

AUTORES INVITADOS

Roberto D. Sainz¹
R. Lee Baldwin¹
Ricardo F. Vernazza¹

MODELS FOR
GROWTH,
DIGESTION AND
LACTATION IN
BOVINE

Modelos de crecimiento, digestión y lactancia en bovinos

INTRODUCCIÓN

LOS MÉTODOS utilizados comúnmente para predecir el comportamiento animal como función del manejo de la alimentación, se encuentran en un proceso de cambio. Los sistemas actualmente utilizados para estimar los requerimientos animales, basados en ecuaciones algebraicas estáticas han empezado a ser sustituidos por modelos dinámicos de simulación, capaces de caracterizar la respuesta animal para un rango de condiciones mucho mayor a aquel usado en los sistemas tradicionales. Estos modelos se basan en la hipótesis de que una adecuada descripción de los conceptos biológicos, junto con la correcta aplicación de las herramientas matemáticas, otorgarán una mayor precisión y aplicación de las que comúnmente se obtienen usando los modelos puramente empíricos. Generalmente los modelos se definen como: *dinámicos* o *estáticos*, cuando dependen de su capacidad de simular cambios con respecto al tiempo; *empíricos* o *mecanísticos*, dependiendo de la incorporación de conceptos biológicos en su estructura,

ecuaciones y parámetros, y *determinísticos* o *estocásticos*, dependiendo de la inclusión de elementos aleatorios en el modelo. Otra manera de representar la diferencia entre modelos empíricos y mecanísticos se presenta en la Figura 1. Los modelos empíricos hacen predicciones a nivel *i* basadas en conceptos, datos y ecuaciones al mismo nivel, mientras que los modelos mecanísticos se basan en elementos de niveles inferiores (*i-1*, *i-2*, etc.).



Figura 1. Jerarquía de agregación en modelación

1. International Agricultural Development. Ruminant System Laboratory. Animal Science Department University of California, 1 Shields Av., Davis CA. 95616, USA.

email: rdsains@ucdavis.edu

Crecimiento

Debido a que los diferentes sistemas de producción existentes varían desde la utilización de pasturas de muy baja calidad hasta el uso de dietas de alta concentración energética, el modelo utilizado en la práctica necesita ser capaz de responder a una gran variedad de condiciones nutricionales. Además, una correcta estimación de la composición de la ganancia es indispensable para poder evaluar el comportamiento del animal a lo largo del periodo de crecimiento. Oltjen *et al.*, (1986) desarrolló un modelo dinámico basado en conceptos tales como el número y tamaño de células para predecir crecimiento y la síntesis neta de proteína, y posteriormente lo integró al sistema propuesto por Lofgreen y Garrett, (1968) para poder estimar la ganancia de grasa y tejido magro.

Tres premisas básicas propuestas por Baldwin y Black (1979), que determinan el crecimiento en mamíferos están incorporadas en el modelo:

1. La primera determinante genética del tamaño de los órganos es la cantidad final de ADN (ácido deoxiribonucleico). Se entiende entonces, que la diferencia en el tamaño de los órganos entre especies o líneas dentro de una especie estará dada principalmente por la cantidad de ADN observada en dichos órganos en animales adultos con crecimiento normal. Esta premisa se deriva de la observación de que la cantidad de ADN / núcleo diploide es constante, y que una diferencia en el número de células y no en el tamaño de las células es

responsable de las variaciones observadas en el peso de los órganos.

2. Para cada tejido y especie en particular, cada unidad de ADN especificará la información requerida para la formación de una determinada cantidad de material celular. Esta premisa abarca el concepto de la "unidad de ADN" sugerido por Cheek *et al.*, (1971). Si la información especificada por la unidad de ADN determina o no la formación del material celular, dependerá del estado nutricional y fisiológico del animal.

3. La actividad específica (expresada como unidades por gramo de tejido) de las enzimas o grupos de enzimas responsables del crecimiento de los tejidos y del metabolismo general, varía exponencialmente como función del tamaño del tejido (Lin *et al.*, 1959). Además, las propiedades cinéticas de las enzimas son relativamente constantes entre especies.

El modelo dinámico presentado en la Figura 2 incorpora ecuaciones diferenciales, que estiman ganancia o pérdida de ADN y proteína corporal (PROT). Las siguientes ecuaciones describen adecuadamente el crecimiento post destete correspondiente a un novillo de 750 kg de peso corporal maduro:

$$\begin{aligned} d\text{ADN} / dt, \text{ g/día} &= K_1 (\text{ADNMX} - \text{DNA}) \text{NUT}_1 \\ d\text{PROT} / dt, \text{ kg/día} &= \text{SÍNTESIS} - \text{DEGRADACIÓN} \\ \text{SÍNTESIS} &= K_2 * \text{ADN}^{0.73} \text{NUT}_2 \\ \text{DEGRADACIÓN} &= K_3 * \text{PROT}^{0.73} \end{aligned}$$

donde K_1 , K_2 y K_3 son constantes; NUT_1 y NUT_2 son las constantes nutricio-

nales establecidas para consumo *ad libitum*; y ADNMX es el contenido normal de ADN en animales adultos. Para aquellos animales de diferente tamaño corporal maduro (A'), K_1 es ajustada siguiendo el factor propuesto por Taylor (1980); K_2 es incrementada en un 4% para animales con implantes anabólicos, basándose en el incremento observado en la tasa de ganancia de proteína.

Los efectos del consumo de energía están incorporados a través de los términos NUT_1 y NUT_2 , los cuales fueron obtenidos a partir de información de peso vacío inicial y final, composición de la canal y consumo de energía metabolizable (MEI) de más de 1000 animales. Para describir los términos NUT_1 y NUT_2 , la relación (P) entre $\text{MEI} / \text{MEINORM}$ fue definida, donde MEINORM (en MJ/día) es el patrón de consumo de ME que soporta el crecimiento normal de un novillo de referencia:

$$\text{MEINORM} = (1.83 - 1094 \text{EBW} / A') \text{EBW}^{0.75}$$

siendo EBW el peso corporal vacío (kg). Las tasas de deposición de ADN y síntesis de proteína se ajustan de la siguiente manera :

$$\begin{aligned} \text{NUT}_1 &= -0.7 + 1.7 P \\ \text{NUT}_2 &= 0.83 + 0.2 P / (0.15 + P) \end{aligned}$$

Finalmente, la ganancia de grasa en peso corporal vacío (DFAT) se calcula como la energía neta disponible después de sustraer de la energía consumida en la dieta (FI, kg/día) aquella que fue usada para mantenimiento (MAINT) y ganancia de proteína (DPROT, kg/día) :

$$\text{MAINT, MJ/día} = a_m \text{EBW}^{0.75} (A'/750) - 0.02$$

$$\text{DFAT, kg/día} = [(FI - \text{MAINT} / \text{NE}_m) \text{NE}_{g,23.18} \text{DPROT}] / 39.27$$

donde a_m es 0.359, y 23.18 y 39.27 son los contenidos energéticos (MJ/kg) de la proteína y de la grasa, respectivamente. 'Peso corporal vacío' es la suma de la grasa y de la masa corporal libre de grasa, la que se estima como $\text{PROT} / 0.2201$ (Garrett y Hinman, 1989).

