menor calidad de las leguminosas pastoreadas en estado fenológico avanzado. Los rebrotes a nivel de la corona pueden ser un riesgo potencial a pesar de la madurez de las plantas (Latimori y col 1997).

UTILIZACIÓN DE PASTURAS ASOCIADAS

La inclusión de gramíneas en una pastura de leguminosas permite reducir el riesgo de ME; sin embargo, se han registrado casos de ME en pasturas con una proporción de leguminosas que no excede el 25-30% (Ferrari 1994). Por lo tanto, a pesar de que las leguminosas representen un bajo porcentaje de la composición botánica de la pastura, el riesgo de ME está presente, aunque probablemente con una intensidad y frecuencia menor.

MARCHITAMIENTO Y DESECAMIENTO DE LAS PASTURAS

Marchitamiento por corte. Los cortes se realizan en cada franja diaria a 5-7 cm del suelo, en estadíos del cultivo que varían entre botón floral y 10% de floración. Una vez cortado, el forraje es oreado (aireado) por 36-48 horas en otoño e invierno y por 12-24 horas en verano y primavera. El forraje se ofrece en la andana (hilera de forraje cortado); aunque también puede ofrecerse mediante el uso de un carro forrajero, fuera del lugar de corte. Con esta medida de control no solo se logró disminuir la presentación de ME, sino que también fue posible aumentar el consumo de MS/animal/día en aproximadamente un 25% con respecto al grupo de animales que consumían la pastura de alfalfa en pie (Guaita y Gallardo 1997).

En comparación con las hojas frescas, el oreado (durante 48 horas) de las hojas de alfalfa (Davies y col 1993) incrementó el porcentaje de MS en un 87% y disminuyó el porcentaje de proteína bruta (% PB) en un 11%. No encontraron diferencias en los contenidos de materia orgánica (MO), pared celular (PC), carbohidratos no estructurales solubles (CNES) y digestibilidad *in vitro* de la MS (DIVMS) y de la materia orgánica (DIVMO). También observaron una menor producción de gas cuando las hojas oreadas se expusieron al ataque microbiano ruminal.

Esta técnica reduciría la presentación de ME debido a una menor velocidad de digestión inicial de las hojas de alfalfa en el rumen y a una menor posibilidad de selección de las plantas o partes de las plantas debido a la forma en que el forraje es presentado al animal.

Desecamiento por herbicidas. Durante varios años se utilizó el paraquat (herbicida de contacto) a bajas dosis como herramienta para el control de ME en los sistemas de producción de carne. La dosis utilizada es de 0,200 a 0,250 L/ha (Gramoxone Super - producto comercial) con un volumen de agua de 80 litros y presión normal. Se debe aplicar 36-48 horas antes del pastoreo de los animales (Correa Luna y Damen 1997).

Los resultados en la prevención del ME son satisfactorios, aunque la respuesta productiva de los animales puede resultar afectada. Latimori y col (1992) observaron una reducción del 15% en la ganancia diaria de peso (GDP) de los animales que consumían forraje previamente tratado con paraquat. Esta menor GDP se atribuyó a una disminución

en la calidad y cantidad del forraje tratado debido a la caída de hojas que provoca el marchitamiento. A partir de experiencias *in vitro*, Roigé y col (1998) sugieren que el paraquat a dosis de 10 a 1.000 ppm interferiría con la actividad digestiva de los microorganismos ruminales.

En los tejidos de novillos alimentados con alfalfa tratada con paraquat no se detectaron residuos del herbicida según los límites máximos establecidos por el Códex Alimentario Internacional (Latimori y col 1992, Correa Luna y Damen 1997).

En experiencias realizadas durante tres años en los meses de primavera-verano el asperjado con paraquat no afectó los rebrotes ni la cantidad de plantas de alfalfa (Correa Luna y Damen 1997). Davies y col (1994) indicaron que, en comparación con hojas frescas, el tratamiento de las hojas de alfalfa con paraquat (48 horas de acción) incrementa el % MS en un 52% y la pared celular en un 16%, disminuyen la DIVMS y la DIVMO en un 7% y no afecta el contenido de MO, PB y CNES; también observaron que las hojas tratadas producían menos gas cuando eran atacadas por los microorganismos del rumen. La menor incidencia de ME podría ser consecuencia de una reducción en la velocidad inicial de digestión del forraje desecado.

Otros productos desecantes utilizados para prevenir el ME son el 2,4-D (herbicida sistémico), el diquat (herbicida de contacto) y el formol, aunque existe escasa información en cuanto a sus efectos sobre los animales (residuos en tejidos) y sobre las plantas (calidad, producción y persistencia) (Cangiano y Fay 1994).

AGENTES ANTIESPUMANTES

Entre los agentes antiespumantes más conocidos se pueden citar: siliconas (Ej. dimetilpolisiloxano), aceites vegetales, grasas animales emulsionadas y vaselina líquida. Los productos antiespumantes tienen una acción directa sobre la espuma, impidiendo su formación al mezclarse con los constituyentes que la generan (principalmente proteínas solubles) y disminuyendo sus propiedades espumantes (Fay y col 1992).

Estos productos pueden suministrarse en agua de bebida o rociados sobre las pasturas. Otra forma de aplicación sencilla, aunque poco efectiva, es el pincelado del producto en el flanco del animal. El éxito de esta medida depende de que el animal se lama el flanco antes de comenzar el pastoreo y/o ante el primer signo de ME. Evidencias empíricas indicarían que los animales aprenden a asociar el alivio del malestar con el acto de lamerse el flanco (Stockdale 1991).

PRODUCTOS TENSIOACTIVOS SINTÉTICOS

Los productos más conocidos son: los plurónicos (Ej. poloxaleno) y los alcoholes etoxilados (Ej. Terics). Según Laby (1991), los eventos que preceden el comienzo del ME incluyen la inactivación que naturalmente ocurre de los

lípidos antiespumantes en el rumen y la reducción gradual de la densidad del contenido ruminal; de esta manera, las propiedades detergentes de los tensioactivos sintéticos permitirían la reactivación de los lípidos antiespumantes a través de la humectación de la superficie de los fragmentos del forraje en digestión y la suspensión o emulsificación de los lípidos vegetales en el fluido ruminal.

