

TANINOS CONDENSADOS EN ESPECIES FORRAJERAS DE CLIMA TEMPLADO: EFECTOS SOBRE LA PRODUCTIVIDAD DE RUMIANTES AFECTADOS POR PARASITOSIS GASTROINTESTINALES

María José Otero y Liliana Graciela Hidalgo. 2004. *Livestock Research for Rural Development* 16(2).

*Facultad de Ciencias Veterinarias. Tandil. UNICEN, Buenos Aires, Argentina.

www.produccion-animal.com.ar

Volver a: [Manejo del alimento y carga animal](#)

RESUMEN

Los Taninos Condensados (TC) son sustancias de naturaleza compleja con capacidad de reaccionar con macromoléculas y proteínas del forraje, según su concentración, estructura química y peso molecular. Se encuentran comúnmente en las especies forrajeras de la zona templada utilizadas en los sistemas de producción pastoril. La concentración en estas especies es muy variable: 0,01 a 10 % de la materia seca (MS). Sin embargo, en un rango de concentración de 2-4 % de la MS, producen cambios a nivel nutricional productivo y sanitario en los animales que los consumen en sus dietas. Algunas especies forrajeras como *Lotus pedunculatus* variedad Maku y *Lotus corniculatus* variedad Goldie han provocado mejoras en aspectos productivos (aumentos en la ganancia de peso) y sanitarios cuando intervienen los taninos, debido probablemente a una mayor disponibilidad proteica. También se ha encontrado respuesta a los taninos presentes en otras fuentes, como los extractos de quebracho debido a mejoras en la resistencia de los animales afectados por parasitosis gastrointestinales (GI). No se descartan acciones directas de los TC presentes en algunas especies forrajeras como sulla (*Hedysarium coronarium*). Resulta interesante la incorporación de especies forrajeras con una adecuada concentración de TC dentro de los sistemas de producción, para disminuir las pérdidas productivas originadas por las parasitosis gastrointestinales y reducir el uso de antihelmínticos.

Palabras claves: Forrajeras de clima templado, parásitos internos, sulla (*Hedysarium coronarium*), taninos condensados, trébol grande (*Lotus pedunculatus*), trébol pata de pájaro (*Lotus corniculatus*).

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de producción de carne basados en el pastoreo directo de los animales, además de ser económicos y sostenibles desde el punto de vista de los sistemas, permiten lograr productos de mejor calidad para el consumo humano.

La eficiencia de la conversión del alimento consumido está relacionada principalmente con su valor nutritivo, las condiciones sanitarias, factores climáticos y ambientales. Los parásitos gastrointestinales constituyen una de las limitantes sanitarias más importantes de los sistemas de producción de carne. Existe abundante información sobre el efecto negativo de los parásitos, pero poco se conoce sobre cómo reducir las pérdidas con medidas alternativas al uso de antihelmínticos cuya utilización excesiva ha generado problemas de resistencia. En los sistemas de producción de carne pastoriles, conformados sobre la base de especies forrajeras templadas, es posible reducir el uso de antihelmínticos y limitar las pérdidas producidas por las parasitosis gastrointestinales (Robertson y col 1995). En estos sistemas es posible implementar programas sostenibles de control de parásitos, que incrementen la salud de los animales, conserven los recursos y protejan el medio ambiente.

En la naturaleza y dentro de los forrajes utilizados en los sistemas de producción de diferentes regiones del mundo, existen macromoléculas complejas capaces de interferir en los procesos digestivos afectando el consumo, el crecimiento y hasta el valor nutritivo de los mismos. Estas moléculas son conocidas genéricamente con el nombre de taninos. Existen dos tipos de taninos Hidrolizables (TH) y Condensados (TC), siendo éstos últimos los que poseen mayor capacidad de interactuar con otras moléculas afectando a la producción animal.

En la actualidad, existe un reciente interés en TC como integrantes de las dietas de rumiantes, debido a los beneficios potenciales sobre el valor nutritivo de la dieta y la salud animal. Según su concentración en el forraje, las respuestas obtenidas fueron diferentes. Así a altas concentraciones (5-10 % de la materia seca), deprimen el consumo y la digestibilidad del forraje. Mientras que a menor concentración (2-4 % de la materia seca), podrían disminuir las pérdidas de la proteína de la ingesta producida por la proteólisis por los microorganismos del rumen e incrementar la absorción intestinal de las proteínas (Waghorn y col 1997).

Desde el punto de vista de la salud animal, la disminución de los efectos provocados por la acción de los parásitos, por una parte, y el mejoramiento del estado general de los individuos por otra, originaron diferentes investigaciones tendientes a esclarecer dichos efectos y en tratar de explicar los procesos intervinientes (Terrill y col 1992a; Niezen y col 1993; Niezen y col 1995). Para ello, se han probado distintas especies forrajeras algunas existentes en nuestro país, como el Lotus (*Lotus corniculatus*), y otras exóticas del género Lotus (*Lotus pedunculatus*), sulla (*Hedysarum coronarium*), llantén (*Plantago lanceolata*), rai gras perenne (*Lolium perenne*), alfalfa (*Medicago sativa*). Estas especies contienen diferentes concentraciones de taninos en su composición, observándose en alguna de ellas efecto antihelmíntico (Robertson y col 1995; Hodgson y col 1996).

Los objetivos de esta revisión son describir la composición estructural de los taninos. Determinar las especies forrajeras templadas que contienen taninos. Identificar los efectos nutricionales que producen los taninos en los forrajes y en los rumiantes. Describir la respuesta animal a los taninos de los rumiantes afectados por parasitosis gastrointestinales, en sistemas pastoriles donde participan especies forrajeras templadas, e identificar los posibles mecanismos de acción intervinientes.

TANINOS CONDENSADOS Y SU CONCENTRACIÓN EN LAS PLANTAS

Los taninos son compuestos fenólicos secundarios de elevado peso molecular (500 a > 20000) presentes en la naturaleza, que se encuentran frecuentemente en frutas, árboles, en forrajeras templadas principalmente leguminosas, y otras especies como sorgo y maíz utilizadas comúnmente en la alimentación del ganado.

En la naturaleza pueden encontrarse dos tipos de taninos: condensados e hidrolizables, según su estructura química. Los TC son polímeros flavonoides, que pueden ser oxidativamente degradados en ácido a antocianidinas. Los TH son polímeros de ácido gálico o ácido hexahidroxidifenólico, ésteres de glucosa y otros polifenoles. Las principales diferencias estructurales existentes entre los taninos condensados e hidrolizables afectarían la actividad de los taninos. Los principales efectos estarían dados por la interacción con la proteína por parte de los TC no así con los TH, estos últimos son rápidamente degradados en grupos fenólicos más pequeños, incapaces de reaccionar con las proteínas del medio (Hagerman y col 1992).

