

REVISION LITERATURA

Feruloilación en forrajes: impacto en nutrición de rumiantes y cómo prevenirlo¹*Vinicio Barquero², Sergio Cordero-Somoza³, Luis Villalobos⁴*

RESUMEN

La formación de la pared celular de las plantas involucra procesos complejos en donde los componentes que la forman varían conforme la planta se desarrolla. La estructura y composición de las paredes celulares en pastos limita la disponibilidad de los polisacáridos estructurales, principalmente como resultado de los compuestos fenólicos. El objetivo de esta revisión es proporcionar un mejor entendimiento de la síntesis de pared celular y los procesos de desarrollo y crecimiento en pastos. Se consultaron investigaciones científicas relacionadas con el proceso de feruloilación, específicamente sobre la modificación de la composición de la pared celular y su impacto en la nutrición de los rumiantes. Este proceso genera un cese en el crecimiento de la planta debido a la deposición de tejidos que forman la pared celular, lo cual reduce la degradabilidad del forraje y el contenido energético; esto da como resultado un pasto de menor digestibilidad. Estudios recientes han proporcionado estrategias culturales y genéticas para prevenir o controlar las afectaciones de la feruloilación. Mediante la modificación genética, se pueden inactivar genes involucrados en el proceso, de manera que los carbohidratos no se depositen en materiales estructurales y estén disponibles para los rumiantes. Debido a la poca investigación y los cambios que genera en las propiedades

¹ Este trabajo formó parte de la evaluación del curso "Producción y Utilización de Pastos" impartido en la Maestría en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales con énfasis en Nutrición Animal. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

² Universidad de Costa Rica, Facultad de Ciencias Agroalimentarias, Programa de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales. San José, Costa Rica. vinicio.barquero@ucr.ac.cr; autor para correspondencia (<https://orcid.org/0000-0003-0042-6178>).

³ Universidad de Costa Rica, Facultad de Ciencias Agroalimentarias, Programa de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales. San José, Costa Rica. sergio.corderosomoza@ucr.ac.cr (<https://orcid.org/0009-0005-7364-6798>).

⁴ Universidad de Costa Rica, Escuela de Zootecnia, Centro de Investigaciones en Nutrición Animal. San José, Costa Rica. luis.villalobosvillalobos@ucr.ac.cr (<https://orcid.org/0000-0001-5653-5678>).

Recibido: 26 junio 2023 Aceptado: 30 mayo 2024

Esta obra está bajo licencia internacional Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObrasDerivadas 4.0.



fisicoquímicas de la pared celular, su alcance en la producción de pasturas se considera limitado en este momento.

Palabras clave: lignina, carbohidratos, aprovechamiento, nutrientes, genética.

ABSTRACT

Feruloylation in forages: impact on ruminant nutrition and how to reduce it. Plant cell wall formation involves complex processes where the components vary as the plant develops. The availability of structural polysaccharides is limited by the cell walls' structure and composition in grasses, mainly due to phenolic compounds. This review aims to provide a better understanding of cell wall synthesis and the processes of development and growth in grasses. Scientific research on the feruloylation process was consulted, specifically concerning the modification of cell wall composition and its impact on ruminant nutrition. This process leads to a cessation of plant growth due to the deposition of tissues forming the cell wall, reducing forage degradability and energy content, resulting in less digestible grass. Recent studies have proposed cultural and genetic strategies to prevent or control the effects of feruloylation. It is possible to deactivate genes involved in the process through genetic modification, so carbohydrates do not deposit in structural materials and are available to ruminants. Due to limited research and the changes, it induces in the physicochemical properties of the cell wall, its scope in pasture production is considered limited at the moment.

Keywords: lignin, carbohydrates, utilization, nutrients, genetic.

INTRODUCCIÓN

La célula vegetal posee una pared celular que está presente en la superficie de casi todas las células de la planta y se compone de forma dinámica y compleja por moléculas como: celulosa,

polisacáridos de matriz (pectina y hemicelulosa), proteínas (incluidas las estructurales y las enzimas), compuestos fenólicos (de O. Buanafina y Morris, 2022). La pared celular se divide en dos: una primaria, que es delgada, se desarrolla sobre la membrana citoplasmática y perdura durante el crecimiento de la célula; una secundaria, que se origina en el interior de la pared primaria y se desarrolla conforme avanza el estado de maduración de la célula entre el alargamiento celular y la senescencia mientras los contenidos de celulosa, lignina y hemicelulosa aumentan (Coomey et al., 2020; Chuncho et al., 2019).

La pared celular primaria no lignificada se coloca alrededor de las células jóvenes, permitiendo que esta se expanda y brinde flexibilidad y soporte estructural; mientras que la secundaria es más gruesa y se encuentra entre la membrana plasmática y la pared primaria, proporcionando fuerza y permitiendo el crecimiento erecto (Harris, 2006). La pared celular también es la primera barrera que encuentran los patógenos invasores, funcionando como un sistema de monitoreo al enfrentar factores estresantes abióticos y bióticos, por lo que es un componente clave de los sistemas de defensa y adaptación de las plantas (Wan et al., 2021).

En el caso de los pastos, la pared celular es la principal responsable de la variación en el consumo y la digestión de los alimentos por parte de los rumiantes (Cherney y Cherney, 2005; Decruyenaere et al., 2009). De manera general, es digerida de forma lenta e incompleta, ocupando espacio en el tracto gastrointestinal de los animales (Contreras et al., 2019). Debido a que los pastos son el componente básico de la dieta de los animales rumiantes, se planteó como objetivo indagar sobre el proceso de feruloilación en la pared celular y sus implicaciones en la nutrición para contribuir a una utilización más eficiente de la materia seca.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recopilación de información para la presente revisión bibliográfica fue realizada durante un periodo de tres meses, de septiembre a noviembre del año 2022. Los documentos incluidos

en la presente revisión fueron buscados y descargados, mayoritariamente, en bases de datos proporcionadas por el Sistema de Bibliotecas, Documentación e Información (SIBDI) de la Universidad de Costa Rica (UCR).