Modificaciones al modelo

Algunas modificaciones al modelo de Oltjen *et al.*, (1986) fueron implementadas por DiMarco *et al.*, (1989). En este se proponen dos 'pools' de proteína y un pool de grasa corporal. De esta forma el crecimiento se representa como la diferencia entre la síntesis y degradación de cada uno de los pools de proteína y grasa. La sepa-

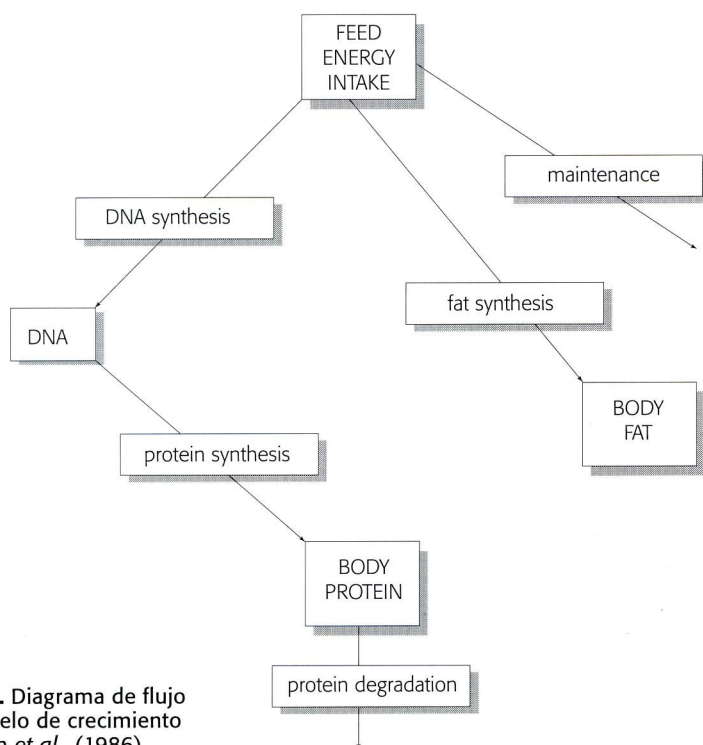


Figura 2. Diagrama de flujo del modelo de crecimiento de Oltjen *et al.*, (1986)

ración en dos pools de proteína toma en cuenta la variación en los requerimientos de mantenimiento demostrada por Koong *et al.*, (1982). Los parámetros que describen la deposición de ADN correspondiente a cada pool de proteína fueron estimados usando información de un novillo de referencia. La síntesis y degradación de proteína corporal y visceral se estiman también a partir del novillo de referencia, pero además, mientras que la síntesis depende de la concentración de amino ácidos en la sangre, la degradación dependerá del nivel de la hormona catabólica. Ecuaciones de Michaelis-Menten se utilizan para representar la lipogénesis, la cual depende de las hormonas anabólicas, de la glucosa en sangre, acetato y ácidos grasos a nivel plasmático y del contenido de grasa corporal.

La lipólisis se representa de la misma forma, dependiendo del nivel de hormonas catabólicas, ácidos grasos plasmáticos y del contenido de grasa corporal. Los elementos metabólicos incorporados ayudan a corregir errores en la predicción de la deposición de grasa debido a que la eficiencia de uso de cada nutriente es explícitamente representada. 'Peso corporal vacío' es la suma de los pools de proteína y grasa, además del agua y de las cenizas asociadas al pool de proteína. Finalmente, DiMarco y Baldwin (1989) integraron el modelo de crecimiento con elementos del modelo de digestión y metabolismo.

Aplicación y viabilidad práctica del modelo

Antes de ser utilizado en la práctica, el modelo debe ser sometido a comparación con aquellos sistemas y modelos ya en uso. Esto permitirá evaluar y comparar su capacidad de predicción y sus posibles ventajas en términos de facilidad de uso y aplicación. La respuesta animal a diferentes concentraciones de energía metabolizable en la dieta puede ser usada para comparar los modelos (Figura 3).

En la Figura 3 se observa como el sistema de NDT (Winchester y Hedricks, 1953) sobreestima y subestima la concentración energética de forrajes y granos respectivamente. La predicción de ganancia de peso obtenida con el modelo de Oltjen *et al.*, (1986) fue superior a aquella del sistema EN (Lofgreen y Garrett, 1968). Esto es doble esperar debido a que el carácter dinámico del modelo de Oltjen *et al.*, (1986) permite predicciones instantáneas para cada peso específico; mientras que en los modelos más tradicionales y estáticos

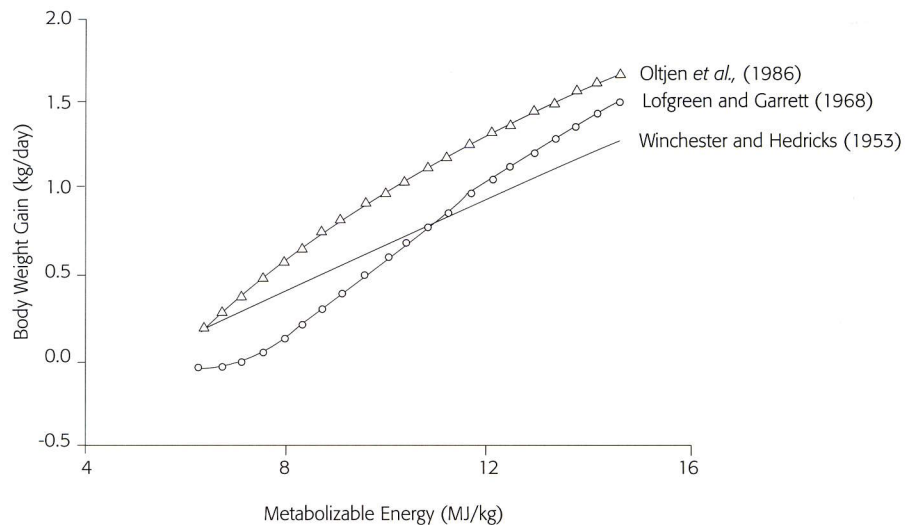


Figura 3. Comparación entre los sistemas NDT, EN y el modelo de Oltjen *et al.*, (1986)

mencionados arriba se considera principalmente el promedio inicial y final para un periodo determinado.

Este tipo de modelo de crecimiento de bovinos de carne puede ser usado como una herramienta muy eficiente para mejorar el manejo del ganado. Las variables de entrada y la información obtenida en varios modelos se presentan en la Tabla 1.

Los modelos dinámicos de Oltjen *et al.*, (1986) y DiMarco *et al.*, (1989) son especialmente útiles en aquellas situaciones donde la recolección de datos de consumo y peso de los animales, es frecuente como en el caso de los cebaderos. La creciente disponibilidad de información a medida que el periodo de engorde progresa, puede ser usada para recalibrar las predicciones del modelo, lo que permite un incremento creciente en su precisión.

Modelos de comportamiento animal pueden ser integrados con variables económicas tales como costos e ingresos, permitiendo así hacer evaluaciones de posibles estrategias de manejo.

Lactancia

I. Factores animales del modelo mecanístico animal

Introducción

Existe gran interés entre los científicos en poder identificar y cuantificar los factores genéticos, metabólicos, nutricionales y fisiológicos que gobiernan la

partición de nutrientes en vacas en lactancia. El modelo que se presenta a continuación evalúa dinámicamente y cuantitativamente la medida en que los conceptos e hipótesis actualmente aceptados explican la variación observada en la partición de nutrientes. Los objetivos centrales del modelo son: (1) evaluar la utilidad de aplicar conceptos y parámetros cinéticos obtenidos a partir de estudios *in vitro* de cortes de tejidos y células dispersas, en modelos mecanísticos integrados a nivel del metabolismo animal como un todo; (2) apoyar el diseño e interpretación de experimentos metabólicos y energéticos mediante el uso de análisis de simulación; (3) establecer bases para formular un modelo del metabolismo de la vaca lactando, que permita analizar conceptos e información relacionados con la partición de nutrientes durante el período de lactancia.

El Modelo MOLLY

Este modelo es una versión agregada del modelo bioquímico de una vaca en lactancia desarrollado por Smith (1970) y descrito por Baldwin & Smith (1971) y Baldwin *et al.*, (1980). El modelo de Smith (1970) fue generado con el uso de radioisótopos e información energética a nivel del animal como un todo, conjuntamente con datos sobre peso de tejidos, metabolismo, gastos energéticos y concentración de enzimas y metabolitos. Tres

Tabla 1. Información requerida y resultante del uso de sistemas de predicción de crecimiento en bovinos - tipo de carne.

Modelo	Variables de entrada	Variables de salida	
		Biológicas	De manejo
Winchester & Hedricks, 1953 (NDT)	Sexo, peso, digestibilidad del alimento, consumo	Ganancia de peso y eficiencia.	Efecto de la energía de la dieta en el número de días para alcanzar un peso determinado.
Lofgreen & Garrett, 1968 (EN)	Sexo, peso, energía en la dieta, consumo	Ganancia de peso y eficiencia.	Todos los de arriba, más: mejora en la predicción para amplio rango de pasturas y concentrados.
Oltjen <i>et al.</i> , 1986	Sexo, peso, energía en la dieta, consumo, estructura, condición, promotores de crecimiento.	Ganancia de peso, eficiencia y composición.	Todos los de arriba, más: efecto del animal y la dieta en composición del crecimiento, días al grado de engrasamiento.
DiMarco <i>et al.</i> , 1989	Sexo, peso, composición química del alimento, consumo, estructura, promotores de crecimiento.	Ganancia de peso, eficiencia, productos de la digestión y composición.	Todos los de arriba más: efecto de nutrientes en el crecimiento y composición, crecimiento compensatorio.