Los TC o proantocianidinas, son polímeros de flavonas, que se encuentran presentes en los tallos, las hojas e inflorescencias de diversas especies forrajeras. Este grupo de taninos interactúan con las proteínas formando complejos. En general, esta interacción es muy selectiva teniendo especial afinidad por aquellas de cadenas más largas y con prolinas ricas en proteínas. Producto de esta interacción las proteínas precipitan a un pH cercano a su punto isoeléctrico. La facilidad de los TC de formar esos complejos es el aspecto más importante en sus efectos nutricionales y toxicológicos. La proteína no es degradada en el rumen, pero está disponible para la digestión en el abomaso e intestino delgado. En un rango de pH de entre 5 y 7,5 en el rumen, la proteína permanece unida a los taninos, pero a pH bajos ($\text{pH} < 3,5$) la proteína es liberada.

Los taninos condensados se encuentran principalmente en plantas dicotiledóneas, las plantas herbáceas tienen a menudo TC en las semillas, por ejemplo alfalfa, semillas de algodón, porotos y en los pétalos de las flores. Las especies templadas contienen los TC en el follaje como el género *Lotus* y la especie *Sulla* (*Hedysarium coronarium*), (Waghorn y col 1997).

La cantidad y el tipo de taninos sintetizados por las plantas varían considerablemente dependiendo entre otras cosas de la especie, el cultivar, tejido, el estado de desarrollo y las condiciones ambientales. Por lo tanto, el estudio de los efectos nutricionales de los taninos en los animales requiere de la cuantificación de los mismos para cada dieta en particular, de la estructura química y de la fisiología del animal en estudio (Barry y Manley 1984).

En general, la concentración de los taninos presentes en la naturaleza muestra una gran variabilidad. En la tabla 1 se presentan las especies agrupadas según diferentes rangos de concentración de taninos. Esta variación está dada por la especie fundamentalmente y por los diferentes órganos que componen la planta.

| Tabla 1. Clasificación de las especies forrajeras de clima templado según la concentración de taninos presentes en su composición | |
|---|--|
| Especies | Concentración de taninos totales en la planta, % MS. |
| Lotus grande (<i>Lotus pedunculatus</i>) | 5,0-7,7 |
| Sulla (<i>Hedysarium coronarium</i>) | 4,5 |
| Trébol pata de pájaro (<i>Lotus corniculatus</i>) | 2,0-4,7 |
| Raigrás perenne (<i>Lolium perenne</i>) | 0,8-1,0 |
| Llantén (<i>Plantago lanceolata</i>) | 0,8-1,0 |
| Achicoria (<i>Cichorium intybus</i>) | <0,2 |
| Holcus lanatus | <0,2 |
| Trébol blanco (<i>Trifolium repens</i>) | <0,2 |
| Trébol rojo (<i>Trifolium pratense</i>) | 0,17 |
| Alfalfa (<i>Medicago sativa</i>) | 0,05 |
| Terrill y col. (1992b); Barry y McNabb (1999) | |

Douglas y col (1993) determinaron en distintas especies forrajeras la concentración de taninos totales en los tallos y en las láminas de las hojas, expresada como porcentaje de la materia seca de la especie forrajera considerada. Así encontraron que cuando se trata de especies con alta concentración de taninos (5-8% de MS) las hojas y tallos tienen concentración semejante y cuando la concentración es baja (<2% de la MS) la lámina de la hoja posee entre 2 a 5 veces más que en otros órganos de la planta como por ejemplo los tallos.

Como se observa en la tabla 1 existen concentraciones moderadas y bajas para las forrajeras de zonas templadas. La concentración presenta gran variación según las condiciones del ambiente en cuanto a temperatura, humedad y fertilidad de los suelos en los que se desarrollan. Generalmente la concentración es mayor en las especies que prosperan en suelos agrícolas pobres o de baja calidad, tal es el caso de las regiones tropicales y subtropicales. Un ejemplo de esto lo constituye la especie acacia segal (*Sesbania goetsia*) con un rango de concentración amplio (4,8-8 % de MS). Siguiendo la misma tendencia la concentración de taninos más beneficiosa para quienes la consumen, se presenta en algunas especies forrajeras comúnmente utilizadas en la producción animal.

EFFECTOS PROVOCADOS POR TANINOS CONDENSADOS

EFFECTOS NUTRICIONALES

La capacidad de los TC para unirse a otras moléculas constituye el aspecto más importante para comprender los efectos que se les atribuyen sobre los procesos de digestión. Debido a su estructura química poseen la capacidad de unirse a diferentes compuestos como proteínas, polisacáridos, minerales, carbohidratos, celulosa, células de las membranas bacterianas y enzimas involucradas en la digestión de los compuestos antes mencionados.

Durante estos procesos, los taninos pueden tener efectos positivos y negativos sobre el valor nutritivo de los forrajes según la concentración en la que se encuentren. Así, a altas concentraciones, 6-10% de la MS deprimen el consumo voluntario y la palatabilidad de las especies forrajeras. También reducen la digestibilidad: de la materia seca, de la materia orgánica, de la fibra, de la proteína, y de los carbohidratos y por consiguiente afectan negativamente el desempeño productivo de los animales (Barry y col 1986; Reed y col 1990).

En moderada y baja concentración, (2-4 % de la MS), su efecto es beneficioso, previenen infecciones y aumentan la distribución de nitrógeno no amónico y de los aminoácidos esenciales desde el rumen (Barry y Manley 1984; Mc Nabb y col 1993). La concentración de los taninos en la dieta, con un rango de valores medidos que variaron entre 0 - 12 % de MS, presentaron respuesta lineal y positiva en la formación de complejos taninos-proteínas (Barry y MacNabb 1999).

EFFECTOS NEGATIVOS

- Efectos sobre el consumo

La presencia de TC en leguminosas puede disminuir el consumo de las mismas por actuar sobre la palatabilidad de estas especies, afectando la digestión. La formación de complejos entre las proteínas salivales y taninos provocan una sensación de astringencia que pueden aumentar la salivación disminuyendo la palatabilidad de las especies (Waghorn et al 1994). Sin embargo, estos efectos parecen estar más sujetos a los efectos propios del funcionamiento del rumen y del intestino. Los TC parecen reducir la tasa de fermentación provocando efectos sobre el llenado del rumen (Waghorn et al 1994), hasta situaciones más severas en las que se reduce la digestión de la

fibra y del nitrógeno. También pueden reducir la digestibilidad de las células de la pared por adherirse a enzimas bacterianas o por formar complejos indigestibles con carbohidratos estructurales (Reed 1995).

Experimentalmente estos efectos pueden revertirse cuando se le suministra PEG (propileno glicol) a la dieta de los animales afectados que actúa acomplejando los taninos de la dieta y evitando que estos se unan a las proteínas, siempre que se realice dentro de los treinta minutos posteriores a la formación de los complejos.

- Efectos sobre el crecimiento

El crecimiento animal es una medida indirecta del total consumido y la disponibilidad de nutrientes de la dieta. En animales que fueron alimentados con *Acacia siberiana* y *Acacia nilotica*, con elevadas concentraciones de TC en su composición, se observaron efectos negativos en cuanto a crecimiento, presumiblemente originado por una combinación de un consumo reducido con una baja digestibilidad de proteína (Reed 1995). Sin embargo, además de los efectos ya mencionados existe una correlación positiva entre la concentración de taninos y la hormona de crecimiento (GH), que aumenta la retención de Nitrógeno por un lado y el "turnover" de los lípidos por el otro. Cuando los complejos taninos proteínas se digieren, reaccionan con las proteínas de la pared del intestino y estimulan la secreción de (GH). Estos efectos pudieron revertirse con la administración de PEG, con afinidad por los taninos (Mangan 1988).