Dougherty y col (1992) demostraron que el poloxaleno afecta el comportamiento ingestivo prolongando el tiempo de pastoreo, lo cual podría deberse en parte al alivio del ME. En este sentido, Laby (1991) indica que la mejor respuesta productiva observada con el uso de productos tensioactivos sintéticos puede deberse a un incremento en la densidad del contenido ruminal, lo cual permite aumentar la tasa de pasaje y el consumo de los animales.

A diferencia de los productos antiespumantes los agentes tensioactivos sintéticos poseen la ventaja de que con una dosis baja se logra una mayor potencia y persistencia en el rumen (Colucci y Sienna 1982). Entre los métodos más conocidos para la administración de los agentes tensioactivos sintéticos se pueden citar los siguientes:

Tomas individuales (“drenching”). Se considera el método más efectivo y confiable para la prevención del ME. Debido al tiempo de acción en el rumen (aproximadamente 12 horas para el poloxaleno) se deben administrar dos dosificaciones al día. La administración se realiza en la sala de ordeña mediante la utilización de pistola dosificadora (Stockdale 1991).

Rociado sobre las pasturas. Es un método muy confiable si el proceso se realiza correctamente. Permite que los animales consuman la dosis diaria requerida del agente antimeteorizante durante el pastoreo. La principal limitante de este método está asociada a las condiciones climáticas que pueden afectar la distribución uniforme del producto. El viento y la lluvia son las variables climáticas más influyentes. La lluvia lava el producto antimeteorizante de la pastura y exige un nuevo rociado previo al ingreso de los animales a la parcela. El pastoreo puede realizarse inmediatamente después de la aplicación del producto ya que éste ejerce su efecto sobre el animal y no sobre la planta (Stockdale 1991).

Mezclado en la ración. Es un método efectivo y tan confiable como la administración del producto antimeteorizante mediante tomas individuales (“drenching”), siempre que se asegure el consumo total del suplemento (Stockdale 1991). Es un método práctico para utilizar durante la suplementación en la sala de ordeña. Si se logra un consumo uniforme resultaría un método más sencillo que la administración por tomas diarias. Es el método más difundido en los establecimientos lecheros de Uruguay (Colucci y Sienna 1982). Debido a su baja palatabilidad se puede usar melaza para su administración.

Diluido en el agua de bebida. Es un método práctico pero poco confiable ya que el consumo de agua puede variar en cantidad (3 a 11% del peso vivo [PV]) y frecuencia (Stockdale 1991). Además, la elevada proporción de agua de las leguminosas potencialmente meteorizantes conduce a una disminución en el consumo de agua. Es necesario el empleo de dosificadores en el agua de bebida de manera que se respeten las concentraciones requeridas.

En bloques para lamer. Es un método muy poco confiable ya que no es posible asegurarse que todos los animales accedan a lamer los bloques (Stockdale 1991).

En conclusión, las formas de administración más confiables y seguras son aquellas en las cuales las dosis preventivas llegan al rumen de todos los animales antes que se presenten las condiciones que generan el ME. Tal es el caso de las tomas individuales, el rociado sobre las pasturas y el mezclado en la ración.

En los tambos de Nueva Zelanda y Australia el método más utilizado es la administración en tomas individuales durante el ordeño¹. Waghorn y Shelton (1994) indican que esta forma de prevención no es efectiva en todos los animales y que la variación en la respuesta puede deberse a diferencias en la estabilidad de la espuma y/o a una baja dispersión del producto debido a un mezclado inadecuado con el contenido ruminal, lo que implicaría que el producto se concentre en la zona craneal del retículo-rumen, pasando rápidamente al abomaso.

El uso de detergentes domésticos es inefectivo en la prevención del ME (Majak y col 1995).

IONÓFOROS

Entre los ionóforos más utilizados en la prevención del ME se encuentran la monensina, cuyas propiedades están ampliamente descritas en la bibliografía, y la lasalocida. La monensina es un antibiótico comúnmente utilizado en las raciones del ganado de “feedlot” con el objetivo de aumentar la eficiencia de conversión del alimento, reducir el riesgo de acidosis y para la prevención y control de la coccidiosis (Vogel 1995). En condiciones de pastoreo, el empleo de monensina mejoró la GDP (Oliver 1975, Bretschneider y col 2008) y redujo la presentación de ME (Branine y Galyean 1990, Majak y col 1995).

Lowe (1991) atribuye la reducción en la incidencia de ME al efecto de la monensina sobre el patrón de fermentación ruminal, al generar un incremento en la proporción de ácido propiónico a expensas de una reducción en la proporción de ácido acético, lo cual determina una disminución en la producción de metano (CH₄) y dióxido de carbono (CO₂). Laby (1991) propone a la reducción de la proporción de CH₄ en la mezcla de gases ruminales como la principal causa por la cual disminuye la presentación de ME debido

¹ Ulyatt MJ, comunicación personal.

a que el CH₄ presenta mayor capacidad estabilizante de la espuma que el CO₂. La mayor solubilidad del CO₂ en agua le permite atravesar más fácilmente las paredes de la burbuja, en cambio el CH₄ quedaría retenido dentro de ésta. Por otro lado, Branine y Galyean (1990) atribuyen la reducción de la presentación de ME al aumento del pH ruminal que genera la monensina con respecto al pH < 6,0 que sería necesario para una máxima estabilidad de la espuma (McArthur y Miltimore 1969). Sin embargo, Moate y col (1997) no encontraron diferencias significativas (P > 0,05) en la composición del gas de fermentación ni en el pH ruminal de vacas lecheras dosificadas con bolos de liberación lenta de monensina. En consecuencia, el mecanismo por el cual la monensina reduce el ME es aún desconocido.

La eficacia de los ionóforos en el control del ME fue analizada por Majak y col (1995), quienes indicaron una reducción del 50% en la incidencia de ME. Estudios realizados en Australia y Nueva Zelanda con bolos de liberación lenta de monensina han demostrado una reducción de un 80% en la tasa de mortandad y en la incidencia de casos clínicos de ME (Moate y col 1997). Experiencias en Argentina han demostrado que mediante el uso de monensina se logró disminuir la incidencia de ME en un 50-80%; sin embargo, en condiciones de alto riesgo no se evitaría la aparición de casos agudos (Latimori y col 1997).