Tabla 2. Símbolos usados en el modelo

Símbolo	Elemento	Símbolo	Elemento
Ac	Ácido acético	Lm	Lactosa en leche
Aa	Amino ácidos	Ox	Oxígeno
Ad	ADP	Pr	Ácido propiónico
At	ATP	Proteína en:	
Bu	Ácido butírico	Pb	Tejido magro
Cd	Dióxido de carbono	Pm	Leche
Fa	Ácidos grasos	Pv	Vísceras
Gl	Glucosa	Tm	Triglicéridos en leche
Gy	Glicerol	Ts	Triglicéridos de reserva
Ácido láctico en:		Triosa fosfato en:	
Lf	Grasa	Tf	Grasa
Lb	Tejido magro	Tv	Vísceras
Lv	Vísceras	Ur	Urea

sistemas son descritos, tejido magro, tejido adiposo y vísceras; incluyendo dentro de este último la información relacionada con masa, funcionamiento y gastos energéticos de sangre, hígado, tracto gastrointestinal, corazón, ubre y pulmón. El tejido magro incluye piel, cerebro, riñones, músculo esquelético y tejidos menores.

Estructura del modelo

El modelo y la notación se presentan esquemáticamente en la Figura 4 y en las Tablas 2 y 3, siguiendo lineamientos de Gill *et al.*, (1984).

Mientras los compuestos químicos son expresados en moles, masa en kg y volumen en litros, las diez variables de estado del modelo se presentan dentro de

cajas con líneas enteras. Los números dentro de las cajas denotan la cantidad inicial presente en el pool y los valores entre paréntesis son los volúmenes de distribución. Las cajas formadas por líneas punteadas representan metabolitos intermedios, los cuales son presentados en el modelo por razones estequiométricas y energéticas, pero también son consideradas directamente en el balance para su formación, no necesitando ser consideradas como variables de estado. Estas son denominadas como pool cero. Las líneas enteras entre cajas corresponden a transacciones de metabolitos y los números en las flechas representan la tasa en las cual las reacciones ocurren o flujos en moles/día para el estado en equilibrio de la referencia, presentado por Smith (1970)

y usado con datos cinéticos de tejidos para parametrizar el modelo. El metabolismo oxidativo, presentado en términos de producción y utilización de ATP, es descrito únicamente en términos de la tasa de oxidación de nutrientes primarios.

Cinética general de las reacciones

La cinética enzimática es utilizada para describir la velocidad de las reacciones bioquímicas, de las cuales la mayoría adopta la forma de la ecuación de Michaelis-Menten. La tasa de uso U del sustrato S es:

$$U = V_{\max} / (1 + K / [S]),$$

donde V_{\max} es la máxima velocidad, K la constante de Michaelis-Menten, y $[]$

denota concentración. Para reacciones que requieren 2 sustratos S₁ y S₂,

$$U = V_{max} / (1 + K_1 / [S_1] + K_2 / [S_2]).$$

Ambas ecuaciones responden linealmente al sustrato cuando éste está en bajas concentraciones, mientras que sucesivos incrementos en la concentración del sustrato determinan pequeños incrementos en la tasa, no existiendo punto de inflexión. Argumentos e información justificando el uso de este tipo de ecuaciones fueron resumidos por Baldwin *et al.*, (1985). Sin embargo, algunas reacciones exhiben una respuesta sigmoidea al incremento en la concentración de sustrato. Una respuesta sigmoidea positiva se describe como sigue :

$$U = V_{max} / \{1 + (K / [S])^\theta\},$$

donde:

θ es un parámetro dependiente. Cuando θ = 1 la ecuación corresponde a la forma familiar de Michaelis-Menten; θ = 2 denota una tenue respuesta sigmoidal y valores mayores de θ (ej. 4, 6, 8, etc.) expresan progresivamente un comportamiento sigmoidal más pronunciado.

No todas las reacciones del modelo son del tipo Michaelis-Menten. Algunas, como

es el caso de la degradación de la proteína del tejido magro, se asume que responden a la ley de acción de masas,

$$U = k [S],$$

donde k es una tasa constante debido a que no existe suficiente conocimiento como para representar un concepto más complejo.

En algunas reacciones, los parámetros V_{max}, K y k son variables afectadas por la concentración de hormonas catabólicas y anabólicas. La concentración de glucosa, es utilizada en algunos casos como un índice de actividad hormonal, donde para mayor simplicidad, los efectos hormonales del modelo son relacionados a la concentración de glucosa de la siguiente manera :

$$V_{max}, K^*, k^* = f([G]; \hat{O}, x)$$

donde la * denota que el parámetro es afectado por alguna actividad hormonal, f indica que es función de la concentración de glucosa ([G]), y \hat{O}, x son parámetros. Se asume en el modelo que mientras las hormonas catabólicas afectan el V_{max}, las hormonas anabólicas afectan a K. Este supuesto es una simplificación que permite estudiar la forma en que el efecto hormo-

nal puede ser integrado en modelos mecanísticos.

Pesos, concentraciones e ingreso de nutrientes

El peso vacío corporal (W_{ebw}) está compuesto por tejido adiposo (W_{fat}), masa de tejido magro exceptuando las vísceras, (W_{lean}), y vísceras (W_{visc})

$$W_{ebw} = W_{fat} + W_{lean} + W_{visc}.$$

El peso de estos tres componentes se calcula de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} W_{fat} &= 0.806Ts + \dot{A}W_{fat}, \\ W_{lean} &= 0.110Pb / 0.25 + \dot{A}W_{lean}, \\ W_{visc} &= 0.110Pv / 0.25 + \dot{A}W_{visc}, \end{aligned}$$

siendo 0.806 y 0.110 los pesos moleculares (kg/mol) de triglicéridos y amino ácidos respectivamente; el contenido de materia seca de la proteína del músculo que representa 25 % del peso fresco, $\dot{A}W_{fat}$ es el peso de los elementos estructurales y citoplasmáticos, y $\dot{A}W_{lean}$ y $\dot{A}W_{visc}$ el peso del tejido estructural en el tejido magro y vísceras respectivamente. Los $\dot{A}W$ son parámetros del modelo.

Las concentraciones son expresadas como moles/litro, con excepción de los triglicéridos de reserva y la proteína del