- Efectos sobre el valor nutritivo de los forrajes

Para Waghorn y Shelton (1997), el trébol pata de pájaro produce efectos negativos sobre el valor nutritivo de los forrajes. En ensayos producidos *in vitro* donde esta especie se mezclaba en una proporción de 1:2, se produjo la precipitación del 50% de la proteína soluble y la inhibición de la conversión neta a amonio. Sin embargo, cuando fue suministrado a ovinos se observó poco efecto de los TC sobre la función ruminal. Por otro lado cuando el trébol pata de pájaro, se suministraba solo, los TC redujeron la concentración de amonio en el rumen y la digestibilidad del Nitrógeno en 7-8 puntos. Esta diferencia entre los resultados observados *in vitro* e *in vivo* sugiere la necesidad de no extrapolar los resultados obtenidos entre las dos metodologías utilizadas.

En general los forrajes con una elevada concentración de TC se asocian con la baja palatabilidad, bajo consumo y un escaso desempeño productivo de los animales afectados. Si bien el bajo consumo puede ser consecuencia de una disminución de la palatabilidad, también podría ser debido a un desmejoramiento de la función ruminal, o a una disminución del apetito originada por una baja concentración de nitrógeno (Waghorn y col 1997).

EFFECTOS POSITIVOS

Los efectos positivos son de importancia práctica para la producción, para subsanar problemas asociados a las proteólisis indiscriminadas que ocurren en el organismo. Diversos trabajos (Barry y Mc Nabb 1999; Douglas y col 1993; Fraser y col 1997; Montossi y col 1997) sugieren que existe un rango de concentración de TC (2-4% de la materia seca) óptima, dentro de la cual no se deprime ni la digestión ni el desempeño productivo animal.

- Efectos sobre el pasaje ruminal de las proteínas

Los taninos afectan el metabolismo proteico, precipitando las proteínas provenientes de la ingesta, y aumentando su pasaje hacia el intestino delgado donde son absorbidas.

La estabilidad de los complejos taninos/proteína ha sido probada *in vitro* para la caseína; esta proteína de estructura lineal, es degradada rápidamente en el rumen y menos del 10% de ella llega al duodeno. Sin embargo, Ferguson y col 1967 (citado por Mangan 1988), encontraron que protegiendo a la caseína con sustancias como formaldehído de la degradación microbiana duodenal, se incrementaba la producción de lana en los animales bajo tratamiento. La fracción más abundante de proteína que se encuentra en el forraje es la 1(F1) (ribulosa- 1,5 bifosfato oxigenasa- carboxilasa EC4.1.1.39), que al igual que la caseína es rápidamente degradada en el rumen, viéndose afectada del mismo modo que esta.

Con respecto a los aminoácidos, se observó que para la especie trébol pata de pájaro con una concentración 2,2% de taninos en la dieta, los TC aumentaron la absorción de aminoácidos esenciales (AAE) en un 60%, disminuyendo en un 10% a la absorción de los no esenciales (AANE) (Waghorn y col 1997, Montossi y col 1997). Con una concentración de 1.8 % en la dieta, se vio afectada la función ruminal, traduciéndose en una reducción en la digestibilidad del nitrógeno, asociado a una menor concentración de amonio ruminal y menor concentración de ácidos grasos volátiles. Estos hechos pusieron de manifiesto la reducción en la degradación de las proteínas provenientes del forraje consumido.

Waghorn y Shelton (1995), midieron el efecto de los taninos presentes en lotus grande con capacidad para precipitar las proteínas observando una disminución de la digestibilidad del nitrógeno de la dieta en un 13%. Esta fue asociada a una menor concentración ruminal de amoniaco, y de ácidos grasos volátiles, indicando una reducción en la degradación ruminal de proteínas de la dieta y aumentando por consiguiente su absorción intestinal.

Asimismo, los taninos poseen la capacidad de unirse a las proteínas de otras especies provenientes de la ingesta precipitándolas. Este efecto se ha comprobado para el caso de la alfalfa tanto *in vivo* como *in vitro*. Wang y col (1996), evaluaron los taninos presentes en el trébol pata de pájaro, y concluyó que la mejor producción de ovejas que pastorearon Lotus en contraste con alfalfa se debió a que los TC del Lotus complejaron las proteínas y facilitaron la absorción de aminoácidos específicos (valina, leucina, arginina y lisina) en el intestino delgado. Consecuentemente hubo una menor concentración de ácidos grasos volátiles, producto de una menor desaminación a nivel ruminal.

Con respecto a la absorción de los AAE, existe una relación lineal positiva entre la concentración de TC en la dieta y el pasaje de nitrógeno no amónico (NNA) duodenal dentro de un determinado rango. Aún así existe una diferencia entre especies, para el género Lotus la diferencia fue a favor del lotus grande en un + 59%, en relación a un +53% para el trébol pata de pájaro, pero solo el 10 % de este fue absorbido, el restante se eliminó por vía fecal.

La interacción de los TC con proteínas y carbohidratos, que ocurre en el rumen puede comprenderse con el concepto de "taninos libres". Este concepto se define como: la cantidad de taninos que sometidos a elevados niveles de centrifugación, no precipitan. La formación de los complejos Taninos-Proteínas ocurre hasta un punto de saturación, a una concentración de TC por encima del 90%, la adición de más taninos no favoreció la formación de más complejos. Esto ocurrió con las proteínas de la ingesta proveniente de un pastoreo de *Lotus sp.* (Barry y Mc Nabb 1999).

Luego una determinada proporción de taninos no logra conjugarse, y permanece como TC libres, pudiendo unirse a enzimas microbianas inactivas y reduciendo también de este modo la digestión de los carbohidratos (Barry y McNabb 1999). Este concepto también permite explicar que en dietas compuestas por diferentes especies con diferentes concentraciones de TC (trazas a moderadas) se pueden lograr efectos beneficiosos intermedios entre aquellas que poseen bajos niveles y las de concentraciones de TC más elevadas, sobre todo cuando la concentración de TC es elevada respecto de la concentración de proteínas en el medio (Douglas y col 1995; Barry y McNabb 1999). Este efecto se observó en leguminosas de origen tropical cuando la fertilidad de los suelos era baja.

- Efectos sobre los protozoos

Con respecto a la población microbiana se puede establecer que lo observado varía en función de la especie forrajera portadora de los taninos. Terril y col (1992a), encontró un incremento en la población de protozoos ruminales en trabajos realizados con sulla. Mientras que Wang y col (1996), observaron el efecto contrario cuando trabajó con el género Lotus. Algunos trabajos mencionan efectos sobre bacterias ruminales, como ocurre con el *Fibrobacter succinogenes* que puede separarse de la fibra (substrato) como ocurrió en experimentos con trébol pata de pájaro.

- Efectos sobre el reciclaje de Urea

Los TC también aumentan la eficiencia del reciclado de urea en el rumen, por disminución de la degradación y desaminación de proteínas disminuyendo el amonio ruminal. La concentración de nitrógeno ureico, de amonio ruminal, y la pérdida de nitrógeno fue menor en ovejas que pastoreaban especies con moderada concentración de taninos en su composición (Reed 1995).