Para la búsqueda de los documentos se utilizaron las palabras *feruloylation*, *cell wall*, *ferulic acid*, *lignin* y *non-digestible*. La búsqueda se realizó con términos en inglés debido a la escasa información obtenida al utilizar los términos en español relacionados con feruloilación. Además, se accedió a artículos a través de la base de datos Elsevier. Los textos utilizados tienen un máximo de diez años de antigüedad en su mayoría. Los artículos de mayor antigüedad funcionan como punto de referencia del uso del término *feruloylation* en literatura científica.

Se encontró el término ferulización en español, pero este hace referencia a una técnica utilizada en el campo odontológico. En el campo agronómico no se encontró un término en español para referirse a *feruloylation*, por lo que se adaptó con el término "feruloilación", proveniente del compuesto feruloil polisacárido y la enzima feruloil enterasa. El término propuesto en esta revisión será un aporte funcional para futuras búsquedas hispanohablantes que deseen investigar sobre este proceso en los forrajes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Carbohidratos de las plantas

El proceso de fotosíntesis permite la biosíntesis de carbohidratos, entre los cuales la sacarosa y el almidón son productos finales esenciales para el crecimiento y el desarrollo (Wang et al., 2015). Estos carbohidratos, conocidos como solubles, son la fuente principal de energía para los rumiantes al consumir pasto, ya que los microorganismos del rumen los fermentan para obtener energía y generar ácidos grasos volátiles. Los carbohidratos insolubles o estructurales son polímeros como la celulosa y la hemicelulosa que conforman la pared celular y, en conjunto con la lignina, componen lo que comúnmente en nutrición se denomina fibra detergente

neutra (FDN) (Oba et al., 2015). Mediante hongos ruminales y bacterias celulolíticas, esta fracción es degradada lentamente, lo que genera ácidos grasos volátiles y compuestos microbianos que representan la principal fuente de energía para el animal (Rosales y Pinzón, 2005; Owens y Basalan, 2016).

Pared Celular

La pared celular constituye el componente fibroso cuya disponibilidad está limitada por su estructura y conformación, especialmente por compuestos fenólicos como las ligninas y los ácidos p-hidroxicinámicos (ácidos ferúlico y p-cumárico) (Zhang et al., 2019). La lignina, a pesar de no ser un carbohidrato, en las gramíneas tiende a ligarse con la celulosa y la hemicelulosa, limitando la acción microbiana en el rumen debido a sus características hidrofóbicas. Cuando la planta es sometida a estrés por altas temperaturas, utiliza un mecanismo estructural para protegerse mediante cambios en su composición, incrementando su pared celular. De esta manera, se reduce la digestibilidad y el aprovechamiento del forraje (Garay et al., 2022).

A pesar de ser una estructura primordial en las plantas, el desarrollo de la pared celular limita el acceso a los nutrientes disueltos en el contenido celular (de Souza et al., 2018). En la nutrición de rumiantes, la fibra es requerida para el correcto desempeño productivo y el aprovechamiento de los nutrientes (Messana et al., 2016; Wang et al., 2020; Rastall et al., 2022). El grado de lignificación de una pastura limita su valor nutricional (Ralph et al., 1995; Marita et al., 2003; Barrière et al., 2008), de manera que existe una relación inversa entre la pared celular y la digestibilidad de los nutrientes contenidos (Cruz-Calvo y Sánchez-González, 2000; Barbehenn et al., 2004).

¿Qué es la feruloilación?

La feruloilación es el proceso por el cual los carbohidratos pasan a formar parte de la pared celular de la planta, como es el caso de los xilanos y arabinoxilanos. Al ser parte de la pared celular, los carbohidratos se encuentran esterificados y, por ende, su solubilidad y digestibilidad son bajas (Tamayo-Cabezas y Karboune, 2020; Oliveira et al., 2020a; Spadoni et al., 2021;

Munekata et al., 2022). Al generarse un aumento en la pared celular, se produce una reducción en la tasa de crecimiento del forraje debido a que este inicia su lignificación, con lo cual se reduce el aprovechamiento de los nutrientes por parte de los rumiantes (de O. Buanafina et al., 2020; Oliveira et al., 2020a; Munekata et al., 2022). Mediante la feruloilación, los carbohidratos se convierten en una fuente fibrosa de lenta degradación o no digestible por el animal, en lugar de ser una fuente energética (Rastall et al., 2022).

Mecanismo de feruloilación en las plantas

El desarrollo de la pared celular de las plantas es un proceso integrado donde varios componentes se depositan sucesivamente, con los ésteres ferúlicos sirviendo como sitios de origen para la lignificación en pastos (Ralph et al., 1995). La accesibilidad de los polisacáridos de la pared celular estructural se ve limitada por la estructura y composición de la misma, especialmente por los compuestos fenólicos como las ligninas y los ácidos p-hidroxicinámicos, siendo el ácido ferúlico y el p-cumárico los de mayor relevancia (Zhang et al., 2019).

El proceso de feruloilación en las gramíneas ocurre cuando el ácido ferúlico se une a la pared celular por medio de enlaces éster en la posición O-5 de la arabinosa de la cadena lateral del arabinoxilano, el cual es un tipo de hemicelulosa que se encuentra en la pared celular primaria y secundaria de las plantas (de O. Buanafina y Morris, 2022). El ácido ferúlico también se puede unir mediante enlaces éster a la lignina a través de sus grupos hidroxilo, unidos covalentemente a los monómeros y oligómeros de la lignina, fijándola a la pared celular y dando como resultado el enlace de la lignina a la red de xilano/celulosa a través de complejos de polisacárido-ferulato-lignina (Williamson et al., 1998; Jacquet et al., 1995).

Fundamento de la feruloilación de las plantas

La feruloilación de la pared celular y el acoplamiento oxidativo del ferulato en diferentes procesos vegetales tienen impactos significativos en la adhesión de las células, el ensamblaje de la pared, la elongación del entrenudo, la fuerza de la pared celular, la resistencia de la planta

a patógenos y herbívoros, y la degradabilidad de la pared celular (de O. Buanafina y Morris, 2022). Dicho proceso influye así en la protección de las plantas contra plagas y patógenos (Waldron y Brett, 2007).