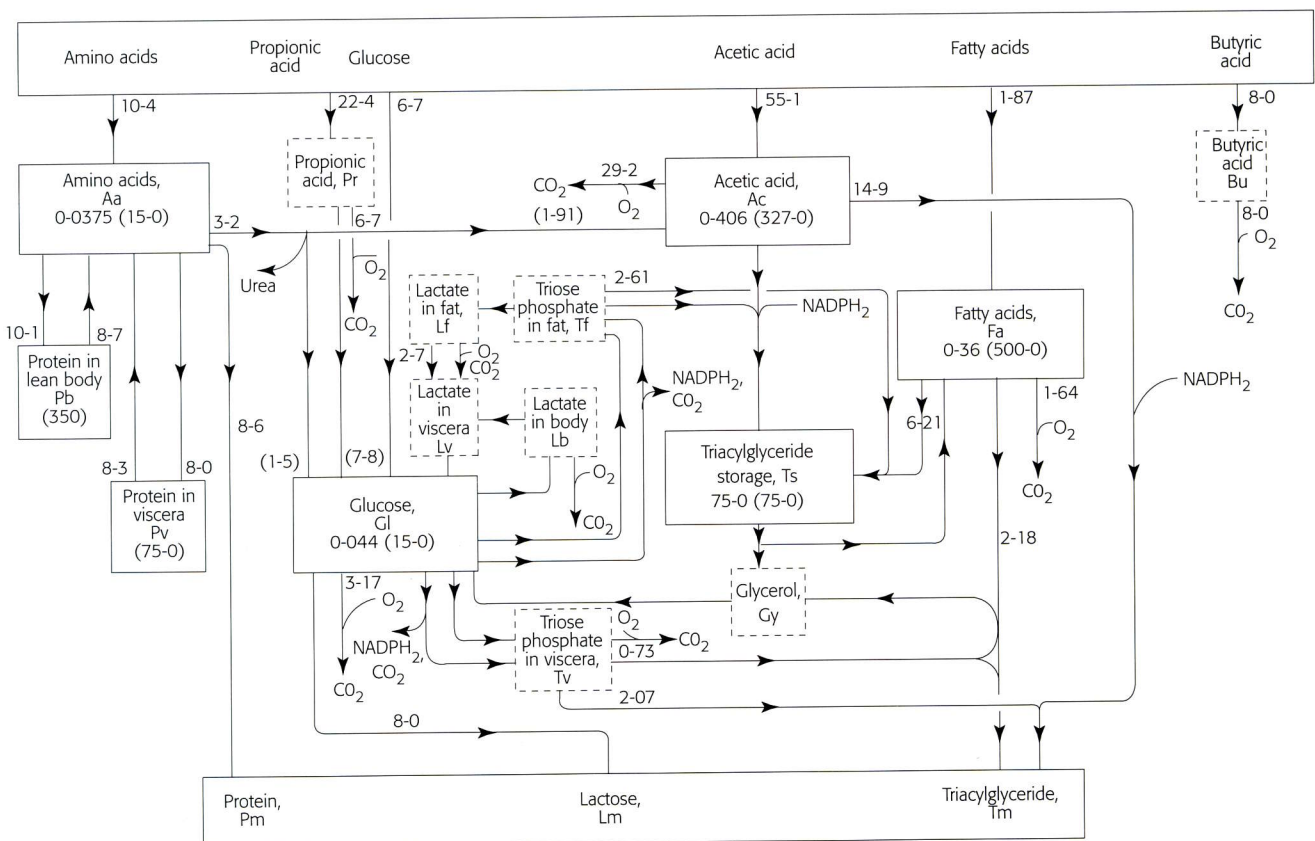


Figura 4. Diagrama de flujo del modelo metabólico en la vaca

tejido magro y vísceras que son calculados en moles/kg de tejido. Las concentraciones estimadas son :

$$\begin{aligned} [Ts] &= Ts / W_{fat} \\ [Pb] &= Pb / W_{lean} \\ [Pv] &= Pv / W_{visc} \\ [Aa] &= Aa / v_{Aa} \\ [Ac] &= Ac / v_{Ac} \\ [Fa] &= Fa / v_{Fa} \\ y \\ [Gl] &= Gl / v_{Gl} \end{aligned}$$

Los ingresos de nutrientes al modelo son definidas con seis flujos de nutrientes, A_{Aa} , A_{Ac} , A_{Bu} , A_{Fa} , A_{Gl} y A_{pr} (Figura 4).

Variables de estado e intermedias

El modelo está formado por diez variables de estado, denominadas ácido acético, amino ácidos, ácidos grasos, glucosa, lactosa en leche, proteína del tejido magro, proteína de la leche, proteína de las vísceras, triglicéridos de la leche y triglicéridos de reserva. Las cuatro primeras representan los pools metabólicos y el resto los pools de producción. Además, existen once pools intermediarios de tamaño cero, At, Ac, Bu, Cd, Gy, Lb, Lf, Lv, Ox, Pr, Tf y Tv. El principio de conservación de masa define para cada pool, una ecuación diferencial:

$$d(\text{pool}) / dt = \text{entradas} - \text{salidas}$$

donde t denota tiempo.

Para cada pool intermediario de tamaño cero, $d(\text{pool}) / dt = 0$, por lo tanto la ecuación presentada arriba se reduce a :
entradas = salidas.

A continuación se presentan algunos ejemplos que permiten una mejor comprensión del concepto de flujos dentro del modelo.

Pool de triglicéridos de reserva, Ts

Las entradas para el pool de triglicéridos de reserva son la esterificación de ácidos grasos y lipogénesis a partir de ácido acético (Figura 1). Por lo tanto, la tasa de producción de Ts a partir de ácidos grasos (Fa) será :

$$P_{Ts, FaTs} = Y_{Ts, FaTs} U_{Fa, FaTs}$$

y la tasa de lipogénesis a partir de ácido acético estará dada por :

$$P_{Ts, AcTs} = Y_{Ts, AcTs} U_{Ac, AcTs}$$

siendo Y y U previamente definidos en la Tabla 2.

La única salida definida desde el pool de Ts es la lipólisis ($Ts \rightarrow Fa$) donde el flujo es :

$$U_{Ts, TsFa} = V_{TsFa} / \{1 + (K_{Ts, TsFa} / [Ts])^{\theta_{TsFa}}\}$$

Sumando los términos, la tasa de cambio del pool de triglicéridos de reserva será dada por la siguiente ecuación diferencial :

$$dT_s / dt = P_{Ts, FaTs} + P_{Ts, AcTs} - U_{Ts, TsFa}$$

Pool de amino ácidos A_{Aa}

Las entradas se derivan de la absorción de amino ácidos y de la liberación de amino ácidos a partir de la degradación de proteína del tejido magro ($P_{Aa, PbAa}$) y de las vísceras ($P_{Aa, PvAa}$), siendo dados por :

$$\begin{aligned} P_{Aa, PbAa} &= U_{Pb, PbAa} \\ P_{Aa, PvAa} &= U_{Pv, PvAa} \end{aligned}$$

De otra parte, las salidas corresponden a la síntesis de proteína en el tejido magro ($Aa \rightarrow Pb$), en las vísceras ($Aa \rightarrow Pv$), en la leche ($Aa \rightarrow Pm$), y en el uso de amino ácidos para gluconeogénesis ($Aa \rightarrow Gl$):

$$\begin{aligned} U_{Aa, AaPb} &= V_{AaPb} / (1 + K_{Aa, AaPb} / [Aa]) \\ U_{Aa, AaPv} &= V_{AaPv} / (1 + K_{Aa, AaPv} / [Aa]) \\ U_{Aa, AaPm} &= V_{AaPm} / (1 + K_{Aa, AaPm} / [Aa]) \\ y \\ U_{Aa, AaGl} &= V_{AaGl} / (1 + K_{Aa, AaGl} / [Aa]) \end{aligned}$$

Finalmente, la tasa de cambio del pool de amino ácidos está dada por :

$$dAa/dt = A_{Aa} + P_{Aa, PbAa} + P_{Aa, PvAa} - U_{Aa, AaPb} - U_{Aa, AaPv} - U_{Aa, AaPm} - U_{Aa, AaGl}$$

Síntesis de la leche: pool de proteína en leche, Pm

Las entradas se definen como :

$$P_{Pm, AaPm} = U_{Aa, AaPm}$$

determinando la ecuación diferencial :

$$dP_m / dt = P_{Pm, AaPm}$$

II. Factores digestivos del modelo mecanístico animal

Introducción

El principal objetivo del modelo digestivo es, basándose en un análisis razonable de la calidad de los alimentos consumidos, poder predecir la disponibi-

lidad de nutrientes para una vaca en lactancia. La posibilidad de evaluar el efecto de la dieta y factores fisiológicos en la partición de nutrientes en animales en lactancia, dependerá en gran medida de la posibilidad de estimar correctamente las tasas y patrones de absorción de nutrientes en el tracto digestivo.

El Modelo

La falta de información sobre aspectos digestivos de una vaca en lactancia ha dictado la estrategia adoptada para desarrollar el modelo. Se considera que la información disponible en lo que se refiere a la digestión en bovinos de leche no es suficiente como para establecer parámetros y una adecuada base conceptual para implementar el modelo. Por lo tanto, la estructura conceptual fue derivada de estudios previos en modelación de la digestión de ovinos (Black *et al.*, 1981, Beever *et al.*, 1981, France *et al.*, 1982, Murphy 1980, Baldwin *et al.*, 1977). Datos correspondientes a digestión en bovinos de leche se han usado siempre que estén disponibles. La Figura 5 presenta la estructura del modelo, tomado inicialmente de France *et al.*, 1982, debido a que el nivel de agregación adoptado por este grupo pareció mas apropiado para los objetivos definidos en el modelo.

Las doce variables de estado que integran los elementos centrales del modelo se presentan en cajas con línea entera. Las cajas formadas con línea punteada corresponden a entidades discretas del modelo definidas por variables de estado. Los nutrientes del alimento ingresan en el pool de partículas grandes (Lp), y dentro de éste o en el pool de partículas pequeñas (Ot, Ha, Hb o Pi) o en el pool correspondiente a compuestos solubles en agua (Cs, RAa, As, Am, Fl, o Fv), dependiendo de la fracción de pequeñas partículas en la dieta y la solubilidad de los nutrientes. Las partículas mayores se convierten en partículas pequeñas mediante la rumia. Los componentes en la fracción de partículas pequeñas pueden escapar del rúmen o entrar en el pool de partículas solubles como resultado de la hidrólisis. Los compuestos solubles pueden atravesar el rúmen o ser fermentados y absorbidos. Todos aquellos componentes que atraviesan el rúmen serán digeridos y absorbidos en el tracto post-ruminal o eliminados en las heces. El pool de ácidos grasos volátiles (Fv), se divide en Rac, Pr y Bu para mayor conveniencia en la representación de las tasas de absorción.