En general los taninos liberados de la dieta actúan sobre el conjunto de la ingesta. Ciertas especies como el raigrás pueden reducir los TC del alimento ingerido y mejorar los efectos atribuibles a los taninos provenientes de otras especies como por ejemplo trébol grande. Los TC del lotus afectan la digestión de todos los demás componentes de la dieta. Waghorn y Shelton (1995), determinaron que los taninos presentes en el lotus grande son capaces de afectar la digestibilidad de lotus y raigrás cuando se suministran juntos.

Sumado a esto, se ha enunciado una variación en la composición de los taninos, aún dentro de la misma especie pero, en distintas variedades. Así se encontraron diferencias en las dos variedades de *Lotus* analizadas, tal como lo sugirieran Foo y col 1982, (citado por Waghorn y Shelton 1997) quienes encontraron distintos tamaños y composición de la molécula de taninos condensados. Se desconocen mas detalles de los taninos presentes en las especies del género *Lotus*, sin embargo, se han encontrado diferentes comportamientos referidos a la inhibición de la proteólisis enzimática.

El trébol pata de pájaro ofrecería los mayores beneficios en cuanto a valor nutritivo, aumentando la absorción de aminoácidos esenciales en un 60%, sin disminuir el consumo voluntario ni la digestibilidad como sucede con el lotus grande. Se ha utilizado en estudios comparativos con alfalfa, en corderos, en engorde de vaquillonas y en vacas de tambo, ya sea como pastura o como ensilado mejorando en todos los casos el desempeño productivo de los animales.

En general los mecanismos por los cuales se ve afectada la función ruminal no son claros, se sabe que los taninos condensados pueden precipitar proteínas, pero se desconoce si existe algún efecto proteolítico *in vivo*.

Es bien conocido que en los rumiantes en pastoreo que consumen dietas de alta calidad alrededor del 70% de la proteína ingerida se degrada en el rumen y que el 30% restante escapa al intestino para su absorción (Waghorn y col 1987). Si bien mucha de la proteína que escapa de la desaminación se compensa con la proteína de origen microbiana, la excesiva degradación proteica puede provocar una insuficiente absorción de aminoácidos necesarios para maximizar la producción de animales jóvenes y en crecimiento.

EFFECTOS DE LOS TANINOS CONDENSADOS SOBRE LA PRODUCCIÓN Y LA SANIDAD

Los diversos efectos de los taninos condensados desde el aspecto sanitario han sido mencionados en diferentes ocasiones (Niezen y col 1995; Robertson y col 1995).

En la práctica, los taninos se utilizan para prevenir la formación excesiva de espuma (timpanismo) en los rumiantes, disminuyendo la concentración de proteínas en el rumen. Además reducen la incidencia de las miasis en los ovinos (ectoparásitos). En diferentes ensayos, se encontró que ciertas especies forrajeras como el trébol pata de pájaro reducía la producción de materia fecal, y como consecuencia de esto disminuyó la incidencia de estos insectos (Robertson y col 1995).

Con respecto a las parasitosis gastrointestinales, existe suficiente evidencia que responsabiliza a los TC provenientes de la ingesta, como mejoradores del desempeño productivo de animales afectados por las parasitosis gastrointestinales. Es decir, su nivel productivo no se ve afectado por la enfermedad. Este fenómeno recibe el nombre de Resiliencia. Fundamentalmente en la especie ovina, es donde más se ha estudiado este fenómeno (Fraser y col 1997; Robertson y col 1995; Niezen y col 1993). La respuesta animal obtenida fue a favor de aquellas especies forrajeras que tienen un rango de concentración moderada de TC (2-5 % de MS, ver tabla 1). Esto se manifestó fundamentalmente en ganancia de peso, y producción de lana donde no sólo se lograron más kilos extras, sino también vellones con mayor diámetro y largo de fibra. Las diferencias encontradas en cuanto a ganancia de peso fueron significativas para la mayoría de los casos analizados, en pastoreos de especies, como sulla, lotus y sus variedades. Así, se encontraron ganancias de 129 g/día en pastoreos de sulla versus 29 g/día en pastoreos de alfalfa, y de 184 g/día con lotus grande y de 33 g/día sobre pasturas de raigrás y trébol blanco. También Niezen y col en 1998, obtuvieron ganancias de peso superiores en pastoreos de lotus (192 g/día) frente aquellos que pastorearon raigrás (35-65 g/día).

Douglas y col (1995), reportaron un aumento en la productividad (referido a ganancia de peso y producción de lana) de ovejas en lactancia y sus crías, debido a un aumento en los ácidos grasos volátiles y a una mayor digestibilidad del forraje cuando el trébol pata de pájaro era el único componente de la dieta. Sin embargo, cuando se suministraba mezclado con otras especies el aumento en productividad se reducía aproximadamente a la mitad. Hubo una mejora importante de la ganancia de peso y la producción de lana de ovejas en lactancia y corderos destetados pastoreando *Lotus* versus alfalfa, con alta y casi nula concentración de taninos respectivamente, y una mezcla de estas dos, los mejores resultados se obtuvieron sobre el *Lotus* (265 g/día versus 65 g/día) seguido por la mezcla de ambas (115 g/día). Con respecto a la producción de lana se observó la misma tendencia, siendo mayor sobre *Lotus* que sobre alfalfa e intermedia cuando se pastoreó la mezcla de ambas.

Esta misma tendencia se manifestó cuando las categorías utilizadas en los ensayos eran ovinos (adultos) en lactancia, y animales en crecimiento (engorde) (Scales y col 1995; Waghorn y col 1987; Waghorn y col 1995; Niezen y col 1995; Niezen y col 1996; Niezen y col 1998). En estos últimos debido a la etapa fisiológica en que se encontraban, los requerimientos proteicos fueron mayores. Por lo tanto, se vieron más afectados por las parasitosis en su nivel productivo.

Con respecto a las infecciones parasitarias hubo evidencias de una menor carga parasitaria (número de parásitos adultos), y un menor conteo de hpg (huevos por gramo), donde 1 huevo equivale a 50 huevos por gramo de materia fecal, siempre dentro del rango mencionado de concentración de TC. La misma tendencia se mantuvo en aquellas dietas donde se ha tratado de igualar el valor nutritivo y la calidad de los recursos, de modo tal de medir exclusivamente el efecto de los taninos (Douglas y col 1995). Se ha encontrado una disminución de la carga parasitaria cercana al 50% en especies como sulla y el género *Lotus* con respecto a alfalfa y raigrás (Niezen y col 1995), frecuentemente usadas en sistemas de producción pastoriles. La misma tendencia se encontró comparando *Lotus* versus raigrás, 1640 y 3035 de hpg respectivamente (Niezen y col 1993).

Dentro de las especies de parásitos gastrointestinales que más afectan la producción ovina y a la que la mayoría de los ensayos hacen referencia fueron *Ostertagia circumcincta* y *Trichostrongylus colubriformis*, tanto en infecciones naturales o provocadas artificialmente con motivo de estudio.