La monensina puede administrarse con los suplementos (por ejemplo, maíz, sorgo, etc.), los cuales actuarían como vehículo, o mediante el empleo de bolos de liberación lenta. Estos últimos, una vez administrados, liberan el aditivo diariamente durante aproximadamente 100 días (Bretschneider y col 2008). Sin embargo, cuando es administrada mediante un vehículo, la monensina debe ser cuidadosamente dosificada y mezclada con el suplemento para prevenir sobredosis y toxicidad. Potter y col (1984) recomiendan que la monensina se dosifique a razón de 100 mg/animal/día durante los primeros cinco días de administración y 200 mg/animal/día durante el resto de la suplementación. Para una dosificación segura se recomienda una concentración máxima de monensina en el suplemento de 440 ppm (mg/kg).

MEDIDAS DE MANEJO DEL PASTOREO

Momento de ingreso a la nueva parcela. Se demostró que el pastoreo temprano en la mañana aumenta el riesgo de ME con respecto al pastoreo tarde en la mañana (aproximadamente a las 11:00-12:00 h) (Majak y col 1995). Esto indica que es aconsejable el cambio de parcela después del mediodía cuando el rocío o las heladas ya desaparecieron (Hall y Majak 1995, Majak y col 1995). Ambos factores provocan una mayor turgencia de las hojas, lo cual determina una mayor fragilidad ante la masticación y la digestión por los microorganismos ruminales. Esto implica una mayor velocidad inicial de digestión y un ambiente más propenso para el desarrollo del ME.

Tiempo de permanencia en la parcela. El pastoreo continuo de alfalfa (24 h/día) redujo el riesgo de ME con respecto al pastoreo de 6 horas diarias (Majak y col 1995). Los sistemas de pastoreo que promueven un vaciamiento ruminal rápido y continuo (más "bypass", menos producción de gas) reducirían el riesgo de ME (Majak y col 1995).

Grado de ayuno previo al pastoreo. La producción de gas por sí misma es irrelevante en la generación de ME si los agentes estabilizadores de la espuma no están presentes (Moate y col 1997). Waghorn (1991^b) determinó que el ayuno previo al pastoreo genera un pH ruminal elevado que contribuye a una mayor producción de CO₂ durante las primeras horas de pastoreo debido a la acidificación del bicarbonato ruminal. Por lo tanto, bajo esta situación, la presencia de los agentes estabilizadores de la espuma contribuye a un mayor riesgo de ME. Por otro lado, Fay y col (1986) sugieren que el ayuno prolongado (24 h) reduce la actividad proteolítica ruminal, favoreciendo el atrapamiento del gas en el rumen debido a una mayor persistencia de las proteínas solubles.

Después de un período de ayuno, la mayoría de los animales presentan un mayor consumo en comparación con los animales alimentados *ad libitum* (Baile y McLaughlin 1987). Dougherty y col (1989) determinaron que los períodos de ayuno en animales que pastorean alfalfa generan un aumento en la tasa de consumo durante la siguiente sesión de pastoreo. Además, concluyeron que el comportamiento ingestivo en respuesta al ayuno del ganado en pastoreo estaría determinado por el tiempo de retención del forraje en el tracto digestivo. Sin embargo, no se ha demostrado que tanto la tasa de consumo (Clarke y Reid 1974, Majak y col 1995) como el grado de ayuno al momento del pastoreo sean de importancia en el desarrollo del ME (Walgenbach y Marten 1980). En este sentido, Howarth (1975) indica que la tasa de consumo determina la velocidad con que un animal se meteoriza aunque no determina la frecuencia del trastorno digestivo.

Suplementación con heno. Cole y col (1945) determinaron que es necesario 4,5 y 7,7 kg de heno de pasto sudan (*Sorghum × drummondii*)/animal/día previo al pastoreo para una protección parcial y completa contra el ME, respectivamente. Por lo tanto, las elevadas cantidades a suministrar determinan que ésta sea una medida de prevención poco práctica que, además, reduce el aprovechamiento de la pastura. Kitroser y Correa Luna (1993) indicaron la presentación de casos de ME en experiencias donde se suministraron altos consumos de heno (1,7% del PV) previo al pastoreo de leguminosas. Sin embargo, un trabajo reciente (Majak y col 2008) mostró que la suplementación con heno de pasto Ovillo (*Dactylis glomerata* L.) en cantidad de 2,5 kg MS/animal/día, previo al suministro de alfalfa fresca, redujo la ocurrencia de ME (> 90%) en novillos con fístula ruminal alimentados a corral. Es de

destacar que en este mismo ensayo el heno de alfalfa no fue efectivo para controlar el ME.

Suplementación con concentrados energéticos y proteicos. Phillips y col (1996) sostienen que ante el riesgo de ME es conveniente utilizar aquellos suplementos que se fermentan lentamente en el rumen y que se consumen en suficiente cantidad como para reducir los períodos de rápido consumo del forraje. Por otro lado, los suplementos que contienen un alto nivel de energía rápidamente fermentecible y un elevado contenido proteico incrementarían la incidencia de ME como consecuencia del sinergismo entre el aporte de energía y nitrógeno, lo cual estimularía la fermentación ruminal.

La utilización de suplementos que reducen el pH ruminal genera condiciones que favorecen el desarrollo del ME, por esta razón no sería aconsejable la utilización de granos como suplemento para pasturas potencialmente meteorizantes (McArthur y Miltimore 1969). Howarth y Horn (1984) sostienen que existe una correlación positiva entre el contenido de almidón del forraje y la presentación de ME. En este sentido, Peralta y col (2002) mostraron que la suplementación con grano de maíz entero (1% PV de MS) previo al pastoreo de alfalfa no reduce la ocurrencia de ME.

También se han utilizado raciones que contienen un elevado porcentaje de grasas o taninos para controlar el ME, sin embargo los resultados no han sido concluyentes (Colucci y Sienna 1982).