El proceso de feruloilación de la pared celular puede afectar su expansión y el crecimiento de las plantas, siendo esencial para el crecimiento de las células al proporcionar resistencia mecánica para soportar la presión ejercida sobre esta (Harris y Hartley, 1980; Fry et al., 2000). El control en la tasa de extensión de la pared y en la tasa de crecimiento se da debido a la alteración en las propiedades fisicoquímicas de los bloques de construcción de la pared celular mediante el entrecruzamiento entre la lignina y los polisacáridos a través del ácido ferúlico (MacAdam y Grabber, 2002).

El aumento de la disponibilidad de los nutrientes por medio del incremento en la digestibilidad de los materiales forrajeros es un objetivo común del manejo de pasturas (García et al., 2008). La feruloilación se ha estado estudiando para entenderla, producirla, alterarla y reducir el desperdicio de material fibroso. Si hay una mayor abundancia de recursos, el animal será más eficiente en su conversión alimenticia y reducirá el consumo de materia seca porque saciará sus requerimientos nutricionales con una menor cantidad de material (Decruyenaere et al., 2009). Un mayor aporte de nutrientes, a su vez, permitirá brindarle al animal mejores condiciones para que demuestre su fenotipo como productor de leche, carne o el resultado final de interés. Los alimentos, cuya concentración de nutrientes sea mayor, pueden reducir los costos de producción, lo que podría mejorar las utilidades en la empresa (Tozer et al., 2003).

Efecto de la feruloilación sobre la calidad del forraje

Conforme los forrajes se desarrollan, su contenido nutricional disminuye debido al aumento en el contenido de fibra (de O. Buanafina y Morris, 2022). Por ello, es necesario conocer la edad de cosecha adecuada, ya que en las diferentes etapas del desarrollo se dan procesos en los cuales la feruloilación interviene en mayor o menor medida (Cardona-Iglesias et al., 2020) (Figura 1).

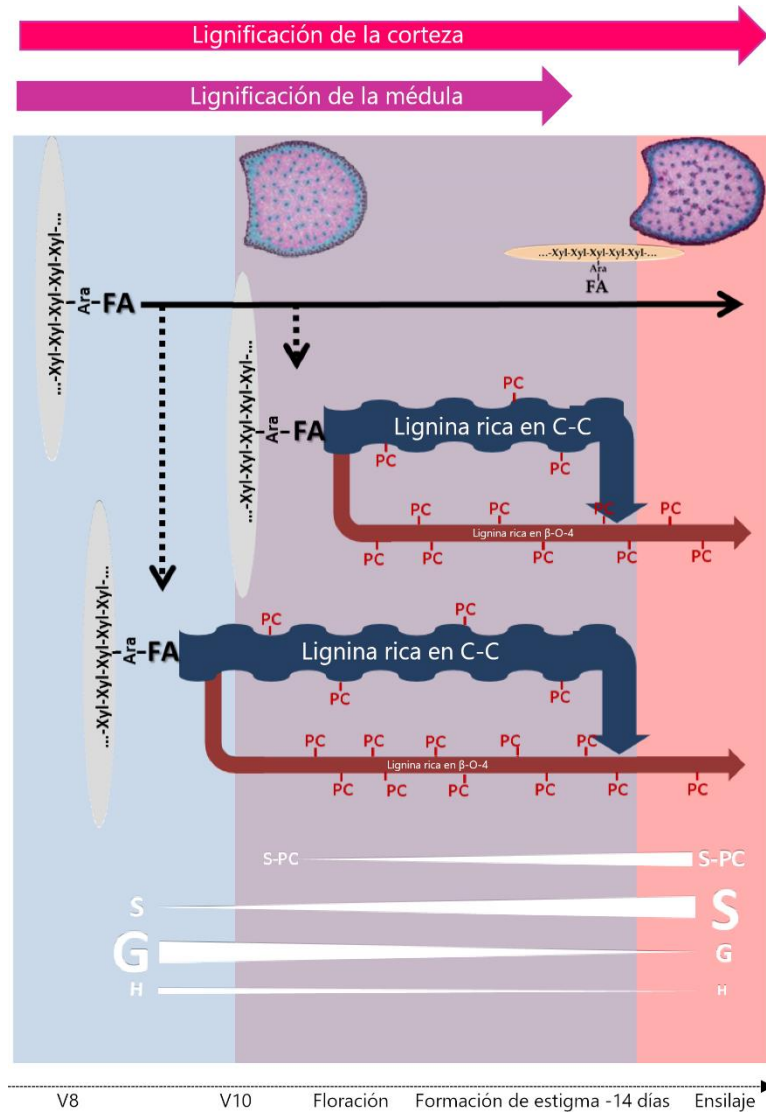


Figura 1. Ilustración esquemática de la evolución espacio-temporal de las paredes celulares de los entrenudos en diversas etapas fenológicas en el maíz. Adaptado de Zhang et al. (2019).

*S: siringilo; G: guaiacilo; H: hidroxifenilo; PC: ácido p-cumárico.

Con respecto a la Figura 1, la sección azul representa la rápida deposición de las paredes celulares primarias, la parte morada indica la acelerada deposición de las paredes celulares secundarias lignificadas, y la rosada refleja el lento depósito de las paredes celulares secundarias en la región de la corteza del entrenudo del maíz en etapas avanzadas. La

lignificación ocurre tanto en la médula como en la corteza hasta la floración; después de este punto, solo se produce en la corteza. Durante este proceso, se establecen enlaces β -O-4 (beta-éter) entre las subunidades de lignina. Desde la floración hasta el ensilaje, se sintetizan pocas moléculas de lignina, pero estas son ricas en dichos enlaces β -O-4. Estas moléculas depositadas en etapas tardías predominan en la corteza. Por otro lado, la lignina rica en enlaces C-C tiene menos enlaces β -O-4. Las principales hemicelulosas del maíz son los arabinoxilanos, los cuales están unidos al ácido ferúlico. El ácido p-cumárico se une principalmente a las unidades de lignina siringilo (S), acumulándose en la corteza hasta el final de la lignificación, desde la floración hasta el ensilaje (Zhang et al., 2019).