En los ensayos donde se incluye el uso de PEG se han encontrado resultados variables. Desde mejoras significativas en ganancia de peso en especies forrajeras como raigrás (62,2 g/día con PEG versus 33g/día sin PEG), hasta no provocar ninguna diferencia en cuanto a este mismo parámetro cuando se aplico en especies como trébol grande. En lo referente al hpg no se han encontrado efectos contundentes que sugieran alguna respuesta al uso de estos compuestos (Niezen y col 1993). El total de nematodos encontrado varió cuando se utilizó el PEG, lo que podría sugerir alguna acción inespecífica sobre los parásitos.

Los estudios sobre el efecto de los TC sobre la ganancia de peso e incidencia de enfermedades parasitarias se han realizado utilizando en la dieta de los animales especies con capacidad antihelmíntica y extractos de quebracho.

ESPECIES FORRAJERAS CON CAPACIDAD ANTIHELMÍNTICA Y EXTRACTOS DE QUEBRACHO (SCHINOPSIS LORENTZII)

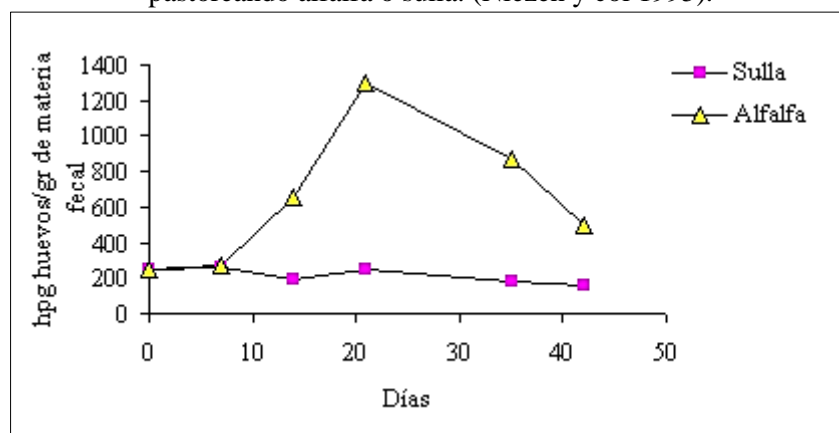
Niezen y col (1998), trabajaron sobre el establecimiento y la fecundidad de los nematodos gastrointestinales en corderos que pastoreaban trébol grande y raigrás separadamente. Los corderos se infectaron con 10000 larvas de *Ostertagia circumcincta* y 10000 *Trichostrongylus colubriformis*. En términos generales, encontraron que los que pastorearon trébol grande tuvieron menor conteo de huevos y menor cantidad de larvas de *Ostertagia*. También se identificó el sexo de las larvas, encontrándose un menor número de hembras y mayor materia seca en heces que los que pastorearon raigrás. No se observaron efectos para el caso de los *Trichostrongylus*, sugiriendo que el trébol grande puede afectar el establecimiento o la persistencia de *Ostertagia circumcincta*, sin embargo, no se conocen cuales son los mecanismos involucrados.

Para evaluar la acción de los TC se trabajó en ensayos donde participaban animales tratados farmacológicamente. Robertson y col (1995) utilizaron especies como trébol grande, alfalfa, sulla y trébol pata de pájaro, con corderos destetados parasitados naturalmente (1403 hpg). Un grupo fue desparasitado y el otro no. Se evaluó la ganancia de peso, la producción y diámetro de lana. En cuanto a la respuesta productiva, en general se obtuvieron las mejores ganancias de peso en los animales tratados versus los no tratados, independientemente del recurso utilizado. Dentro de los no tratados la ganancia fue superior sobre sulla (175,4 g/día). No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la producción de lana. Con respecto al conteo de huevos, fue inferior en los corderos que estaban sobre la sulla coincidentemente con el número de larvas totales.

En otro experimento, Niezen y col (1993) utilizaron corderos naturalmente parasitados con una carga de baja a moderada, y a su vez separados en grupos con y sin tratamiento farmacológico. Los corderos tratados tuvieron mayor ganancia de peso en ambos recursos sulla y alfalfa, y siempre fue mejor la respuesta en los pastoreos de sulla.

Se han detectado individuos capaces de desarrollar resistencia a la infección parasitaria a través del rechazo del establecimiento larval, deteriorando el desarrollo de las larvas, y en algunos casos llegando a expulsar en algún momento, a los ya establecidos. La resistencia se puede lograr desarrollando la inmunidad local en el intestino que se manifiesta en tres etapas: disminución de la tasa de establecimiento larval (disminuye la capacidad de presión de la larva tres (L3) o infectiva a la mucosa intestinal), la postura de huevos debido a la reducción en el número de hembras logran establecerse, y eventualmente expulsando a las larvas ya establecidas (Dobson y col 1990). En relación a este mecanismo, Niezen y col (1995) trabajaron también con corderos pastoreando sulla versus alfalfa a los cuales dosificaron con 20.000 *T. colubriformis*, y un grupo fue tratado farmacológicamente. No se encontraron diferencias significativas en ganancia de peso y producción de lana dentro de los animales tratados que pastoreaban uno u otro recurso. Dentro del grupo de los animales no tratados, obtuvieron una mayor y significativa ganancia de peso a favor de los corderos que pastoreaban sulla (129g/día vs. -39g/día). Además, cuando se sacrificaron los animales, en los no tratados y que pastorearon sulla, el hpg (figura 1), y el número de *T. colubriformis* fue menor. También el grado de resiliencia otorgado por una u otra especie fue calculado en 0.65 y -0.21 para sulla y alfalfa respectivamente.

Figura 1 . Conteo de hpg en corderos parasitados no tratados farmacológicamente pastoreando alfalfa o sulla. (Niezen y col 1995).



Las diferencias encontradas en la producción de huevos en los distintos recursos forrajeros fueron significativa ($P < 0,05$). Pero como se ve en la figura 1 el hpg, disminuyó y se mantuvo bajo hasta la finalización del ensayo, presumiblemente debido a un efecto de resistencia de los animales afectados a la infección de los parásitos. El total de parásitos que se encontraron dentro de las seis semanas posteriores a la infección fue menor en los que se encontraban pastoreando la sulla (siendo los valores de 8016 y 19268 para sulla y alfalfa respectivamente).

Las parasitosis también producen un desbalance proteico severo debido a las lesiones que ocasionan las larvas y en condiciones muy extremas se puede llegar a estados de anorexia (Abbott y col 1988). Esta sintomatología no se encontró cuando la dieta era a base de sulla, pero si en aquellos animales que no se trataron farmacológicamente y cuya dieta principalmente era a base de alfalfa. Probablemente el desempeño productivo de los corderos infectados mejoraría con dietas cuya composición química incluya a los TC.

En estudios similares de rumiantes que consumieron pasturas consociadas de trébol blanco y raigrás y de sulla, en los que se midió pepsinógeno plasmático, se obtuvieron concentraciones más elevadas en aquellos animales que se encontraban pastoreando la sulla. Coincidentemente con estos resultados el número de larvas en pastura fue menor en los que pastoreaban sulla, pero la ganancia de peso no se vio afectada (Niezen y col 1998).