Suplementación con ensilaje de maíz. Pritchard y col (1989) lograron controlar el ME en vacas lecheras mediante el uso de ensilaje de maíz en una proporción no inferior al 40% (5 kg MS/animal/día) de la dieta total. Asimismo, en los sistemas intensificados de producción de carne del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Balcarce, Argentina, se empleó la suplementación con ensilaje de maíz de novillos que pastorean alfalfa, sin que se hayan registrado casos de ME clínico (Bretschneider 2000).

De Boever y col (1990) sostienen que la masticación de ingestión y rumiación dependen de la naturaleza de la dieta, y que el principal responsable de esta respuesta es el nivel de fibra dietario. El proceso masticatorio estimula la secreción salival, la cual se requiere para humedecer el alimento como requisito previo a la colonización microbiana y para aportar sustancias *buffer* tendientes a prevenir cambios bruscos del pH ruminal (McAllister y col 1994). Elizalde y col (1993) indican que el alto contenido de fibra del ensilaje de maíz aumentaría la salivación y, por lo tanto, provocaría un aumento del pH ruminal en animales alimentados con pasturas de calidad. Es importante tener en cuenta que la longitud de la fibra dietaria juega un rol muy importante en la respuesta masticatoria y, en consecuencia, en el patrón de fermentación ruminal (Lu 1987, De Boever y col 1993). Por otro lado, Howarth y Horn (1984) indican que el contenido

de fibra del forraje está negativamente relacionado con la ocurrencia de ME.

Mediante la información obtenida a partir de ocho ensayos (Stockdale 1994^b, 1996, 1997^a, 1997^b) de suplementación con ensilaje de maíz en vacas lecheras realizados en otoño y primavera sobre pasturas de trébol blanco (*Trifolium repens*) y trébol persa (*Trifolium resupinatum*), se obtuvo el valor medio y error estándar de los niveles de sustitución observados (kg MS de forraje no consumido/kg MS de suplemento consumido), y de los niveles de suplementación (expresados como % PV) utilizados. Los resultados de estos ensayos indican que para un nivel de suplementación de $0,98 \pm 0,09\%$ PV en MS de ensilaje de maíz la respuesta sustitutiva fue de $0,20 \pm 0,05$ kg/kg. El mayor consumo de MS en los grupos suplementados demuestra un efecto asociativo del ensilaje de maíz con las leguminosas. El elevado contenido de proteínas y minerales de las leguminosas, asociado al aporte de energía rápidamente fermentecible (almidón del grano) y el alto aporte de fibra del ensilaje de maíz, lo cual mantiene el funcionamiento ruminal, determinan la complementariedad de ambas fuentes alimenticias (Pritchard y col 1989, Stockdale 1994^b).

Según Stockdale (1994^a), el objetivo de la suplementación de los rumiantes en condiciones de pastoreo es aportar los nutrientes que en la dieta base son deficitarios. Según este concepto, el ensilaje de maíz complementarí el desbalance nutritivo ocasionado por el consumo de leguminosas, dado que no sólo permite obtener una mayor respuesta productiva debido al consumo elevado de MS (baja tasa de sustitución), sino que también permite utilizar las pasturas en un estado de mayor calidad al generarse un menor riesgo de ME. En este sentido, Bretschneider y col (2001 y 2007) indicaron que la suplementación con ensilaje de maíz (0,5% PV de MS) previo al pastoreo de alfalfa redujo no solo la ocurrencia ($56 \pm 30\%$), sino también la severidad ($38 \pm 6,3\%$) del ME. Stockdale (1994^c) y Bretschneider y col (2007) sugirieron que una menor tasa de consumo inicial sería una de las posibles causas por la cual el uso del ensilaje de maíz, previo al pastoreo de leguminosas meteorizantes, reduciría el riesgo de ME.

Cheng y col (1998) concluyeron que debido a las presiones de los consumidores para reducir el uso de productos químicos (antibióticos, detergentes, etc.) en las dietas, y dado que la aprobación del uso de aditivos por parte de los organismos reguladores de alimentos es económicamente prohibitiva, las medidas de manejo tendientes a controlar el ME van a cobrar mayor importancia en el futuro.

PERSPECTIVAS PARA EL CONTROL DEL METEORISMO ESPUMOSO BOVINO

Nuevas variedades de alfalfa con menor velocidad de digestión inicial fueron evaluadas por Kudo y col (1985), quienes demostraron que, durante las primeras horas de consumo de un cultivar de alfalfa con una tasa de digestión

inicial *in situ* (TDIS) 6% inferior a la TDIS del cultivar testigo, se generaba una menor concentración de proteínas y carbohidratos solubles, clorofila, AGV e iones hidrógenos a nivel ruminal. Así, la obtención de nuevas variedades de alfalfa con una menor TDIS podría resultar en una reducción de su potencial meteorizante.

Hall y col (1994) alimentaron a novillos en pastoreo y a corral con un cultivar de alfalfa que presentaba una TDIS 4 a 11% menor que la del cultivar testigo, pero no observaron una reducción significativa ($P > 0,05$) en la ocurrencia de ME. Los autores sostienen que la falta de éxito se debió a que el cultivar de alfalfa con baja TDIS estaba muy por debajo de lo recomendado (reducciones en la TDIS del 20 al 30%) para prevenir el ME.

En Argentina, Basigalup y col (1999) están trabajando desde el año 1991 en un programa de mejoramiento con el objetivo de seleccionar cultivares de alfalfa con bajo potencial meteorizante. Los resultados obtenidos hasta el presente indican una reducción promedio de 22,7% en la TDIS (4 horas de incubación) del tercio superior de la planta de alfalfa (ProINTA Carmina) que la población original. Sin embargo, para el mismo cultivar de alfalfa la TDIS de las hojas del tercio superior del forraje resultó sólo un 4,5% menor que la TDIS de las hojas del cultivar usado como testigo (Bárbara SP INTA) (Bernáldez y col 2007).