Además, la feruloilación se considera otro factor con influencia sobre la calidad del forraje (de O. Buanafina y Morris, 2022), ya que conduce a una transformación de carbohidratos solubles a carbohidratos estructurales de baja disponibilidad (Rastall et al., 2022).

Cese en el crecimiento y reducción en degradabilidad de la pared celular

Uno de los objetivos al producir cualquier pastura es optimizar la producción de biomasa y el valor nutricional del forraje (Capacho-Mogollón et al., 2018; Núñez-Arroyo et al., 2022; Schaub et al., 2020; Sena et al., 2018; Shah et al., 2020). Con la feruloilación, el valor nutricional se ve afectado al reducirse el crecimiento debido al engrosamiento de la pared celular (Rautengarten et al., 2012; Myton y Fry, 1994; de O. Buanafina y Morris, 2022). El cese en el crecimiento genera una menor elongación del follaje de la planta (Munekata et al., 2022), lo cual es contraproducente en pasturas porque el órgano de interés es la hoja. La reducción en la tasa de crecimiento, además de afectar la biomasa producida, predetermina el valor nutricional (Mitchell et al., 2007; Rastall et al., 2022). Conforme se reduce el crecimiento vertical, el engrosamiento de las paredes se potencia (Zhang et al., 2019; de O. Buanafina et al., 2020) y cada vez un menor porcentaje de los carbohidratos puede ser aprovechados por el rumiante (Cherney y Cherney, 2005).

Por otro lado, los animales rumiantes poseen la capacidad de utilizar el contenido fibroso para

la producción de ácidos grasos volátiles (AGV) (Bedford et al., 2020; Wang et al., 2020; Yohe et al., 2019) por medio del microbioma que poseen en rumen e intestino delgado (Mizrahi et al., 2021; Welch et al., 2020; Li et al., 2021; Rastall et al., 2022). El grado de feruloilación del contenido fibroso limita el aprovechamiento de los nutrientes (Rastall et al., 2022) al disminuir la solubilidad de los carbohidratos (de O. Buanafina y Morris, 2022).

Reducción en la disponibilidad energética

Los carbohidratos son la principal fuente energética para el rumiante; por lo cual, entre mayor sea el grado de aprovechamiento en su tracto gastrointestinal, mejor se considera el valor nutricional de una pastura (Rastall et al., 2022). Los forrajes con contenido fibroso alto se comportarán como una fuente de llenado físico y no aportarán lo necesario para maximizar la producción en cada sistema (Allen, 1996; Jung y Allen, 1995). Las pasturas son la fuente nutricional de más bajo costo (Shalloo et al., 2018; Tozer et al., 2003; Villalobos-Villalobos et al., 2013) en la medida en que su aporte nutricional sea óptimo para obtener beneficios a nivel productivo. Además, las que tienen un grado de feruloilación elevado no cumplen el objetivo principal, pues el costo por kilogramo de nutriente aprovechable será mayor y se incurrirá en bajas en la productividad animal.

Métodos de control

Para contrarrestar los efectos negativos causados por la feruloilación, se pueden tomar medidas preventivas que influyen sobre el grado de afectación de la misma (de O. Buanafina y Morris, 2022), esto mediante control cultural. Incluso, esta puede ser controlada genéticamente al incorporar biotecnologías de mejoramiento (de Souza et al., 2018; Mitchell et al., 2007), como supresión genética (de O. Buanafina y Morris, 2022) o selección por mutaciones (Barrière et al., 2004).

Control cultural

Para realizar una modulación de la pared celular de las plantas por medio de influencia directa

sobre la feruloilación, se puede realizar una alteración en las condiciones brindadas a la planta. En el cultivo de maíz se ha demostrado que, al aumentar la salinidad (NaCl) en el tejido, actúa como un agente modulador del ambiente de la planta por medio de estrés abiótico. De esta manera se provoca una supresión de expresión genética y el fenotipo resultante presenta menor feruloilación (Oliveira et al., 2020b). Sin embargo, el silenciar la expresión genotípica no es permanente debido a que solamente se altera la planta en un momento determinado, por tanto, el genotipo puede expresarse en la descendencia (Avolio y Smith, 2013; Simeão et al., 2021).

Control genético

La mejor alternativa para la reducción de la feruloilación es por medio de técnicas genéticas. Existen alternativas: invasiva y rápida, que utiliza métodos de laboratorio para suprimir genes de expresión; y de largo plazo, que requiere selección y cruzamiento de plantas que expresen caracteres deseados (de O. Buanafina y Morris, 2022).

Este método se ha estado trabajando en múltiples cultivos desde tiempos antiguos para mejorar la producción y los forrajes no son la excepción (Casler y Jung, 1999). Para la feruloilación se puede utilizar selección divergente o mutaciones. Estas han brindado mejoras en la degradabilidad del material y con ello mayor producción (Jung et al., 2011; Barros-Rios et al., 2012; Jung y Phillips, 2010; Barrière et al., 2004).

En el control por laboratorio existen dos frentes: uno, que estudia enzimas que actúen sobre los tejidos para reducir la feruloilación (Oliveira et al., 2020b); otro, que actúa directamente sobre la genética para generar organismos con supresión de los genes responsables de este proceso (de O. Buanafina y Morris, 2022; de Souza et al., 2018). En el control enzimático de la feruloilación se utiliza la enzima feruloil enterasa, la cual es mayormente producida por bacterias (Oliveira et al., 2020a). Por medio de la activación de esta, se genera una separación del ácido ferúlico en su forma esterificada presente en la pared celular, por lo cual se denomina como deferuloilación (Tamayo-Cabezas y Karboune, 2020; Oliveira et al., 2020a; Spadoni et al., 2021).