También en relación a estos hechos, se observó una reducción en el conteo de huevos en rumiantes destetados expuestos a parasitosis gastrointestinales y en este caso suplementados con proteínas protegidas pero en diferentes concentraciones según los grupos (57% vs.35%). En ambos tratamientos se observó un pico de hpg similar en número y periodo de tiempo, aunque disminuyendo rápidamente en los que tenían mayor nivel de suplementación proteica, por mejorar presumiblemente la inmunidad de estos últimos. Es probable que existan mecanismos específicos por los cuales la sulla aumenta la resistencia a los parásitos GI dentro del intestino los cuales no se conocen todavía.

En contraposición a lo visto anteriormente, se encontraron diferentes resultados analizando otras especies forrajeras. Fraser y col (1997) obtuvieron las mayores ganancias de peso, variables conteos de hpg y menor cantidad de parásitos adultos en los corderos que pastorearon achicoria (*Cichorium intybus*), trébol blanco, y *Lotus sp* que en los que pastorearon llantén (*Plantago lanceolata*) y raigrás. Si se observa la composición de las especies forrajeras, se ve que el contenido de TC es bajo con respecto a las especies analizadas anteriormente. Probablemente algunas forrajeras pueden afectar la carga de parásitos adultos en la pastura, interfiriendo con la dinámica larval.

Hodgson y col (1996) en estudios comparativos entre *Holcus lanatus* y *Festuca arundinacea* (festuca alta), no encontraron diferencias significativas en ganancia de peso pero si en producción de huevos de parásitos, que fue menor sobre *Holcus* que sobre festuca.

Scales y col 1995 observaron que ovinos en pastoreo sobre especies forrajeras puras, entre ellas achicoria, alfalfa y raigrás, obtuvieron diferencias en ganancias de peso (311 g/día) y efectos variables sobre los parásitos. La achicoria y la alfalfa tuvieron menor número en el tracto digestivo, y de larvas por kg. de materia seca comparativamente con las otras especies. El conteo de huevos (hpg) en materia fecal fue menor en los animales que pastorearon achicoria. Los autores concluyeron que esta especie puede reducir los efectos del parasitismo en corderos en crecimiento. Sin embargo, la achicoria tiene alto contenido de carbohidratos solubles y minerales y bajo contenido de taninos en su composición (Tabla 1), a diferencia de las otras especies consideradas hasta ahora.

La mayoría de los autores anteriormente citados coinciden en que la infestación dada por parásitos gastrointestinales en ovinos y bovinos varía según el tipo de pastura considerada (Scales y col 1995). Este concepto ha dado origen a recientes investigaciones en Nueva Zelanda donde es común el uso de pasturas consociadas de raigrás y trébol blanco (gramíneas y leguminosas).

Los experimentos anteriormente enunciados ponen de manifiesto que la producción de animales infectados con parásitos puede ser mejorada cuando son alimentados con dietas que contienen las especies forrajeras antes mencionadas. También que la superioridad productiva de los animales cuya dieta contenía sulla y lotus se debió probablemente a la presencia de los TC, basado en que en general se admite el hecho de que estas moléculas incrementan el pasaje de proteína "by pass", hacia el intestino delgado, mejorando los procesos productivos.

Otra forma de administrar TC por vía exógena a los animales para medir efectos específicos es por medio de extractos. Los más comúnmente utilizados hasta ahora, son los extractos de quebracho. Los extractos de quebracho (EQ) son productos comerciales compuestos por una mezcla de fenoles, con una concentración aproximada de taninos del 50 por ciento. Butter y col (1998) utilizaron corderos infectados subclínicamente con *T. columbriformis*, y diferentes niveles de proteína cruda (CP) para evaluar el efecto de los extractos de taninos. No se observaron efectos sobre la ganancia de peso, descartando los efectos anti-nutricionales de los taninos provenientes del quebracho. Tampoco se observaron diferencias en el hpg, descartando de este modo algún efecto sobre la resistencia de los individuos involucrados. Presumiblemente con bajos niveles de proteína hubo una priorización destinada a reparar el tejido intestinal, mientras que con niveles altos mejoro la respuesta inmune a la infección.

Athanasiadou y col (2001a) desarrollaron ensayos *in vitro* evaluando el efecto antihelmíntico directo de los extractos de taninos sobre parásitos GI adultos (*Trichostrongylus vitrinus*, *Haemonchus contortus* y *T. circumcincta*) y de la administración de tres niveles de extracto de Quebracho (EQ), en ovejas. En los estudios *in vitro* no se encontraron claras evidencias de la acción del quebracho sobre el desarrollo larval (L3), pero sí sobre la viabilidad

de las larvas infectivas, disminuyéndola. Los ensayos *in vivo* mostraron que a mayor concentración de EQ menor conteo de huevos (CHA). Existirían diferencias entre especies de parásitos respecto a la susceptibilidad al EQ.

En otro experimento (Athanasiadou y col, 2001) evaluaron el efecto de los TC (EQ) sobre los parásitos gastrointestinales (*T. colubriformis*). En los tratamientos se consideró consumo *ad libitum* de alimentos con alta y bajo nivel de proteína con o sin suplemento de EQ. La suplementación reduciría el nivel de parasitismo durante el establecimiento inicial de la larva y cuando la infección está presente. El alto nivel de proteína mejora la inmunidad y por lo tanto, reduce el nivel de parasitismo. El nivel bajo de proteína puede afectar la bioquímica y/o fisiología del intestino y crea un ambiente inadecuado para el establecimiento y/o supervivencia de los parásitos. Los autores concluyen que la relación negativa entre la nutrición proteica y el nivel de parasitismo no sería lineal. En este ensayo no hubo un efecto antihelmíntico directo sino una mejora en el nivel productivo de los animales. Es posible que los TC necesiten alcanzar un nivel de concentración en el tracto gastrointestinal del ovino para que sea efectivo en el control de parásitos.

MECANISMOS DE ACCIÓN

Los mecanismos que explican la acción de los TC en los animales afectados por parasitosis gastrointestinales pueden ser clasificados como de tipo directo (el efecto es sobre el parásito en sí mismo) e indirecto (afectan el estado general del individuo y modifican la respuesta del animal a la enfermedad).

Durante las parasitosis los individuos afectados, manifiestan dos síntomas bien característicos: uno la disminución del apetito, el otro, el incremento de los requerimientos proteicos, este último debido a la pérdida de nitrógeno por diversas vías (sangre, plasma y epitelio intestinal). De este modo, un importante número de proteínas fue necesario para reparar las lesiones que produce el establecimiento de los nematodos adultos. Según la severidad del caso, el tejido muscular puede funcionar como fuente de aprovisionamiento de estas moléculas. Parte del nitrógeno que se pierde es recuperado, por procesos de reabsorción no siempre exitosos generándose una pérdida de aminoácidos específicos. Poppi y col (1986), encontraron pérdidas del orden de los 20 a 125 g de proteína cruda por día, en infecciones con *T. colubriformis* según el grado de infección. Estas pérdidas resultaron más severas entre las semanas 10 a la 12 pos infección.