Los códigos usados en el modelo son presentados en las Tablas 4 y 5.

Tabla 3. Nomenclatura general usada en el modelo

Notación	Descripción	Unidades
A_i	Tasa de absorción de i	Moles i / día
E_i	Contenido energético de i	MJ / mol de i
$K_{j,k}$	Tasa constante para la reacción $j \rightarrow k$	(l o kg) / día
$K_{i,j,k}$	Constante de Michaelis-Menten para $j \rightarrow k$ con relación a i	Moles i / l
$[i]$	Concentración sustancia i	Moles i / (l o kg)
$P_{i,j,k}$	Producción de i en $j \rightarrow k$	Moles i / día
$R_{i,j,k}$	Requerimientos de i en $j \rightarrow k$	Mol i / mol j utilizado en $j \rightarrow k$
$U_{i,j,k}$	Tasa de uso de i en $j \rightarrow k$	Moles i / día
v_i	Volumen metabólico de i	-
$V_{j,k}$	Velocidad máxima en la reacción $j \rightarrow k$	Moles j / día
$Y_{i,j,k}$	Rendimiento de i en la reacción $j \rightarrow k$	Mol i / mol j utilizado en $j \rightarrow k$
$\theta_{i,j,k}$	Parámetro asociado con la reacción $j \rightarrow k$	
$\hat{O}_{a,c}, \hat{O}_c, X_c$	Parámetros para las respuestas hormonales	
W_i	Peso de tejido 1 (1 = peso corporal vacío, grasa, tejido magro, vísceras)	kg

Tabla 4. Símbolos utilizados en el modelo

Símbolo	Descripción	Unidades	Símbolo	Descripción	Unidades
Ai	Ceniza, insoluble	Kg	Lg	Lignina	Kg
Am	Amonio	Mol	Li	Lípidos	Kg
An	Animal	-	Lp	Partículas grandes en el rumen	Kg
As	Ceniza, soluble	Kg	Mi	Microorganismos	Kg
At	ATP	Mol	MiGr	Crecimiento microbiano	Kg
Bu	Ácido butírico	Mol	MiHa	Microorganismos asociados con Ha	Kg
Cd	CO ₂	Mol	MiHb	Microorganismos asociados con Hb	Kg
Ce	Celulosa	Kg	MiMa	Coefficiente de mantenimiento de microorganismos	Kg
Cp	Proteína cruda	Kg	Nn	Nitrógeno no protéico	Kg
Cs	Carbohidratos solubles en el rumen	Mol	Oa	Ácidos orgánicos (malato)	Kg
Cw	Pared celular	Kg	Om	Materia orgánica	Kg
Dc	Coef. de digestión (de todo el tracto)	-	Ot	Lignina y ceniza insoluble	Kg
Di	Dieta	Kg	Pc	Proteína cruda	Kg
Dm	Materia seca	Kg	Pe	Pectinas	Kg
Fa	Ácidos grasos saturados	Mol	Pi	Proteína insoluble	Kg
Fe	Heces	Kg	Pr	Ácido propiónico	Mol
Fl	Ácidos grasos insaturados (cadena larga C ₁₈)	Mol	Ps	Proteína soluble	Kg
Fv	Ácidos grasos de cadena corta, volátiles	Mol	RAa	Amino ácidos ruminales	Mol
Gl	Glucosa	Mol	RAc	Acetato ruminal	Mol
Gy	Glicerol	Mol	RDc	Coefficiente de digestión ruminal	-
G1	Crecimiento microbiano sin Aa preformados	-	Ru	rumen	-
G2	Crecimiento microbiano con Aa preformados	-	Rum	Rumia	-
Ha	á Hexosa (almidón) rúmen	Kg	Sa	Saliva	Kg
Hb	Holocelulosa en rúmen	Kg	Sc	Carbohidratos solubles en la dieta	Kg
Hc	Hemicelulosa en la dieta	Kg	St	Almidón del alimento (ver Ha)	Kg
Ht	Calor	MJ	Sp	Partículas pequeñas en el rumen	Kg
Hy	Hidrógeno	Mol	T	Total	-
In	Tracto gastrointestinal	-	t	Tiempo	Día
La	Ácido láctico	Kg	Wa	Agua en el rumen	Kg

Cinética general de las reacciones

Al igual que para el modelo metabólico, la cinética enzimática será utilizada para representar la velocidad de las reacciones y flujos, generalmente a través de la forma de la ecuación de Michaelis-Menten o de acción de masa.

Entradas de nutrientes de la dieta

Las entradas de nutrientes se derivan de la descripción de las características físicas y químicas de los diferentes alimentos propuestos en el modelo. Algunos ejemplos de las ecuaciones utilizadas en el modelo para

caracterizar la dieta se presentan a continuación:

El contenido de pared celular es :

$$F_{Cw, Di} = F_{Hc, Di} + F_{Ce, Di} + F_{Lg, Di},$$

en la cual la fracción de pared celular en la dieta ($F_{Cw, Di}$) equivale a la suma de la fracción de hemicelulosa en el alimento ($F_{Hc, Di}$), la fracción de celulosa en el alimento ($F_{Lg, Di}$). La nomenclatura fue definida en las Tablas 4 y 5.

La energía bruta de la dieta :

$$E_{Di} = \sum f_i E_i$$

Los carbohidratos solubles en la ración :

$$F_{Cs, Di} = F_{Cs, Di} + 0.638 F_{Oa, Di} + 0.914 F_{Pe, Di} + 0.138 F_{Li, Di} + 0.95 F_{La, Di}$$

donde los coeficientes fueron calculados como sigue :

coeficiente $i =$

$$(M_{Wsc} / M_{Wi}) \text{ (moles Sc/mol } i \text{)}.$$

El concepto de flujos aplicado para el modelo digestivo sigue el mismo criterio utilizado para describir el modelo metabólico presentado en I. Por lo tanto, simplemente se presentará un breve resumen