En cuanto a la supresión genética, los genes encargados de la feruloilación deben ser primeramente identificados por medio de técnicas moleculares como los polimorfismos de un sólo nucleótido (*single nucleotide polymorphisms*, SNPs) (Wang et al., 2016; López-Malvar et al., 2019) o mapeo de loci de caracteres cuantitativos (*quantitative trait loci*, QLT) (Barrière et al., 2008; Courtial et al., 2014; Cogan et al., 2005; Mitchell et al., 2007). Posterior a su identificación, se requieren utilizar técnicas moleculares para la supresión, como lo es el método de ácido ribonucleico de interferencia (*interference ribonucleic acid*, RNAi). En los forrajes se ha encontrado que, para reducir la feruloilación, se deben silenciar los genes betaína aldehído deshidrogenasa (BAHD) y acetil-coenzima A transferasa (D'Auria, 2006; de O. Buanafina y Morris, 2022; de Souza et al., 2018). De Souza et al. (2018) abarcan este tema a profundidad en su estudio sobre supresión genética en plantas de la familia Poaceae.

Perspectivas futuras

Para reducir la feruloilación, se deben establecer protocolos de control genético que resulten en un producto que cuente con silenciamiento de genes y demuestre su potencial (Simeão et al., 2021; Cogan et al., 2005; Barrière et al., 2004; de Souza et al., 2018; Oliveira et al., 2020a; D'Auria, 2006; Barros-Rios et al., 2012). El control genético es un método muy costoso porque se debe realizar una identificación y genotipado completo, por lo cual continúa siendo una barrera para el avance de estos métodos (Simeão et al., 2021).

Sin embargo, debido a los avances con maíz, este podría utilizarse como modelo para extrapolarse a otras especies forrajeras y controlar las vías que conducen a la lignificación y feruloilación (Barrière et al., 2004). Ya sea por la identificación de los genes involucrados o por extrapolación, se puede llegar a un mejoramiento genético en programas cuyo método sea selección asistida por marcadores y, con esto, desarrollar nuevas estrategias para mejorar las pasturas (Cogan et al., 2005). El fin de estos métodos de supresión genética es, además de la disminución de la feruloilación, incrementar la digestibilidad de la biomasa (de Souza et al., 2018).

Actualmente, los sistemas de producción de rumiantes se han intensificado y se han vuelto cada vez más eficientes; inclusive niveles que serían impensables hace medio siglo. Por tanto, con el avance en estas tecnologías, la intensificación será mayor al aumentar el aprovechamiento de las materias primas.

CONSIDERACIONES FINALES

La evidencia científica denota la importancia de la feruloilación en las plantas. Esta aporta resistencia ante ataques de insectos o patógenos al generar una pared celular más resistente. Sin embargo, afecta de manera negativa el ámbito productivo en sistemas de alimentación basados en forrajes debido al incremento en los compuestos estructurales. Estos generan una reducción en el aprovechamiento de los carbohidratos y, a su vez, influyen en el consumo de materia seca en animales rumiantes.

Existen alternativas para controlar la feruloilación y la más favorable es el control genético. No obstante, se deben realizar estudios para alcanzar un mayor entendimiento de los procesos para poderla manipular y controlar. En pasturas, debido a sus características productivas, el control debe enfocarse en su aprovechamiento de manera que se logre mejorar la producción animal.

LITERATURA CITADA

- Allen, M. S. 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science*, 74 (12): 3063–3075. doi: 10.2527/1996.74123063X.
- Avolio, M. L. y M. D. Smith. 2013. Intra-specific responses of a dominant C4 grass to altered precipitation patterns. *Plant Ecology*, 214 (11): 1377–1389. doi: 10.1007/s11258-013-0258-y.
- Barbehenn, R. V., Z. Chen, D. N. Karowe y A. Spickard. 2004. C3 grasses have higher nutritional quality than C4 grasses under ambient and elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 10 (9): 1565–1575. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00833.x.

- Barrière, Y., J. Ralph, V. Méchin, S. Guillaumie, J. H. Grabber, O. Argillier, B. Chabbert y C. Lapiere. 2004. Genetic and molecular basis of grass cell wall biosynthesis and degradability. II. Lessons from brown-midrib mutants. *Comptes Rendus - Biologies*, 327 (9–10): 847–860. doi: 10.1016/j.crv.2004.05.010.
- Barrière, Y. y J. Thomas, D. Denoue. 2008. QTL mapping for lignin content, lignin monomeric composition, p-hydroxycinnamate content, and cell wall digestibility in the maize recombinant inbred line progeny F838 × F286. *Plant Science*, 175 (4): 585–595. doi: 10.1016/J.PLANTSCI.2008.06.009.
- Barros-Rios, J., R. A. Malvar, H. J. G. Jung, M. Bunzel y R. Santiago. 2012. Divergent selection for ester-linked diferulates in maize pith stalk tissues. Effects on cell wall composition and degradability. *Phytochemistry*, 83: 43–50. doi: 10.1016/j.phytochem.2012.07.026.
- Bedford, A. L. Beckett, L. Harthan, C. Wang, N. Jiang, H. Schramm, L. L. Guan, K. M. Daniels, M. D. Hanigan y R. R. White. 2020. Ruminant volatile fatty acid absorption is affected by elevated ambient temperature. *Scientific Reports*, 10 (1). doi: 10.1038/s41598-020-69915-x.
- Capacho-Mogollón, A. E., D. F. Flórez-Delgado y J.F. Hoyos-Patiño. 2018. Biomasa y calidad nutricional de cuatro variedades de alfalfa para introducir en Pamplona, Colombia. *Ciencia y Agricultura* 15 (1): 61–67. doi: 10.19053/01228420.v15.n1.2018.7757.
- Cardona-Iglesias, J. L., E. C. Rincon, L. D. Escobar-Pachajoa, C. Guatusmal-Gelpud, D. H. Meneses-Buitrago y L. M. Ríos-Peña. 2020. Effect of harvest age on the digestibility and energy fractioning of two forage shrubs in Colombia. *Pastos y Forrajes*, 43 (3): 239–246.
- Casler, M. D. y H. J. G. Jung. 1999. Selection and Evaluation of Smooth Bromegrass Clones with Divergent Lignin or Etherified Ferulic Acid Concentration. *Crop Science*, 39 (6): 1866–1873. doi: 10.2135/CROPSCI1999.3961866X.
- Cherney, D. J. R. y J. H. Cherney. 2005. Forage Yield and Quality of Temperate Perennial Grasses as Influenced by Stubble Height. *Forage & Grazinglands*, 3 (1): 1–8. doi: 10.1094/fg-2005-0215-01-rs.
- Chuncho, G., C. Chuncho y Z. Aguirre. 2019. Anatomía y morfología vegetal. Serie: Estudios de