Por otro lado, como ya se ha expuesto anteriormente, es claro el efecto que ejercen los TC sobre las proteínas, incrementando el pasaje de estas al intestino delgado donde son absorbidas como aminoácidos. El pasaje de proteínas hacia el intestino delgado (duodeno) y la concentración de los TC en la pastura, es lineal dentro de cierto rango. En especies como raigrás y trébol blanco con trazas de TC en su composición, el pasaje de NAN (nitrógeno no amónico) duodenal es sólo 0,75 % del total del nitrógeno consumido. En el género *Lotus* el pasaje aumenta a medida que la concentración de TC se acerca a los 40 % de MS (Barry y McNabb 1999).

La unión de los TC a las proteínas depende del pH, la concentración, la estructura y el peso molecular de los taninos. Cuando se incrementa la concentración de los taninos en *Lotus* (trébol grande y trébol pata de pájaro) se reduce la tasa de solubilización y degradación de la "1 leaf proteína" y se aumenta el pasaje de NAN hacia el duodeno (Barry y Manley 1984; Barry y col 1986, Waghorn y col 1987; Waghorn, y col 1994). Sin embargo, este mayor pasaje no se condice con una mayor tasa de absorción intestinal, por el contrario la tasa disminuye aumentando la pérdida de N por vía fecal (Barry y Manley 1984; Barry y col 1986; Terrill y col 1992). Sólo para trébol pata de pájaro se encontró una mayor absorción aparente de aminoácidos esenciales (AAE), cisteína, (62%) en el plasma sanguíneo. A concentraciones medias (3-4 % de MS), aumenta la absorción de AAE en el duodeno. También se ve disminuida la degradación de los AAE hasta un 50%, y un 14% de los no esenciales (NAAE) (Waghorn y col 1987).

Abbott y col (1988) sugieren un aumento de la respuesta inmune como consecuencia de la mayor disponibilidad de proteína, sin embargo, cuando las especies que se compararon poseían una composición proteica semejante, la respuesta encontrada fue diferente, debido a que la tasa de absorción difiere para las diferentes especies.

De algún modo se podría compensar la pérdida de proteínas que provocan las larvas en parasitosis severas (3-6 g N/día) con la mayor disponibilidad proteica que se evidencia por los taninos (Poppi y col 1986). Esto explicaría en parte la mejor ganancia de peso que se obtiene en los animales con elevada carga parasitaria. En parasitosis muy severas con marcados cuadros de anorexia, donde se encuentra involucrado el sistema nervioso central y periférico, se pueden lograr mejoras con suministros de elevados niveles de proteína en la dieta o suplementando vía abomasal.

Los TC poseen la capacidad potencial de unirse también a las proteínas de origen endógeno (epitelio intestinal), existen evidencias de cambios en la estructura de las vellosidades intestinales en animales alimentados con mulga (*Acacia aneura*) durante periodos muy prolongados (Kahn y Díaz Hernández, 2000). Por otra parte, se observaron modificaciones morfológicas y fisiológicas cuando los taninos alcanzaban concentraciones elevadas a nivel intestinal. También el pasaje de más proteínas hacia el intestino modifica el pH del medio (lumen intestinal). Consecuentemente se altera el epitelio de la pared, afectando de algún modo al establecimiento larval.

Existen suficientes evidencias que demuestran que los taninos mejoran la producción de carne y lana cuando los animales se encuentran afectados por parasitosis gastrointestinales. Los resultados fueron bien contundentes en animales jóvenes durante la etapa de crecimiento y engorde. Se ha encontrado un mayor efecto en pastoreos de sulla comparativamente con alfalfa. Cuando los animales estaban bajo tratamiento antihelmíntico, en los animales no tratados, la respuesta obtenida cuando pastorearon la especie sulla fue mayor. En estos animales se ha encontrado una reducción del 25 % en el hpg debido a la reducción en la carga parasitaria (Niezen y col 1995).

Podría existir una acción directa de los taninos sobre los parásitos afectando su establecimiento. Estos mecanismos se probaron sobre los nematodos gastrointestinales como *Trichostrongylus* resultando evidente en dietas compuestas por sulla, y obteniendo resultados similares cuando se utilizó trébol grande versus raigrás con infecciones del género *Ostertagia circumcincta* (Niezen y col 1998), sin embargo, estos últimos resultados no fueron tan determinantes.

CONSIDERACIONES GENERALES

Los resultados de investigación analizados en esta revisión indican que dietas compuestas por especies forrajeras que poseen una concentración de taninos de 2 a 4% de la materia seca, mejoran la productividad secundaria y la salud animal, no así en concentraciones más elevadas. En sistemas de producción ecológica sería fundamental el uso de esas especies dentro de la rotación en los sistemas de pastoreo para mantener una elevada productividad, limitar el uso de antihelmínticos y disminuir las pérdidas productivas y económicas originadas por las parasitosis gastrointestinales. Además la incorporación de estas especies permitirán lograr un producto de mejor calidad para el consumo humano acorde a potenciales consumidores cada vez más interesados en conocer el origen, el manejo del animal durante el ciclo de producción, que asegure la calidad del producto final.

Surge la necesidad de seguir desarrollando métodos suficientemente precisos para determinar en forma fehaciente la concentración de los TC y los mecanismos de acción. Generar líneas de investigación en nuestras condiciones ambientales y que consideren al ganado bovino en la evaluación. Por otra parte, la existencia en el mercado de forrajeras de diferentes cultivares de *Lotus corniculatus* (especie considerada de interés), ampliaría el estudio mas allá de la especie en particular.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la colaboración de los Srs. Pedro Gómez y Michael Wade por su colaboración en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott E M, Parkins J J and Holmes P H 1988 Influence of dietary protein on the pathophysiology of haemonchosis in lamb given continuous infections. *Research in Veterinary Science* 45: 41-49.
- Athanasidou S, Kyriazakis I, Jackson F and Coop R L 2001 Direct anthelmintic effects of condensed tannins towards different gastrointestinal species: in vitro and in vivo studies *Veterinary Parasitology* 99, 205-219.
- Athanasidou S, Kyriazakis I, Jackson F and Coop R L 2001 The Effects of condensed tannins supplementation of foods with different protein content on parasitism, food intake and performance of sheep infected with *Trichostrongylus colubriformis*. *British Journal of Nutrition* 86, 697-706.
- Barry T N and Manley T R 1984 The role condensed tannins in the nutritional value of *Lotus pedunculatus* for sheep. 2. Quantitative digestion of carbohydrates and proteins. *British Journal of Nutrition* 51:493-504.
- Barry T N, Manley T R and Duncan S J 1986 The role condensed tannins in the nutritional value of *Lotus pedunculatus* for sheep. 4. Sites of carbohydrate and protein digestion as influenced by dietary reactive tannin concentration. *British Journal of Nutrition* 55:123-137.
- Barry T N and Mc Nabb W C 1999 The Effect of Condensed Tannins in Temperate forages on Animal Nutrition and Productivity. In *Tannins in Livestock and Human Nutrition*, pp 30-35 [J D Brooker, editor]. Canberra Australian Center for International Agricultural Research. <http://www.aciar.gov.au/>.
- Butter N L, Dawson J M, Wakelin D and Buttery P J 1998 Effect of dietary tannin and protein level on the susceptibility of sheep to parasitic infection. *Proceedings of the British Society of Animal Science*, 97p.
- Dobson R J, Waller P J and Donald A D 1990 Population dynamics of *Trichostrongylus colubriformis* in sheep: the effect of host age on establishment of infective larvae. *International Journal for Parasitology*, 20:353-357.
- Douglas G B, Donkers P, Foote A G. and Barry T N 1993 Determination of extractable and bound condensed tannins in forage species. *Proceeding of the XVII. International Grassland Congress*.pp 204-206.
- Douglas G B, Wang Y, Waghorn C G, Barry T N, Purchas R W, Foote A G and Wilson G F 1995 Live weight gain and wool production of sheep grazing *Lotus corniculatus* and Lucerne (*Medicago sativa*). *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 38:95-104.
- Fraser T J, Rowarth J S and Knight T L 1997 Pasture Species Effects On animal performance. *Proceeding of the XVIII. International Grassland Congress Canada. Session 29 (23-24)*.
- Hagerman A, Robbins C H T, Weerasuriya Y, Wilson T C and McArthur C 1992 Tannin chemistry in relation to digestion. *Journal of range management* 45 (1) 57-62.