Tanner y col (1995) demostraron mediante pruebas *in vitro* que los taninos condensados reducen, a dosis dependiente, la fuerza compresiva de la espuma generada por las proteínas de las leguminosas. La mayoría de las leguminosas meteorizantes carecen de taninos foliares (Fay y Dale 1993). En un futuro, la manipulación genética permitirá la incorporación de taninos a las leguminosas meteorizantes mediante la transferencia de genes de especies portadoras (Familton 1990, Fay y Dale 1993), aunque será necesario determinar su concentración óptima en el forraje, de modo que se obtenga un equilibrio que no afecte la digestibilidad ni la cantidad de proteína protegida en las leguminosas transferidas (Frame y col 1998).

Finalmente, la reducción en la actividad proteolítica ruminal en las primeras horas postpastoreo descrita por Bretschneider y col (2001, 2007) destaca el rol potencial de la proteólisis en la persistencia de las proteínas solubles en el fluido ruminal, como fue sugerido por Fay y col (1986), y reafirma la hipótesis de Hazlewood y col (1983), que al conocimiento del autor no ha sido aún evaluada, sobre la implicancia de los inhibidores de las proteasas de la alfalfa (Ramírez y Mitchell 1960, Chien y Mitchell 1970, Walker-Simmons y Ryan 1977, Chang y col 1978) en el desarrollo del ME bovino.

RESUMEN

El meteorismo espumoso bovino es un trastorno digestivo que limita la producción en los bovinos para carne y leche. Muchos factores han sido involucrados como causales del mismo, sin conocerse a ciencia cierta su influencia en el desarrollo de este trastorno. Actualmente no está claro

el origen etiológico del meteorismo espumoso y, como consecuencia, no contamos con una medida ciento por ciento segura para su control, resultando la misma únicamente paliativa del problema. Este trabajo resume los aspectos más estudiados y relevantes sobre la etiología del meteorismo espumoso bovino, así como también las medidas de control disponibles hasta la fecha.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), institución de la cual el autor fue becario durante el período en el que se realizaron los estudios experimentales que se resumen en esta revisión. Un especial agradecimiento al Dr. José Patricio Fay (INTA, EEA-Balcarce) quien fue mi mentor durante mis estudios de postgrado en la Unidad Integrada INTA Balcarce/Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Se agradece también a la Dra. Sandra E. Pérez (Facultad de Ciencias Veterinarias - Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires -UNCPBA-Tandil) por la lectura crítica del manuscrito.

REFERENCIAS

- Allen MS. 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *J Anim Sci* 74, 3063-3075.
- Allison MJ. 1969. Nitrogen metabolism of ruminal micro-organisms. In: Phillipson AT (ed). *Proceedings of the Third International Symposium on the Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant*, Cambridge, England, Pp 456-473.
- Baile CA, CL McLaughlin. 1987. Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. *J Anim Sci* 64, 915-922.
- Baintner K. 1981. Determination of proteolytic activity of rumen liquor with azocasein. *Zbl Vet Med A* 28, 796-802.
- Basigalup DH, CV Castell, V Arolfo, ML Benítez. 1999. Selección de un cultivar de alfalfa con bajo potencial empastador. *III Jornadas Chileno-Argentinas de Genética*, Rosario, Argentina.
- Bernáldez ML, J Martínez Ferrer, D Basigalup, D Alomar, ME Terreno, MS Bucéme. 2007. Ambiente y digestión ruminal de una alfalfa seleccionada por menor desaparición ruminal para reducir su potencial meteorizante. *XX Reunión de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal (ALPA) - XXX Reunión Anual de la Asociación Peruana de Producción Animal (APPA)*, Cusco, Perú.
- Branine ME, ML Galyean. 1990. Influence of grain and monensin supplementation on ruminal fermentation, intake, digesta kinetics and incidence and severity of frothy bloat in steers grazing winter wheat pasture. *J Anim Sci* 68, 1139-1150.
- Bretschneider G. 2000. Efectos de la suplementación con distintos niveles de silaje de maíz previo al pastoreo de alfalfa sobre la presentación de meteorismo espumoso bovino. Tesis de *Magister Scientiae*, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, INTA - Estación Experimental Agropecuaria de Balcarce, Buenos Aires, Argentina.
- Bretschneider G, FJ Santini, JP Fay, C Faverin. 2001. Effects of maize silage supplementation before lucerne grazing on the occurrence of bloat in cattle. *N Z J Agric Res* 44, 241-251.
- Bretschneider G, M Peralta, FJ Santini, JP Fay, C Faverin. 2007. Influence of corn silage supplementation before alfalfa grazing on ruminal environment in relation to the occurrence of frothy bloat in cattle. *Anim Feed Sci Technol* 136, 23-37.
- Bretschneider G, JC Elizalde, FA Pérez. 2008. The effect of feeding antibiotic growth promoters on the performance of beef cattle consuming forage-based diets: A review. *Livest Sci* 114, 135-149.
- Brock F, C Forsberg, J Buchanan-Smith. 1982. Proteolytic activity of rumen microorganisms and effects of proteinase inhibitors. *Appl Environ Microbiol* 44, 561-569.
- Broderick GA, RJ Wallace, ER Orskov. 1991. Control of Rate and Extent of Protein Degradation. In: Tsuda T, Sasaki Y, Kawashima R (eds).

- Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants. Proceedings of the Seventh International Symposium of Ruminant Physiology.* Academic Press, Tokyo, Japan, Pp 542-579.
- Buckingham JH. 1970. Effect of pH, concentration, and temperature on the strength of cytoplasmic protein foams. *J Sci Food Agric* 21, 441-445.
- Cangiano C, P Fay. 1994. Empaste o meteorismo espumoso. En: Area de Producción Animal - EEA Balcarce-INTA (ed). *Curso de Nutrición Animal en Rumiantes*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Balcarce, Argentina, Pp 67-77.
- Carruthers VR, MB O' Connor, C Feyter, MP Upsdell, SF Ledgard. 1987. Results from the Ruakura Bloat Survey. Proceedings of the Ruakura Farmers' Conference, Ruakura, New Zealand, Pp 44-46.
- Chang H, GR Reeck, HL Mitchell. 1978. Alfalfa trypsin inhibitor. *J Agric Food Chem* 26, 1463-1464.
- Cheng KJ, JP Fay, RE Howarth, JW Costerton. 1980. Sequence of events in the digestion of fresh legume leaves by rumen bacteria. *Appl Environ Microbiol* 40, 613-625.
- Cheng KJ, TA McAllister, JD Popp, AN Hristov, Z Mir, HT Shin. 1998. A review of bloat in feedlot cattle. *J Anim Sci* 76, 299-308.
- Chien TF, HL Mitchell. 1970. Purification of a trypsin inhibitor of alfalfa. *Phytochemistry* 9, 717-720.
- Clarke RTJ, CSW Reid. 1974. Foamy bloat of cattle. A review. *J Dairy Sci* 57, 753-785.
- Cole HH, CF Huffman, M Kleiber, TM Olson, AF Schalk. 1945. A review of bloat in ruminants. *J Anim Sci* 4, 183-236.
- Colucci P, R Sienra. 1982. Meteorismo Espumoso. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina.
- Colvin HW, GW Horn. 1984. The significance of ruminal motility in the etiology of bloat. *Proceedings of the National Wheat Pasture Symposium*, October. Oklahoma State University, Oklahoma, USA, Pp 165-176.
- Colvin HW, RC Backus. 1988. Bloat in sheep (*Ovis aries*). *Comp Biochem Physiol* 91A, 635-644.
- Correa Luna M, D Damen. 1997. Meteorismo espumoso bovino. *Sexto Congreso Nacional de Lechería*, 29 de agosto. Venado Tuerto, Santa Fe, Argentina, Pp 55-66.
- Cotta M, R Hespell. 1984. Protein and amino acid metabolism of rumen bacteria. Ch.7. In: Milligan LP, Grovum WL, Dobson A (eds). *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants. Proceedings of the Sixth International Symposium on Ruminant Physiology, September 10-14, Banff, Canada*, Pp 122-136.
- Craig WM, GA Broderick, DB Ricker. 1987. Quantitation of microorganisms associated with the particulate phase of ruminal ingesta. *J Nutr* 117, 56-62.
- Davies P, JP Fay, CJ Escuder. 1993. Efecto del marchitamiento sobre variables asociadas al potencial meteorizante de la alfalfa. *Rev Arg Prod Anim*, 13, suppl 1, Pp 43-44.
- Davies P, JP Fay, CJ Escuder. 1994. Parámetros de potencial meteorizante en alfalfa fresca y marchitada con paraquat. *Rev Arg Prod Anim*, 14, suppl 1, Pp 17.
- De Boever JL, JI Andries, DL De Brabander, BG Cottyn, FX Buysse. 1990. Chewing activity of ruminants as a measure of physical structure - A review of factors affecting it. *Anim Feed Sci Technol* 27, 281-291.
- De Boever JL, DL De Brabander, AM De Smet, JM Vanacker, CV Boucque. 1993. Evaluation of physical structure. 2. Maize silage. *J Dairy Sci* 76, 1624-1634.
- Dougherty CT, NW Bradley, PL Cornelius, LM Lauriault. 1989. Short-term fasts and the ingestive behaviour of grazing cattle. *Grass Forage Sci* 44, 295-302.
- Dougherty CT, M Collins, NW Bradley, LM Lauriault PL Cornelius. 1992. The effects of poloxalene on ingestion by cattle grazing lucerne. *Grass Forage Sci* 47, 180-188.
- Elizalde JC, DH Rearte, FJ Santini. 1993. *Utilización de silaje de maíz en vacas lecheras en pastoreo*. Boletín Técnico del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Balcarce, Argentina, N° 117.
- Erfle J, R Boila, R Teather, S Mahadevan, F Sauer. 1982. Effect of pH on fermentation characteristics and protein degradation by rumen microorganisms *in vitro*. *J Dairy Sci* 65, 1457-1464.
- Familton AS. 1990. Animal Disorders Arising from Consumption of Pasture. Ch. 9. In: Langer RHM (ed). *Pastures their Ecology and Management*. Oxford University Press, New York, USA.
- Fay JP, KL Cheng, MR Hanna, RE Howarth, JW Costerton. 1981. A scanning electron microscopy study of the invasion of leaflets of a bloat-safe and a bloat-causing legume by rumen microorganisms. *Can J Microbiol* 27, 390-399.
- Fay JP, GL Micheo, G Santucho, A García Astrada. 1986. Effect of fasting on digestion of white clover leaflets by rumen microorganisms and possible implications in cattle bloat. *J Vet Med A* 23, 781-787.
- Fay JP, CJ Escuder, C Cangiano, P Davies. 1992. Empaste (meteorismo espumoso) en bovinos. *Boletín Técnico del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*, Balcarce, Argentina, N° 111.
- Fay MF, PJ Dale. 1993. Condensed tannins in *Trifolium species* and their significance for taxonomy and plant breeding. *Genetic Resources and Crop Evolution*, GRES-MS 999, 1-7.
- Ferrari O. 1994. Meteorismo: Incidencia económica de la enfermedad. *Gac Agr* 14, 237-251.
- Frame J, JFL Charlton, AS Laidlaw. 1998. Lucerne (syn.alfalfa) In: CAB International (ed). *Temperate Forage Legumes*. Ch.3. Wallingford, UK.
- Frost DF, GW Horn, LI Croy, GL Burnett. 1978. *Stocker bloat on wheat pasture*. Animal Science Research Report of Oklahoma Agricultural Experimental Station, Oklahoma, USA, Pp 54-59.
- Guaita S, M Gallardo. 1997. Utilización de la alfalfa en las unidades intensivas de producción de leche de la E.E.A. Rafaela. *Producir XXI*, Mayo, Pp 31-33.
- Hall JW, W Majak, AL van Ryswyk, RE Howarth, CM Kalnin. 1988. The relationship of rumen cations and soluble protein with predisposition of cattle to alfalfa bloat. *Can J Anim Sci* 68, 431-437. (Original no consultado, citado por: Majak W, JW Hall, PW McCaughey. 1995. Pasture management strategies for reducing the risk of legume bloat in cattle. *J Anim Sci* 73, 1493-1498).
- Hall JW, W Majak. 1989. Plant and animal factors in legume bloat. In: Cheeke PR (ed). *Toxicants of Plant Origin* (Volume III). CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA, Pp 94-106.
- Hall JW, W Majak, DG Stout, KJ Cheng, BP Goplen, RE Howarth. 1994. Bloat in cattle fed alfalfa selected for a low initial rate of digestion. *Can J Anim Sci* 74, 451-456.
- Hall JW, W Majak. 1995. Effect of time of grazing or cutting and feeding on the incidence of alfalfa bloat in cattle. *Can J Anim Sci* 75, 271-273.
- Hazlewood GP, JM Horsnell, JL Mangan. 1983. Trypsin isoinhibitors of lucerne: Association with leaf fraction I protein. *Phytochemistry* 22, 1107-1111.
- Howarth RE. 1975. A review of bloat in cattle. *Can Vet J* 16, 281-294.
- Howarth RE, W Majak, DE Waldern, SA Brandt, AC Fesser, BP Goplen, DT Spurr. 1977. Relationships between ruminant bloat and the chemical composition of alfalfa herbage. I. Nitrogen and protein fractions. *Can J Anim Sci* 57, 345-357.
- Howarth RE, BP Goplen, AC Fesser, SA Brandt. 1978. A possible role for leaf cell rupture in legume pasture bloat. *Crop Sci* 18, 129-133.
- Howarth RE, GW Horn. 1984. Wheat pasture bloat of stocker cattle: A comparison with legume pasture bloat. *Proceedings of the National Wheat Pasture Symposium*, October 24-25. Oklahoma State University, Oklahoma, USA, Pp 145-164.
- Howarth RE, RK Chaplin, KJ Cheng, BP Goplen, JW Hall, R Hironaka, W Majak, OM Radostits. 1991. *Bloat in cattle*. Agriculture Canada Publication 1858/E, Ottawa, Canada.
- Jones WT, JW Lyttleton. 1969. Bloat in cattle. XXIX. The foaming properties of clover proteins. *N Z J Agric Res* 12, 31-46.
- Jones WT, JW Lyttleton. 1972. Bloat in cattle XXXVI. Further studies on the foaming properties of soluble leaf proteins. *N Z J Agric Res* 15, 267-277.