- Biodiversidad 6. Universidad Nacional de Loja. pp. 134. Consultado 23 nov. 2022. Disponible en [https://unl.edu.ec/sites/default/files/archivo/2019-12/ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA VEGETAL.pdf](https://unl.edu.ec/sites/default/files/archivo/2019-12/ANATOMÍA_Y_MORFOLOGÍA_VEGETAL.pdf).
- Cogan, N. O. I., K. F. Smith, T. Yamada, M. G. Francki, A. C. Vecchies, E. S. Jones, G. C. Spangenberg y J. W. Forster. 2005. QTL analysis and comparative genomics of herbage quality traits in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110 (2): 364–380. doi: 10.1007/S00122-004-1848-9/FIGURES/4.
- Contreras, J. L. P., M. A. Z. Matos, C. Erika Felipe, A. G. F. Cordero y Y. R. Espinoza. 2019. Degradabilidad ruminal de forrajes y residuos de cosecha en bovinos Brown Swiss. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30 (3): 1117–1128. doi: 10.15381/rivep.v30i3.16601.
- Coomey, J. H., R. Sibout y S. P. Hazen. 2020. Grass secondary cell walls, *Brachypodium distachyon* as a model for discovery. *New Phytologist*, 227 (6): 1649-1667. doi: 10.1111/nph.16603.
- Courtial, A., V. Méchin, M. Reymond, J. Grima-Pettenati y Y. Barrière. 2014. Colocalizations between several QTLs for cell wall degradability and composition in the F288 × F271 early maize ril progeny raise the question of the nature of the possible underlying determinants and breeding targets for biofuel capacity. *Bioenergy Research*, 7 (1): 142–156. doi: 10.1007/S12155-013-9358-8/FIGURES/2.
- Cruz-Calvo, M. y J. Sánchez-González. 2000. La fibra en la alimentación del ganado lechero. *Nutrición Animal Tropical*, 6 (1): 39–74.
- D’Auria, J. C. 2006. Acyltransferases in plants: a good time to be BAHD. *Current Opinion in Plant Biology*, 9 (3): 331-340. doi: 10.1016/j.pbi.2006.03.016.
- Decruyenaere, V., A. Buldgen y D. Stilmant. 2009. Factors affecting intake by grazing ruminants and related quantification methods: a review. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 13 (4).
- de O. Buanafina, M. M., M. F. Buanafina, S. Dalton, P. Morris, M. Kowalski, M. K. Yadav y L. Capper. 2020. Probing the role of cell wall feruloylation during maize development by differential expression of an apoplast targeted fungal ferulic acid esterase. *PLoS ONE*,

- 15 (10): e0240369. doi: 10.1371/journal.pone.0240369.
- de O. Buanafina, M. M. y P. Morris. 2022. The Impact of Cell Wall Feruloylation on Plant Growth, Responses to Environmental Stress, Plant Pathogens and Cell Wall Degradability. *Agronomy*, 12 (8): 1847. doi: 10.3390/AGRONOMY12081847.
- Fry, S. C., S. C. Willis y A. E. J. Paterson. 2000. Intraprotoplasmic and wall-localised formation of arabinoxylan-bound diferulates and larger ferulate coupling-products in maize cell-suspension cultures. *Planta*, 211 (5): 679–692. doi: 10.1007/s004250000330.
- Garay, J. R., B. Estrada, J. C. Martínez, S. J. Cancino, H. P. Guevara, M. V. Acosta y E. G. Cienfuegos. 2022. Rendimiento y digestibilidad de forraje de cultivares de *Urochloa* spp. a tres edades de rebrote en épocas de lluvias y seca. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 13 (1): 297–310. doi: 10.22319/rmcp.v13i1.5265.
- García, S. C., W. J. Fulkerson y S. U. Brookes. 2008. Dry matter production, nutritive value and efficiency of nutrient utilization of a complementary forage rotation compared to a grass pasture system. *Grass and Forage Science*, 63 (3): 284–300. doi: 10.1111/j.1365-2494.2008.00636.x.
- Harris, P. J. 2006. Primary and secondary plant cell walls: A comparative overview. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 36 (1): 36-53.
- Harris, P. J. y R. D. Hartley. 1980. Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. *Biochemical Systematics and Ecology*, 8 (2): 153–160. doi: 10.1016/0305-1978(80)90008-3.
- Jacquet, G., B. Pollet, C. Lapierre, F. Mhamdi y C. Rolando. 1995. New Ether-Linked Ferulic Acid-Coniferyl Alcohol Dimers Identified in Grass Straws. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 43 (10): 2746–2751. doi: 10.1021/jf00058a037.
- Jung, H. G. y M. S. Allen. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science*, 73 (9): 2774–2790. doi: 10.2527/1995.7392774x.
- Jung, H. G., D. R. Mertens y R. L. Phillips. 2011. Effect of reduced ferulate-mediated lignin/arabinoxylan cross-linking in corn silage on feed intake, digestibility, and milk production. *Journal of Dairy Science*, 94 (10): 5124–5137. doi: 10.3168/jds.2011-4495.