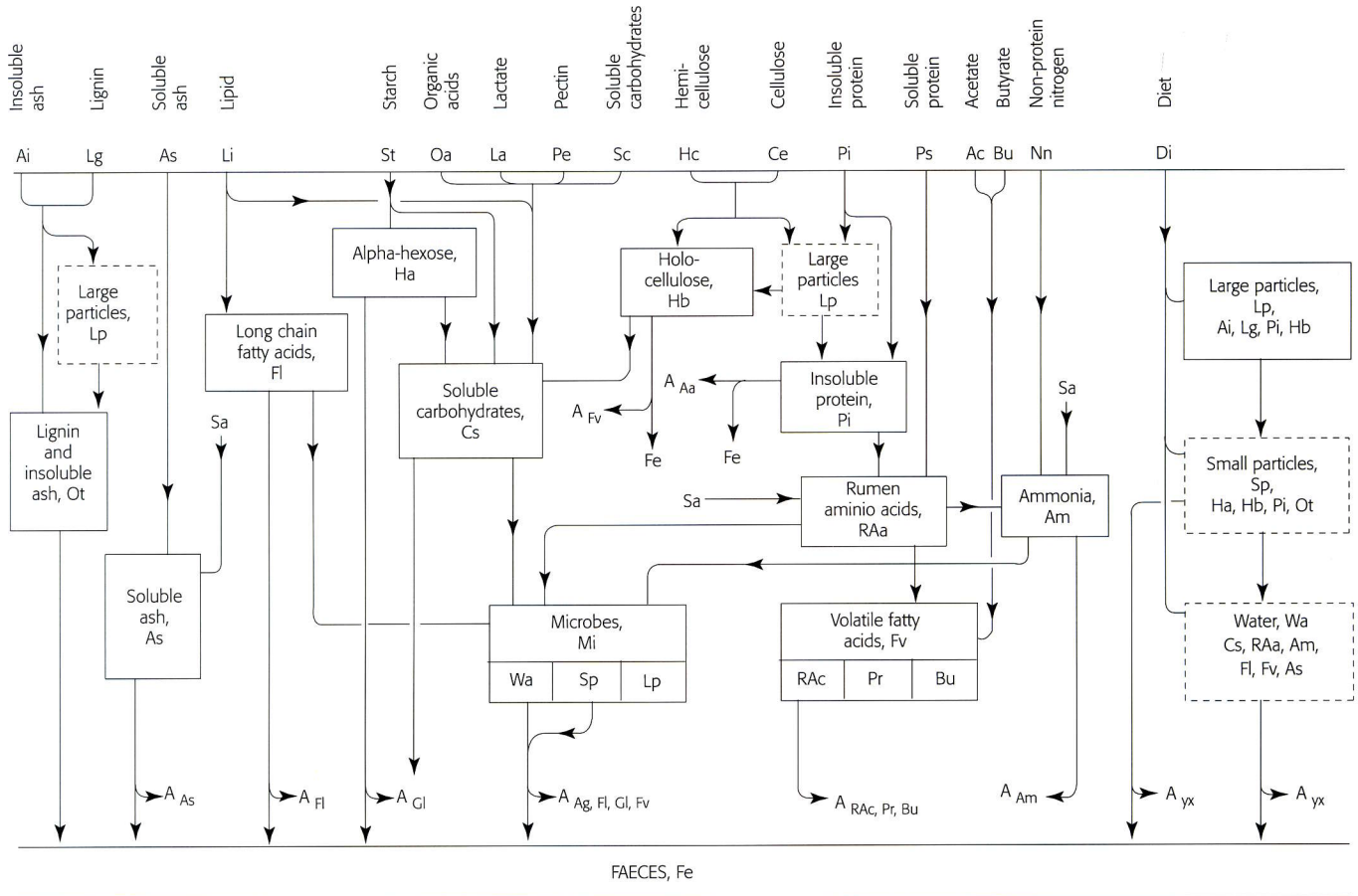


Figura 5. Diagrama de flujo del modelo del rumen

de algunos de los pools y flujos más descriptivos.

Pool de amino ácidos, RAa

Tanto la proteína soluble así como los amino ácidos libres pueden venir de la dieta, de la saliva o de la hidrólisis de la proteína insoluble:

$$P_{RAa, DiPs} = f_{Ps, Di} k_{DiRu} / M_{WPs}$$

$$P_{RAa, SaRAa} = C_{Ps, Sa} k_{SaRu}$$

$$P_{RAa, PiRAa} = U_{Pi, PiRAa} / M_{WPs}$$

La fermentación de amino ácidos en el rumen se presenta de acuerdo a :

$$U_{Raa, RaaFv} = V_{RaaFv} C_{Mi, Wa} / (1 + K_{Raa, RaaFv} / C_{Raa, Wa})$$

$$y$$

$$C_{Raa, Wa} = RAa / Ru_{vol}$$

RAa es también utilizado para el crecimiento microbiano, donde :

$$U_{RAa, MiGr} = P_{Mi, MiGr} R_{RAa, MiG2} / f_{MiG2, MiGr}$$

$$y$$

$$U_{RAa, RAaIn} = k_{WaIn} RAa$$

A partir de las ecuaciones presentadas arriba se puede observar el nivel de complejidad incorporado en el modelo, donde factores tales como la capacidad metabólica de la microflora para una determinada reacción (V_{RaaFv}), la constante de Michaelis-Menten ($K_{Raa, RaaFv}$), así como los coeficientes estequiométricos para cada reacción ($R_{RAa, MiG2}$) son incluidos.

Finalmente la ecuación diferencial : $dRAa / dt = P_{RAa, DiPs} + P_{RAa, SaRAa} + P_{RAa, PiRAa} - U_{Raa, RaaFv} - U_{RAa, MiGr} - U_{RAa, RAaIn}$

Lignina y cenizas, Ot

Las entradas en la dieta son : $P_{Ot, DiOt} = k_{DiRu} f_{Sp, Di} (f_{Lg, Di} + f_{Ai, Di})$, mientras que desde el pool de partículas grandes, $P_{Ot, LpOt} = U_{Lp, LpSp} f_{Ot, Lp}$,

siendo la salida el pasaje, $U_{Ot, OtIn} = k_{Sp, SpIn} Ot$.

Por lo tanto, la ecuación diferencial es : $dOt / dt = P_{Ot, DiOt} + P_{Ot, LpOt} - U_{Ot, OtIn}$.

Pool de ácidos grasos de cadena larga, Fl

Fl provienen de los lípidos de la dieta de la siguiente manera :

$$P_{Fl, DiFl} = 1.8 f_{Li, Di} k_{DiRu} / M_{WLi}$$

Estos ácidos grasos de cadena larga atraviesan el rumen, antes o después de ser transformados en ácidos grasos saturados.

$$U_{Fl, FaIn} = k_{WaIn} Fl$$

o ser usados para el crecimiento microbiano,

$$U_{Fl, FIMi} = R_{Fl, MiGr} P_{Mi, MiGr}$$

por lo tanto, $dFl / dt = P_{Fl, DiFl} - U_{Fl, FaIn} - U_{Fl, FIMi}$.

Absorción de nutrientes

No se definieron variables de estado para la sección post-ruminal. La fermentación de almidón a nivel del ciego es ignorada. De manera que los coeficientes de digestión para esta etapa del proceso

digestivo son especificados como entradas, determinando ecuaciones de absorción de nutrientes.

III. Propiedades del modelo mecanístico animal integrado

Dos modelos mecanísticos de metabolismo y digestión para vacas en lactancia fueron previamente descritos con el objetivo de evaluar conceptos e información relacionada con la partición de nutrientes. La disponibilidad y partición de nutrientes será influenciada no solo por la dieta sino también por los cambios metabólicos que se observan a medida que la lactancia progresa. A continuación se presentará una descripción de cómo ambos modelos son combinados matemáticamente.

Durante el desarrollo de ambos modelos se tuvo cuidado en asegurar la máxima compatibilidad entre ambos. Por ejemplo, el ácido acético fue definido como variable de estado en cada modelo, y por ello, diferente nomenclatura fue utilizada, Ac en el modelo metabólico y RAc en el digestivo. En las Tablas 6 y 7 se presenta la nomenclatura incorporada.

Al combinar ambos modelos algunas ecuaciones eran redundantes. Nótese, mientras que las tasas de absorción de nutrientes, A_{Gl} , A_{Ac} , A_{Pr} , A_{Aa} , A_{Bu} , A_{Fa} y A_{Am} fueron definidas como salidas en el modelo de digestión, en el modelo metabólico lo fueron como entradas, siendo entonces, eliminados en el segundo caso.

Un pequeño número de ecuaciones tuvieron que ser modificadas debido a que éstas fueron definidas como constantes o procesos dependientes en uno de los casos, pero se comportaron como procesos variables al momento de combinarse los modelos. Este fue el ejemplo de la tasa de síntesis de urea.

Los ácidos grasos de origen microbiano y dietéticos (FI) fueron calculados como ácido esteárico o análogos en el

modelo digestivo, mientras que en el modelo metabólico los ácidos grasos y triglicéridos (Fa) fueron descritos como ácido palmítico. De modo que la tasa de absorción de Fa es dada por :

$$A_{Fa} = A_{FI} \hat{a}_{FI} / \hat{a}_{Fa}$$

donde A_{FI} denota la tasa de absorción de ácidos grasos de origen microbiano y dietéticos, y \hat{a} corresponde a la concentración energética.

Para permitir que la simulación pudiese llevarse a cabo durante una lactancia completa, las siguientes modificaciones fueron consideradas.

Capacidad metabólica de la ubre

Neal & Thornley (1983) propusieron un modelo mecanístico para estimar cambios en la capacidad metabólica de la ubre a lo largo de la curva de lactancia. En éste, una "hormona de lactación" (Lh) secretada al parto y que decrece a medida que la lactancia progresa, causa un rápido incremento de la capacidad biosintética de la ubre (V_u) al comienzo de la lactación. Posteriormente, V_u disminuye paralelamente a la disminución de la concentración de Lh. Este concepto fue introducido al modelo para así simular cambios en la capacidad metabólica de la ubre en las diferentes etapas de la lactancia. La hormona de lactación se fijó en 1.0 al parto y la ecuación diferencial que ajusta este valor según la etapa de lactancia es :

$$dLh / dt = -k_{Lh} Lh$$

La tasa de cambio de la capacidad biosintética de la ubre (V_u) es:

$$dV_u / dt = P_{V_u} - U_{V_u}$$

donde P_{V_u} y U_{V_u} corresponden a la generación y pérdida de dicha capacidad.