- Kitroser C, M Correa Luna. 1993. Actualización en empaste. Evaluaciones de los controles y sus costos. *Primer Congreso Internacional de Ganadería Intensiva*. Bureau de Producción Animal, Buenos Aires, Argentina, Pp 51-61.
- Kopceň J, J Wallace. 1982. Cellular location and some properties of proteolytic enzymes of rumen bacteria. *Appl Environ Microbiol* 43, 1026-1033.
- Kudo H, KJ Cheng, MR Hanna, RE Howarth, BP Goplen, JW Costerton. 1985. Ruminal digestion of alfalfa strains selected for slow and fast initial rates of digestion. *Can J Anim Sci* 65, 157-161.
- Laby RH. 1991. Bloat: Its etiology and significance to the Australian dairy industry. In: *Dairy Research and Development Corporation (DRDC) (ed). Bloat / DRDC Bloat Workshop*. Ellinbank, Australia.
- Latimori NJ, AM Kloster, MA Amigone, L Cuerpo, A Pizza. 1992. Marchitamiento con paraquat en el control del meteorismo: efecto sobre la ganancia de peso y residuos en el tejido animal. *Rev Arg Prod Anim* 12, 217-222.
- Latimori NJ, AM Kloster, CO Descarga, MA Amigone. 1997. Meteorismo espumoso o empaste. En: Latimori NJ, Kloster AM (eds). *Invernada Bovina en Zonas Mixtas*. Agro 2 de Córdoba, Marcos Juárez, Argentina, Pp 118-140.
- Leedle JAZ, MP Bryant, RB Hespell. 1982. Diurnal variations in bacterial numbers and fluid parameters in ruminal contents of animals fed low - or high-forage diets. *Appl Environ Microbiol* 44, 402-412.
- Lees GL, RE Howarth, BP Goplen, AC Fesser. 1981. Mechanical disruption of leaf tissues and cells in some bloat-causing and bloat-safe forage legumes. *Crop Sci* 21, 444-448.
- Lehninger AL. 1991. *Bioquímica. Las bases moleculares de la estructura y función celular*. 2^{da} ed. Omega S.A. Barcelona, España.
- Lowe LB. 1991. Monensin controlled-release anti-bloat capsule. In: *Dairy Research and Development Corporation (DRDC) (ed.) Bloat / DRDC Bloat Workshop*, Ellinbank, Australia.
- Lu CD. 1987. Implication of forage particle length on chewing activities and milk production in dairy goats. *J Dairy Sci* 70, 1411-1416.
- Majak W, RE Howarth, KJ Cheng, JW Hall. 1982. Ruminal conditions that predispose cattle to pasture bloat. *J Dairy Sci* 66, 1683-1688.
- Majak W, JW Hall. 1990. Sodium and potassium concentrations in ruminal contents after feeding bloat-inducing alfalfa to cattle. *Can J Anim Sci* 70, 235-241.
- Majak W, JW Hall, PW McCaughey. 1995. Pasture management strategies for reducing the risk of legume bloat in cattle. *J Anim Sci* 73, 1493-1498.
- Majak W, GJ Garland, TJ Lysyk. 2008. The effect of feeding hay before fresh alfalfa on the occurrence of frothy bloat in cattle. *Can J Anim Sci* 88, 29-31.
- McAllister TA, HD Bae, GA Jones, KJ Cheng. 1994. Microbial attachment and feed digestion in the rumen. *J Anim Sci* 72, 3004-3018.
- McArthur JM, JE Miltimore. 1969. Bloat investigations. The pH of rumen contents and its role in legume bloat. *Can J Anim Sci* 49, 56-67.
- Mendel VE, JM Boda. 1961. Physiological studies of the rumen with emphasis on the animal factors associated with bloat. *J Dairy Sci* 44, 1881-1898.
- Moate PJ, T Clarke, LH Davis, RH Laby. 1997. Rumen gases and bloat in grazing dairy cows. *J Agric Sci* 129, 459-469.
- Nolan JV. 1993. Nitrogen kinetics. In: Forbes JM, France J (eds). *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. CAB International, Wallingford, UK.
- Nugent JHA, JL Mangan. 1981. Characteristics of the rumen proteolysis of fraction I (18S) leaf protein from lucerne (*Medicago sativa* L). *Br J Nutr* 46, 39-58.
- Oliver WM. 1975. Effect of monensin on gains of steers grazed on Coastal bermudagrass. *J Anim Sci* 41, 999-1001.
- Peralta EM, FJ Santini, JP Fay, G Bretschneider, J Soler. 2002. Prevención del meteorismo espumoso bovino con grano de maíz entero. 25^o Congreso de la Asociación Argentina de Producción Animal. Buenos Aires, Argentina, Vol 22: Supl 1, p 52 (Abstract: NA38).
- Phillips CJC, NL James, JP Murray-Evans. 1996. Effect of forage supplements on the incidence of bloat in dairy cows grazing high clover pastures. *Vet Rec* 139, 162-165.
- Potter EL, RL Vanduyne, CO Cooley. 1984. Monensin toxicity in cattle. *J Anim Sci* 58, 1499-1511.
- Pritchard KE, WK Mason, CR Stockdale, JB Moran. 1989. Integrating forage maize with pasture legumes for efficient dairy production in South Eastern Australia. *Proceedings of the XVI International Grassland Congress*, Nice, France, Pp 1143-1144.