- Jung, H. G. y R. L. Phillips. 2010. Putative seedling ferulate ester (sfe) maize mutant: Morphology, biomass yield, and stover cell wall composition and rumen degradability. *Crop Science*, 50 (1): 403–418. doi: 10.2135/cropsci2009.04.0191.
- Li, A., Y. Yang, S. Qin, S. Lv, T. Jin, K. Li, Z. Han y Y. Li. 2021. Microbiome analysis reveals gut microbiota alteration of early-weaned Yimeng black goats with the effect of milk replacer and age. *Microbial Cell Factories*, 20 (1). doi: 10.1186/s12934-021-01568-5.
- López-Malvar, A., A. Butrón, L. F. Samayoa, D. J. Figueroa-Garrido, R. A. Malvar y R. Santiago. 2019. Genome-wide association analysis for maize stem Cell Wall-bound Hydroxycinnamates. *BMC Plant Biology*, 19 (1): 1–12. doi: 10.1186/s12870-019-2135-x.
- MacAdam, J. W. y J. H. Grabber. 2002. Relationship of growth cessation with the formation of diferulate cross-links and p-coumaroylated lignins in tall fescue leaf blades. *Planta*, 215 (5): 785–793. doi: 10.1007/s00425-002-0812-7.
- Marita, J. M., W. Vermerris, J. Ralph y R. D. Hatfield. 2003. Variations in the cell wall composition of maize brown midrib mutants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51 (5): 1313–1321. doi: 10.1021/jf0260592.
- Messana, J. D., A. L. E. G. F. Carvalho, A. F. Ribeiro, G. Fiorentini, P. S. Castagnino, Y. T. Granja-Salcedo, A. V. Pires y T. T. Berchielli. 2016. Effects of different sources of forage in high-concentrate diets on fermentation parameters, ruminal biohydrogenation and microbiota in Nellore feedlot steers. *Journal of Agricultural Science*, 154 (5): 928–941. doi: 10.1017/S0021859616000204.
- Mitchell, R. A. C., P. Dupree y P. R. Shewry. 2007. A novel bioinformatics approach identifies candidate genes for the synthesis and feruloylation of arabinoxylan. *Plant Physiology*, 144 (1): 43–53. doi: 10.1104/pp.106.094995.
- Mizrahi, I., R. J. Wallace y S. Morais. 2021. The rumen microbiome: balancing food security and environmental impacts. *Nature Reviews Microbiology*, 19: 553–566 doi: 10.1038/s41579-021-00543-6.
- Munekata, N., T. Tsuyama, I. Kamei, Y. Kijidani y K. Takabe. 2022. Deposition patterns of feruloylarabinoxylan during cell wall formation in moso bamboo. *Planta*, 256 (3): 1–13. doi: 10.1007/S00425-022-03970-8.

- Myton, K. E. y S. C. Fry. 1994. Intraprotoplasmic feruloylation of arabinoxylans in *Festuca arundinacea* cell cultures. *Planta*, 193 (3): 326–330. doi: 10.1007/BF00201809.
- Núñez-Arroyo, J. M., J. P. Jiménez-Castro, C. M. Tobía-Rivero, L. M. Arias-Gamboa, E. Jiménez-Alfaro y J. E. Padilla-Fallas. 2022. Efecto de la edad de rebrote y época del año sobre la biomasa y calidad bromatológica en gramíneas utilizadas en tres zonas agroclimáticas de Costa Rica (I PARTE). *Nutrición Animal Tropical* 16(1):31–52. doi: 10.15517/nat.v16i1.50370.
- Oba, M., J. L. Mewis y Z. Zhining. 2015. Effects of ruminal doses of sucrose, lactose, and corn starch on ruminal fermentation and expression of genes in ruminal epithelial cells. *Journal of Dairy Science*, 98 (1): 586–594. doi: 10.3168/jds.2014-8697.
- Oliveira, D. M., T. R. Mota, F. V. Salatta, R. C. Sinzker, R. Končítíková, D. Kopečný, R. Simister, M. Silva, G. Goeminne, K. Morreel, J. Rencoret, A. Gutiérrez, T. Tryfona, R. Marchiosi, P. Dupree, J. C. del Río, W. Boerjan, S. J. McQueen-Mason, L. D. Gomez, O. Ferrarese-Filho y W. D. dos Santos. 2020a. Cell wall remodeling under salt stress: Insights into changes in polysaccharides, feruloylation, lignification, and phenolic metabolism in maize. *Plant, Cell and Environment*, 43 (9): 2172–2191. doi: 10.1111/pce.13805.
- Oliveira, D. M., T. R. Mota, F. V. Salatta, G. H. G. de Almeida, V. G. A. Olher, M. A. S. Oliveira, R. Marchiosi, O. Ferrarese-Filho y W. D. dos Santos. 2020b. Feruloyl esterase activity and its role in regulating the feruloylation of maize cell walls. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156: 49–54. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.08.046.
- Owens, F. N. y M. Basalan. 2016. Ruminal fermentation. En: Millen, D., M. Beni Arrigoni, R. Lauritano Pacheco, editores. *Rumenology*. Springer Cham. p. 63-102. doi: 10.1007/978-3-319-30533-2_3.
- Ralph, J., J. H. Grabber y R. D. Hatfield. 1995. Lignin-ferulate cross-links in grasses: active incorporation of ferulate polysaccharide esters into ryegrass lignins. *Carbohydrate Research*, 275 (1): 167–178. doi: 10.1016/0008-6215(95)00237-N.
- Rastall, R. A., M. Diez-Municio, S. D. Forssten, B. Hamaker, A. Meynier, F. J. Moreno, F. Respondek, B. Stah, K. Venema y M. Wiese. 2022. Structure and function of non-