Mientras que P_{V_u} estará asociada al número de células secretoras (U_{cells}) y a la respuesta de la actividad de la Lh; U_{V_u} estará vinculada al efecto depresivo de la retención de leche en V_u .

Capacidad metabólica en otros tejidos

La capacidad de sintetizar proteína en el tejido magro y en las vísceras fueron transformadas en variables dependientes usando ecuaciones adaptadas de Baldwin & Black (1979):

$$V_{AaPb} = 0.05 (Pb_{max} / Db_{max} - Pb/Db),$$

$$V_{AaPv} = 0.328 (Pv_{max} / Dv_{max} - Pv/Dv),$$

donde :

$$Pv_{max} = 100 + 20.8 \hat{a}_{abs} / W^{0.75}$$

Los valores actuales (Db , Dv) y máximos (Db_{max} , Dv_{max}) de DNA para el tejido magro y las vísceras son similares, debido a que esta versión del modelo únicamente se aplica para animales que ya han terminado el crecimiento hiperplásico y por lo tanto, la cantidad de DNA no varía. Pb_{max} / Db_{max} define el tamaño celular máximo del tejido magro, siendo el Pv_{max} / Dv_{max} variable con la cantidad de energía absorbida representada por \hat{a}_{abs} . Estos cambios fueron incluidos para prevenir una excesiva movilización de proteína durante un periodo de restricción alimenticia. De la misma forma, cambios en la capacidad lipogénica del tejido adiposo (V_{AcTs}) fueron adaptados, transformando ésta de una constante a una variable.

Resumen del Modelo

Está claro que : (1) existe un cierto número de ecuaciones y parámetros dentro del modelo que deben ser considerados como tentativos, y (2) que un mayor grado de refinamiento, producto de futura investigación, resultará en algunos cambios en los patrones de partición de nu-

Tabla 5. Nomenclatura general utilizada en el modelo

Notación	Descripción	Unidad
A_i	Tasa de absorción de i	Mol / día
$C_{i,j}$	Concentración de i en j	kg/kg, mol/kg
$f_{i,j}$	Fracción de i en j	kg/kg, mol/mol
E_i	Calor de combustión de i	MJ/kg, MJ/mol
$K_{i,jk}$	Constante de Michaelis-Menten para i en la reacción jk	Mol/kg
k_{ij}	Tasa constante en la reacción ij	/día
M_i^{wt}	Peso molecular de i	Kg/mol
$P_{i,jk}$	Producción de i en la reacción jk	Kg o mol/día
$R_{i,jk}$	Coefficiente estequiométrico o requerimientos de i en reacción jk	Mol/mol o kg j
$U_{i,jk}$	Utilización de i en la reacción jk	Mol/mol o kg j
V_{ij}	Capacidad metabólica de los microbios para la reacción ij	Kg o mol/kg diario
$Y_{i,jk}$	Coefficiente estequiométrico o producción de i en la reacción jk	Mol/mol o kg j

Tabla 6. Notación general incorporada en el modelo integrado de metabolismo y digestión para vacas en lactancia

Notación	Descripción	Unidades
C_i	Concentración de i en el rúmen	Moles i /día
$[i]_o$	Concentración de referencia de i en sangre	Moles i /l
\dot{a}_i	Contenido energético de i	Mj/mol i

Tabla 7. Símbolos utilizados en el modelo integrado de metabolismo y digestión para vacas en lactancia

Símbolo	Descripción	Unidades
Db	ADN en tejido magro	Kg
Dv	ADN en vísceras	Kg
Lh	Hormona de lactación	Kg
Lm	Lactosa	Kg
Ml	Leche	Kg
Pb	Proteína en tejido magro	Mol
Pm	Proteína en leche	Kg
Pv	Proteína visceral	Mol
Tm	Grasa en la leche	Kg
Ucells	Células de la ubre	Número
Ue	Energía en la orina (urea)	Mj
Ur	Urea	Mol
Vu	Capacidad metabólica de la glándula mamaria	-
W	Peso vacío corporal	kg

trientes y gastos energéticos entre mantenimiento y funciones productivas.

El conjunto de ecuaciones diferenciales propuestas pueden ser resueltas numéricamente para un conjunto de condiciones y parámetros previamente definidos. El software utilizado para resolver el modelo fue escrito en ACSL (Advanced Continuous Simulation Language, 1981) y corrido con una computadora Pentium.

Comportamiento

Las simulaciones presentadas consideran: (1) flujo de nutrientes y cambios en la concentración de metabolitos en sangre como respuesta a dos comidas diarias, (2) el efecto del plano nutricional y el contenido de proteína en dieta sobre el comportamiento animal durante el inicio y media lactación, y (3) una comparación entre el balance energético derivado del modelo y un análisis empírico convencional.

El modelo integrado del metabolismo y lactancia bovina exhibe comportamiento razonable a corto y largo plazo. Durante el día, el consumo de la ración produce cambios en las tasas de fermentación y de absorción de nutrientes, los cuales se reflejan en las concentraciones de los mismos en el plasma (Figura 6).

A más largo plazo, el modelo describe curvas completas de lactancia que corresponden bien a las observaciones prácticas. Por ejemplo, el efecto de variaciones en el consumo y en el contenido de proteína en la dieta se presenta en la Figura 7. Las respuestas son reales, demostrando que el

modelo es capaz de simular no sólo los efectos inmediatos de la nutrición, sino también los efectos residuales después de un cambio en la alimentación. La partición de energía también se describe bien, particularmente para vacas en mitad de lactancia (Figura 8). Para vacas en la primera fase de la lactancia, el modelo produce desvíos sistemáticos en la conversión energética. Esta fase, en la cual hay una rápida movilización de tejidos corporales, es mal comprendida, lo que se refleja en los resultados de la simulación. Por su naturaleza mecanística, el modelo sufre por la falta de conocimientos sobre la biología de este fenómeno.

En resumen, dos procesos productivos de mayor importancia, crecimiento y lactancia han sido estudiados a través de modelos dinámicos, mecanísticos y determinísticos. Un modelo de la digestión ruminal también fue desarrollado y produce respuestas muy razonables a partir de las entradas que le da el usuario. Estos modelos incorporan los conocimientos y datos actuales sobre la biología de estos procesos, y por lo tanto, son más robustos y aplicables que otros modelos más empíricos. Todavía falta evaluar y modificar estos modelos para representar la realidad en el trópico, tanto en lo que se refiere a los genotipos animales como a los alimentos disponibles. Tampoco se han estudiado los procesos reproductivos, fundamentales para la productividad general del sistema. Concluimos que estos modelos sirven como una buena base para estudios futuros.

Figura 6. Cambios simulados en las concentraciones de glucosa y acetato en plasma y en la tasa de absorción de glucosa, en vacas alimentadas dos veces al día

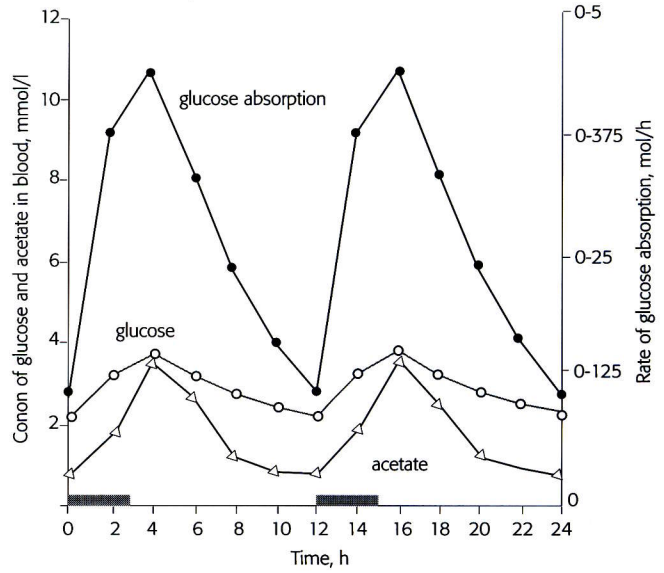


Figura 7. Curvas de lactancia de vacas sometidas a 5 estrategias de alimentación. LM, consumo, 15% de proteína; HM, consumo alto, 15% de proteína; HH, consumo alto, 18% de proteína