- Ramírez JS, HL Mitchell. 1960. The trypsin inhibitor of alfalfa. *J Agric Food Chem* 8, 393-395.
- Reid C, RTJ Clarke, FRM Cockrem, WT Jones, JT McIntosh, DE Wright. 1975. Physiological and genetical aspects of pasture (legume) bloat. In: *Digestion and Metabolism in the Ruminant. Proceedings of the IV International Symposium on Ruminant Physiology*, Sidney, Australia, Pp 525-536.
- Reid C, P Vlieg, G Derrick, A Campbell. 1984. Bloat in cattle: anti-foaming agents for control. P.D. Hasselberg Government Printer. Wellington, New Zealand.
- Roige MB, MO Tapia, R Rubio. 1998. Effects of paraquat on rumen microbial function *in vitro*. *Anim Feed Sci Technol* 72, Issue 3-4, (Abstract).
- Segarra C, C Casalagué, RD Conde. 1997. Presencia de un inhibidor de proteasas en el fluido intercelular de hojas de trigo en el sistema planta patógeno *Triticum aestivum* - *Septoria tritici*. XXXIII Reunión Anual de la Sociedad Argentina de Investigación Bioquímica. Villa Giardino, Córdoba, Argentina, M13 (Resumen).
- Stockdale R. 1976. Summary of Bloat Research, Kyabram. Internal Report. (Original no consultado, citado por: Fay JP, CJ Escuder, C Cangiano, P Davies. 1992. Empaste (meteorismo espumoso) en bovinos. Boletín técnico del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Balcarce, Argentina, N° 111.
- Stockdale CR. 1991. *Efficacy of conventional bloat control methods in dairy cows*. In: *Dairy Research and Development Corporation (DRDC) (ed). Bloat / DRDC Bloat Workshop*. Ellinbank, Australia.
- Stockdale CR. 1994^a. Persian clover and maize silage. II. Effects of variations in clover and silage consumption on the productivity of dairy cows at various stages of lactation. *Aust J Agric Res* 45, 1767-1782.
- Stockdale CR. 1994^b. Persian clover and maize silage. I. Silage as a supplement for lactating dairy cows offered herbage of different quality. *Aust J Agric Res* 45, 1751-1765.
- Stockdale CR. 1994^c. Incidence of bloat in lactating dairy cows fed clover-dominant herbage and maize silage. *Proc Aust Soc Anim Prod* 20, 214-216.
- Stockdale CR. 1996. Influence of energy and protein supplements on the productivity of dairy cows grazing white clover swards in spring. *Aust J Exp Agric* 36, 771-776.
- Stockdale CR. 1997^a. Influence of energy and protein supplements on the productivity of dairy cows grazing white clover swards in spring. *Aust J Exp Agric* 37, 151-157.
- Stockdale CR. 1997^b. Supplements improve the production of dairy cows grazing either white clover or paspalum-dominant pastures in late lactation. *Aust J Exp Agric* 37, 295-302.
- Tanner GJ, PJ Moate, LH Davis, RH Laby, L Yuguang, PJ Larkin. 1995. Proanthocyanidins (Condensed tannins) destabilise plant protein foams in a dose dependent manner. *Aust J Agric Res* 46, 1103-1109.
- Vogel G. 1995. The effect of ionophores on feed intake by feedlot cattle. In: Owens FN (ed). *Symposium on Intake by Feedlot Cattle*. Oklahoma State University, Oklahoma, USA, Pp 281-288.
- Waghorn GC. 1991^a. Relationships between intra-ruminal pressure, distension, and the volume of gas used to simulate bloat in cows. *N Z J Agric Res* 34, 213-220.
- Waghorn GC. 1991^b. Intra-ruminal gas and bloat in cows. In: *Dairy Research and Development Corporation (DRDC) (ed). Bloat / DRDC Bloat Workshop*, Ellinbank, Australia.
- Waghorn GC, ID Shelton. 1994. Effect of copper in a bloat drench on rumen by-pass in cattle. *N Z J Agric Res* 37, 87-92.

- Walgenbach RP, GC Marten. 1980. The latest theories concerning the cause of legume bloat in ruminants and effects of environment on alfalfa bloat potential. *Forage and Grassland Conference*. Ramada Inn-Bluegrass Convention Center Louisville, Kentucky, USA.
- Walker-Simmons M, CA Ryan. 1977. Wound-induced accumulation of trypsin inhibitor activities in plant leaves. *Plant Physiol* 59, 437-439.
- Wallace RJ, MA Cotta. 1988. Metabolism of nitrogen - containing compounds; Ch. 7. In: Hobson PN (ed). *The Rumen Microbial Ecosystem*. Elsevier Science Publishing Co. Inc., New York, USA.
- Wilkins RJ, CA Morris. 1992. Predicting bloat susceptibility in the test tube. *Proceedings of the 44th Ruakura Farmers' Conference*, Ruakura, New Zealand, Pp 111-115.