- digestible carbohydrates in the gut microbiome. *Beneficial Microbes*, 13 (2): 95–168. doi: 10.3920/bm2021.0090.
- Rautengarten, C., B. Ebert, M. Ouellet, M. Nafisi, E. E. K. Baidoo, P. Benke, M. Stranne, A. Mukhopadhyay, J. D. Keasling, Y. Sakuragi y H. V. Scheller. 2012. Arabidopsis Deficient in Cutin Ferulate encodes a transferase required for feruloylation of ω -hydroxy fatty acids in cutin polyester. *Plant Physiology*, 158 (2): 654–665. doi: 10.1104/pp.111.187187.
- Rosales, R. B. y S. S. Pinzón. 2005. Limitaciones físicas y químicas de la digestibilidad de pastos tropicales y estrategias para aumentarla. *Ciencia & Tecnología Agropecuaria*, 6 (1): 69–82. doi: 10.21930/rcta.vol6_num1_art:39.
- Schaub, S., R. Finger, F. Leiber, S. Probst, M. Kreuzer, A. Weigelt, N. Buchmann y M. Scherer-Lorenzen. 2020. Plant diversity effects on forage quality, yield and revenues of semi-natural grasslands. *Nature Communications* 11 (1): 1–11. doi: 10.1038/s41467-020-14541-4.
- Sena, K. L., B. Goff, D. Davis y S. R. Smith. 2018. Switchgrass Growth and Forage Quality Trends Provide Insight for Management. *Crop, Forage & Turfgrass Management* 4 (1) :1–8. doi: 10.2134/cftm2017.08.0053.
- Shah, S.S., L. Shi, Z. Li, G. Ren, B. Zhou y P. Qin. 2020. Yield, agronomic and forage quality traits of different quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) Genotypes in Northeast China. *Agronomy* 10 (12): 1908. doi: 10.3390/agronomy10121908.
- Shalloo, L., M. O. Donovan, L. Leso, J. Werner, E. Ruelle, A. Geoghegan, L. Delaby y N. O. Leary. 2018. Review: Grass-based dairy systems, data and precision technologies. *Animal*, 12 (s2): s262–s271. doi: 10.1017/S175173111800246X.
- Simeão, R. M., M. D. V. Resende, R. S. Alves, M. Pessoa-Filho, A. L. S. Azevedo, C. S. Jones, J. F. Pereira y J. C. Machado. 2021. Genomic Selection in Tropical Forage Grasses: Current Status and Future Applications. *Frontiers in Plant Science*, (12): 665195. doi: 10.3389/fpls.2021.665195.
- de Souza, W. R., P. K. Martins, J. Freeman, T. K. Pellny, L. V. Michaelson, B. L. Sampaio, F. Vinecky, A. P. Ribeiro, B. A. D. B. da Cunha, A. K. Kobayashi, P. A. de Oliveira, R. B. Campanha, T.,

- F. Pacheco, D. C. I. Martarello, R. Marchiosi, O. Ferrarese-Filho, W. D. dos Santos, R. Tramontina, F. M. Squina, D. C. Centeno, M. Gaspar, M. R. Braga, M. A. S. Tiné, J. Ralph, R. A. C. Mitchell y H. B. C. Molinari. 2018. Suppression of a single BAHD gene in *Setaria viridis* causes large, stable decreases in cell wall feruloylation and increases biomass digestibility. *New Phytologist*, 218 (1): 81–93. doi: 10.1111/nph.14970.
- Spadoni Andreani, E., M. Li, J. Ronholm y S. Karboune. 2021. Feruloylation of polysaccharides from cranberry and characterization of their prebiotic properties. *Food Bioscience*, 42: 101071. doi: 10.1016/j.fbio.2021.101071.
- Tamayo-Cabezas, J. y S. Karboune. 2020. Optimizing Immobilization and Stabilization of Feruloyl Esterase from *Humicola Insolens* and its Application for the Feruloylation of Oligosaccharides. *Process Biochemistry*, 98: 11–20. doi: 10.1016/j.procbio.2020.07.009.
- Tozer, P. R., F. Bargo y L. D. Muller. 2003. Economic analyses of feeding systems combining pasture and total mixed ration. *Journal of Dairy Science*, 86 (3): 808–818. doi: 10.3168/jds.S0022-0302(03)73663-7.
- Villalobos-Villalobos, L. A., J. Arce y R. WingChing-Jones. 2013. Producción de biomasa y costos de producción de pastos Estrella Africana (*Cynodon nlemfuensis*), Kikuyo (*Kikuyuocloa clandestina*) y Ryegrass Perenne (*Lolium perenne*) en lecherías de Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 37 (2): 91–103. doi: 10.15517/rac.v37i2.12765.
- Waldron, K. W. y C. T. Brett. 2007. The Role of Polymer Cross-Linking in Intercellular Adhesion. En: Roberts, J. A., Z. Gonzalez-Carranza, editores. *Anual Plant Reviews Volume 25: Plant Cell Separation and Adhesion*. Blackwell Publishing Ltd. p. 183–204. doi: 10.1002/9780470988824.ch9.
- Wan, J., M. He, Q. Hou, L. Zou, Y. Yang, Y. Wei y X. Chen. 2021. Cell wall associated immunity in plants. *Stress Biology*, 1 (1): 1–15. doi: 10.1007/s44154-021-00003-4.
- Wang, B., M. Ma, H. Lu, Q. Meng, G. Li y X. Yang. 2015. Photosynthesis, sucrose metabolism, and starch accumulation in two NILs of winter wheat. *Photosynthesis Research*, 126 (2–3): 363–373. doi: 10.1007/s11120-015-0126-9.
- Wang, H., K. Li, X. Hu, Z. Liu, Y. Wu y C. Huang. 2016. Genome-wide association analysis of

- forage quality in maize mature stalk. *BMC Plant Biology*, 16 (1): 1–12. doi: 10.1186/s12870-016-0919-9 .
- Wang, L., G. Zhang, Y. Li y Y. Zhang. 2020. Effects of high forage/concentrate diet on volatile fatty acid production and the microorganisms involved in VFA production in cow rumen. *Animals*, 10 (2): 223. doi: 10.3390/ani10020223.
- Welch, C. B., J. M. Lourenco, D. B. Davis, T. R. Krause, M. N. Carmichael, M. J. Rothrock, T. D. Pringle y T. R. Callaway. 2020. The impact of feed efficiency selection on the ruminal, cecal, and fecal microbiomes of Angus steers from a commercial feedlot. *Journal of Animal Science*, 98 (7). doi: 10.1093/jas/skaa230.
- Williamson, G., P. A. Kroon y C. B. Faulds. 1998. Hairy plant polysaccharides: A close shave with microbial esterases. *s.l., Microbiology*, 144 (8): 2011–2023 doi: 10.1099/00221287-144-8-2011.
- Yohe, T. T., H. Schramm, R. R. White, M. D. Hanigan, C. L. M. Parsons, H. L. M. Tucker, B. D. Enger, N. R. Hardy y K. M. Daniels. 2019. Form of calf diet and the rumen. II: Impact on volatile fatty acid absorption. *Journal of Dairy Science*, 102 (9): 8502–8512. doi: 10.3168/jds.2019-16450.
- Zhang, Y., D. Legland, F. E. I. Hage, M. F. Devaux, F. Guillon, M. Reymond y V. Méchin. 2019. Changes in cell walls lignification, feruloylation and p-coumaroylation throughout maize internode development. *PLoS ONE*, 14 (7): e0219923. doi: 10.1371/journal.pone.0219923.