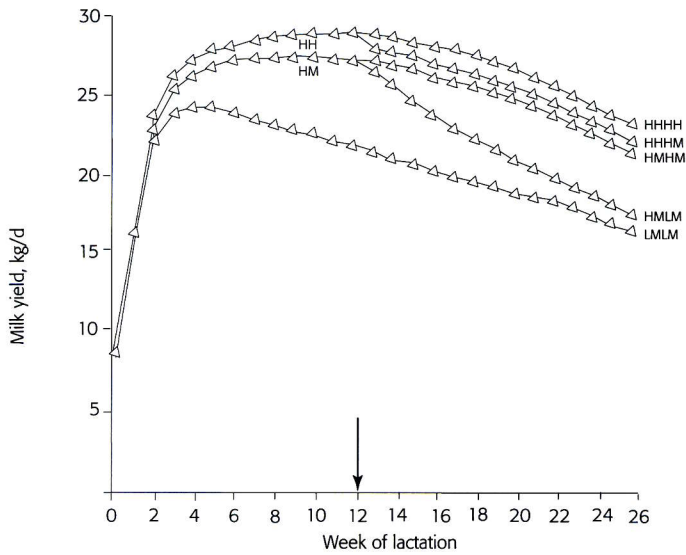
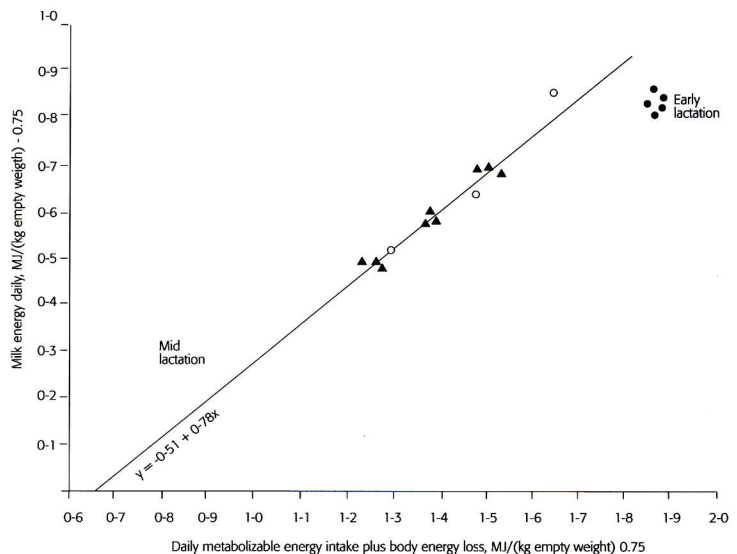


Figura 8. Relación entre el consumo de energía metabolizable y la energía en la leche, para vacas al inicio de la lactancia (π) o mediana (\circ). Datos experimentales de Flatt *et al.*, (1969) también se presentan (\circ)



BIBLIOGRAFÍA

- Baldwin, R.L. and Smith, N.E. 1971.** Intermediary aspects and tissue interactions of ruminant fat metabolism. *Journal of Dairy Science*, 54, 583.
- Baldwin, R.L., Koong, L.J. and Ulyatt, M.J. 1977.** A dynamic model of rumen digestion for evaluation of factors affecting nutritive value. *Agricultural Systems*, 2, 255.
- Baldwin, R.L. and Black, J.L. 1979.** Simulation of the effects of nutritional and physiological status on the growth of mammalian tissues: description and evaluation of a computer program. *Animal Research Laboratories Technical Paper 6*. Commonwealth Science and Industrial Research Organization, Melbourne, Australia.
- Baldwin, R.L., Smith, N.E., Taylor, J. and Sharp, M. 1980.** Manipulating metabolic parameters to improve growth rate and milk secretion. *Journal of Animal Science*, 51, 1416.
- Baldwin, R.L., Forsberg N.E. and Hu, C.Y. 1985.** Potential for altering energy partition in the lactating cow. *Journal of Dairy Science*, 68, 3394.
- Baldwin, R.L., France, J. and Gill, M. 1987a.** Metabolism of the lactating cow: I. Animal elements of a mechanistic model. *Journal of Dairy Research*, 54, 77.
- Baldwin, R.L., Thornley, J.H.M. and Beever, D.E. 1987b.** Metabolism of the lactating cow: II. Digestive elements of a mechanistic model. *Journal of Dairy Research*, 54, 107.
- Baldwin, R.L., France, J., Beever, D.E., Gill, M. and Thornley, J.H.M. 1987c.** Metabolism of the lactating cow: III. Properties of mechanistic models suitable for evaluation of energetic relationships and factors involved in the partition of nutrients. *Journal of Dairy Research*, 54, 133.
- Baldwin, R.L. 1995.** Modeling Ruminant Digestion and Metabolism. First edition, Ed, Chapman and Hall.
- Beever, D.E., Black, J.L. and Faichney, G.J. 1981.** Simulation of the effects of rumen function on the flow of nutrients from the stomach of sheep. Part 2: Assessments of computer predictions, *Agricultural Systems* 6, 221.
- Black, J.L., Beever, D.E., Faichney, G.J., Howarth, B.R. and Graham, N. McC. 1981.** Simulation of the effects of rumen function on the flow of nutrients from the stomach of sheep. Part 1: Description of a computer model, *Agricultural Systems* 6, 195.
- Cheek, D.B., Holt, A.B., Hill, D.E. and Talbert, J.L. 1971.** Skeletal muscle cell mass and growth: the concept of the deoxyribonucleic acid unit. *Pediatric Research*, 5312.
- DiMarco, O.N., Baldwin, R.L. and Calvert, C.C. 1989.** Simulation of DNA, protein, and fat accretion in growing steers. *Agricultural Systems*, 29, 21.
- DiMarco, O.N. and Baldwin, R.L. 1989.** Implementation and evaluation of a steer growth model. *Agricultural Systems*, 29, 247.
- Flatt, W.H., Moe P.W., Munson, A.W. and Cooper, T. 1969.** Energy utilization by high producing dairy cows. II. Summary of energy balance experiments with lactating Holstein cows. *In: Energy Metabolism of Farm Animals (Symposium 4, 1967)*. Pp.231-251 (Eds. K.L Blaxter, J. Kielanowski and G. Torbek), Newcastle upon Tyne: Oriel Press (EAAP Publication no 12).
- France, J., Thornley, J.H.M. and Beever D.E. 1982.** A mathematical model of the rumen. *Journal of Agricultural Science*, 99, 343.
- Garrett, W.N. and Hinman, N. 1989.** Re-evaluation of the relationship between carcass density and body composition of beef steers. *Journal of Animal Science* 28,1.
- Gill, M., Thornley, J.H.M., and Black, J.L., Oldham, J.D. and Beever, D.E. 1984.** Simulation of the metabolism of absorbed energy-yielding in young sheep. *British Journal of Nutrition* 52, 621.
- Koong, L.J., Ferrell, C.L. and Nienaber, J.A. 1982.** Effects of plane of nutrition on organ size and fasting heat production in swine and sheep. *In: Energy metabolism of farm animals*. EAAP Publ. 29. Agriculture University of Norway, Lillhammer, Norway, p. 245.
- Lin, E.C.C., Rivlin, R.S. and Knox, W.E. 1959.** Effect of body weight and sex on activity of enzymes involved in amino acids metabolism. *American Journal of Physiology*, 21, 787.
- Lofgreen, G.P. and Garrett, W.N. 1968.** A system for expressing the net energy requirements and feed values for growing and finishing beef cattle. *Journal of Animal Science*, 27, 793.
- Murphy, M.R. 1980.** Modelling analyses of rumen digestive function. PhD thesis, University of California, Davis.
- Neal, H.D. St. and Thornley, J.H.M. 1983.** The lactation curve in cattle: a mathematical model of the mammary gland. *Journal of Agricultural Sciences*, 101, 389.
- Oltjen, J.W., Bywater, A.C., Baldwin, R.L. and Garrett, W.N. 1986.** Development of a dynamic model of beef cattle growth and composition. *Journal of Animal Science* 62, 98.
- Smith, N.E. 1970.** Modelling studies of ruminant metabolism. PhD thesis, University of California, Davis.
- Taylor, St.C.S. 1980.** Genetic size-scaling rules in animal growth. *Animal Production*, 30, 161.
- Winchester, C.F. and Hedricks, W.A. 1953.** Energy requirements of beef calves for maintenance and growth. *USDA Technical Bulletin*. N° 1071.