- Hodgson J, Niezen F, Montossi F, Liu F and Butler B M 1996 comparative studies on pasture and animal performance and parasite infestation in sheep grazing yorkshire fog, perennial ryegrass and tall fescue pastures. proceedings of the new zealand grassland association 57: 89-93.
- Kahn L P and Diaz-Hernandez A 2000 Tannins with anthelmintic properties. In Proc. International Workshop on Tannins in Livestock and Human Nutrition (Ed. J D Brooker), ACIAR Proceedings No.92. 171pp.
- McNabb W C, Waghorn G C, Barry T N and Shelton I D 1993 The effect of condensed tannins on Lotus pedunculatus on the digestion and metabolism of methionine, cystine and inorganic sulphur in sheep. British Journal of Nutrition 70:647-661.
- Mangan J L 1988 Nutritional effects of tannins in animal feeds. Nutrition Research Reviews. 1, 209-231.
- Montossi F, Liu F, Hodgson J and Morris S T 1997 Influence of low-level condensed tannins concentrations in temperate forage on sheep performance. Proceedings of the XVII International Grassland Congress Session 8: Tannins-Plant Breeding Animal Effects IDN 110 Winnipeg, Canada, 8:1-2.
- Niezen J H, Charleston W A G, Hodgson J, Mackay A D and Leathwick D M 1996 Controlling Internal Parasites In Grazing Ruminants Without recourse to anthelmintics: approaches, experiences and prospects. International Journal for Parasitology. 26: (8/9): 983-992.
- Niezen J H, Charleston W A G, Hodgson J, Miller C M, Robertson H A 1997 Effect of plant species on the development and vertical migration of larvae of gastrointestinal nematodes which parasite sheep. Proceeding of the XVIII. International Grassland Congress Canada., Session 11 (23-24).
- Niezen J H, Charleston W A G, Hodgson J, Miller C M and Robertson H A 1997 Effect plant species on the development and vertical migration of larvae of gastrointestinal nematodes which parasites sheep. Proceeding XVIII International Grassland Congress. Session II. International Grassland Congress. Canada, 1997.
- Niezen J H, Waghorn C G and Charleston W A G 1998 Establishment and fecundity of Ostertagia circumcincta and Trichostrongylus colubriformis in lambs fed lotus (Lotus pedunculatus) or perennial ryegrass (Lolium perenne). Veterinary Parasitology 78:13-21.
- Niezen J H, Waghorn T S, Waghorn C G, Charleston W A G 1993 Internal parasites and lamb production- a role for plants containing condensed tannins?. Proceedings of the New Zealand Society of animal production. 53:235-238.
- Niezen J H, Waghorn T S, Charleston W A G and Waghorn C G 1995 Growth and gastrointestinal nematode parasitism in lambs grazing either Lucerne (medicago sativa) or sulla (Hedysarum coronarium) which contains condensed tannins. Journal of agricultural science. 125: 2, 281-289.
- Poppi D P, Mc Rae J C, Brewer A and Coop R L 1986 Nitrogen Transactions in the digestive tract of lambs exposed to the internal parasite, Trichostrongylus Colunbriformis. British Journal of Nutrition 55, 593-602.
- Reed J D 1995 Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. Journal of Animal Science 73:1516-1528.
- Reed J D, Soller H and Woodward A 1990 Fodder tree and straw diets for sheep: intake, growth, digestibility, and the effects of phenolics on nitrogen utilization. Animal. Feed Science and Technology. 30:39-50.
- Robertson H A, Niezen J H, Waghorn C G, Charleston W A G and Jinlong N 1995 The Effect of six herbage's on live weight gain, wool growth and fecal egg count of parasites ewe lambs. Proceedings of the New Zealand Society of animal production. 1995. 55:199-201.
- Scales G H K, Night T L and Saville D J 1995 Effect of herbage species and feeding level on internal parasites and production performance of grazing lambs. New Zealand Journal of Agricultural Research. 38: 237-247.
- Terrill T H, Douglas G B, Foote A G, Purchas R W, Wilson G F and Barry T N 1992a Effect of condensed tannins upon body growth, wool growth and rumen metabolism in sheep grazing sulla (Hedysarum coronarium) and perennial pasture. Journal of agricultural science. 119: (2): 265-273.
- Terrill T H, Rowan, A M, Douglas G B and Barry T N 1992b Determination of extractable and bound condensed tannin concentration in forage plants, proteins concentrate meals and cereal grains. Journal of the Science of Food and Agriculture 58, 321-329.
- Waghorn C G, Reed J D and Ndlovu L R 1997 Condensed Tannins and Herbivore Nutrition. Sección 8- Tannins Plant Breeding and Animal Effects. Proceedings of the XVIII. International Grassland Congress. Canada, 1997.
- Waghorn C G, Shelton I D, McNabb W C and McCutcheon S N 1994 Effects of condensed tannins in Lotus pedunculatus on its nutritive value for sheep. 2. Nitrogenous aspects. Journal of Agricultural Science, Cambridge 123:109-119.
- Waghorn C G and Shelton I D 1995 Effect of condensed tannins in Lotus pedunculatus on the nutritive value of raigrás (Lolium perenne) fed to sheep. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 125, 291-297.
- Waghorn C G and Shelton I D 1997 Effect of condensed tannins in Lotus corniculatus on the nutritive value of pasture for sheep. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 128, 365-372.
- Waghorn C G, Ulyatt M J, John A and Fisher M T 1987 The effect of condensed tannins on the site of digestion of amino acids and other nutrients in sheep fed on Lotus corniculatus L. British Journal of Nutrition 57:115-126.
- Wang Y, Douglas G B, Waghorn C G, Barry T N, Foote A G and Purchas R W 1996 Effect of condensed tannins upon the performance of lambs grazing Lotus corniculatus and Lucerne (Medicago sativa). Journal of Agricultural Science, Cambridge, 126:87-98.

Volver a: [Manejo del alimento y carga animal](#)