

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO

WAGNER PESSANHA TAMY

**MODELAGEM DA MASSA DE FIBRA NO RÚMEN: ASPECTOS RELACIONADOS
À CAPACIDADE DO ANIMAL EM RETER A CARGA FIBROSA DA DIGESTA**

CAMPOS DOS GOYTACAZES

2011

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do **CCTA / UENF** 016/2011

Tamy, Wagner Pessanha

Modelagem da massa de fibra no rúmen: aspectos relacionados à capacidade do animal em reter a carga fibrosa da digesta / Wagner Pessanha Tamy. – 2011.

72 f. : il.

Orientador: Ricardo Augusto Mendonça Vieira

Dissertação (Mestrado em Ciência) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ, 2011.

Inclui bibliografia.

1. Ruminante 2. Alometria 3. Fibra 4. Consumo 5. *Turnover* 6. Repleção ruminal I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II. Título.

CDD – 636.2085

WAGNER PESSANHA TAMY

**MODELAGEM DA MASSA DE FIBRA NO RÚMEN: ASPECTOS RELACIONADOS
À CAPACIDADE DO ANIMAL EM RETER A CARGA FIBROSA DA DIGESTA**

Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciência Animal, na área de concentração em Nutrição e Produção de Ruminantes

ORIENTADOR: RICARDO AUGUSTO MENDONÇA VIEIRA

CAMPOS DOS GOYTACAZES

2011

WAGNER PESSANHA TAMY

**MODELAGEM DA MASSA DE FIBRA NO RÚMEN: ASPECTOS RELACIONADOS
À CAPACIDADE DO ANIMAL EM RETER A CARGA FIBROSA DA DIGESTA**

Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciência Animal, na área de concentração em Nutrição e Produção de Ruminantes

Aprovada em 11 de Fevereiro de 2011.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Pedro Antônio Muniz Malafaia (D. Sc., Zootecnia) - UFRRJ

Prof. Aberto Magno Fernandes (D. Sc., Zootecnia) - UENF

Prof. Antônio Gesualdi Junior (D. Sc., Zootecnia) - UENF

Prof. Ricardo Augusto Mendonça Vieira (D. Sc., Zootecnia) - UENF
(Orientador)

Aos meus Familiares:

Minha esposa, Carla Helena Merlin Vasconcellos Tamy pelo companheirismo, pela paciência e pelo amor em todo este tempo que estamos juntos e meu filho João Miguel Vasconcellos Tamy, meu presente de Deus e alegria da minha vida, pois tudo o que faço é pensando em vocês; meus pais João Batista Fiat Tamy e Clenilma Souza Pessanha Tamy, meus incentivadores, meus direcionadores, meus maiores educadores, por sempre estarem presentes em todos os momentos da minha vida; e por fim, meu irmão Victor Pessanha Tamy, meu parceiro, meu amigo nas alegrias e nas tristezas.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, meu criador, porque Dele, por Ele e para Ele são todas as coisas;

À minha esposa, por toda paciência, amor e pelo filho maravilhoso que temos, e aos seus pais por todo apoio que nos foi dado;

Aos meus pais, que sempre me proporcionaram tudo para garantir que eu me tornasse a pessoa que sou;

Ao meu irmão, meu grande amigo e companheiro de todos os momentos;

Ao meu orientador e Professor Ricardo Augusto Mendonça Vieira, pela confiança que me foi imposta, pela orientação no curso, pelo comprometimento e parceria para o sucesso do trabalho como um todo e pelos valiosos ensinamentos;

Às minhas avós Zenilma e Tereza, e ao meu avô Cléber, exemplos de sabedoria, carinho e amor;

A toda a minha família, tios, tias, primos e primas, pelo gesto de carinho;

Aos amigos da equipe de trabalho, Matheus, Norberto, Raphael, Leonardo e Arthur pela alegria, as brincadeiras e descontração, tornando mais divertidos os momentos de trabalho pesado;

Aos meus amigos do curso de Pós-Graduação em Ciência Animal, Felipe, Elizabeth, Renata, Bernardo e a todos os outros e outras que me acompanharam nessa caminhada;

A CAPES pela concessão da Bolsa de Estudos;

A todos os professores do Laboratório de Zootecnia e Nutrição Animal, pelos ensinamentos que recebi;

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, pelas oportunidades que tem me concedido;

A todos os demais alunos de Zootecnia, da Graduação e Pós-Graduação;

E aqueles que não citei, e que me ajudaram direta e indiretamente, muito obrigado por tudo, pois sozinhos não somos nada.

“É muito melhor arriscar coisas grandiosas, alcançar triunfos em glória, mesmo expondo-se a derrota, do que formar fila com os pobres de espírito, que nem gozam muito, nem sofrem muito, porque vivem nessa penumbra cinzenta, que não conhecem vitória, nem derrota”.

Theodore Roosevelt

BIOGRAFIA

WAGNER PESSANHA TAMY, filho de João Batista Fiat Tamy e Clenilma Souza Pessanha Tamy, nasceu em 23 de dezembro de 1983, na cidade de Italva, Rio de Janeiro.

Em março de 2004 ingressou no curso de Zootecnia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, em Campos dos Goytacazes, graduando-se em Dezembro de 2008. Iniciou o curso de Mestrado em Ciência Animal no mês de março de 2009, sob orientação do Professor Ricardo Augusto Mendonça Vieira, e em fevereiro de 2011 submeteu-se à defesa de dissertação para obtenção do título de Mestre em Ciência Animal.

RESUMO

TAMY, Wagner Pessanha, M. Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Fevereiro de 2011; Modelagem da massa de fibra no rúmen: aspectos relacionados à capacidade do animal em reter a carga fibrosa da digesta; Professor Orientador: Ricardo Augusto Mendonça Vieira.

O conjunto de dados coletados de conteúdo ruminoreticular fresco, matéria seca, fibra e lignina, bem como, taxa de consumo de matéria seca, fibra e lignina e cinética de partículas, foi formado por medidas realizadas em bovinos, caprinos e ovinos. Os objetivos foram estimar parâmetros relacionados ao conteúdo dos componentes químicos no rúmen-retículo e parâmetros de taxa de passagem. Um modelo alométrico foi usado com peso corporal (W) como uma variável independente para estimar padrões de valores de referência para conteúdo ruminoreticular fresco, seco, de fibra e lignina. Estimativas de parâmetros de taxa de passagem foram obtidas por um apropriado modelo compartimental de perfis de excreção de marcadores nas fezes a partir de bovinos e ovinos. Considerando isto, outro modelo alométrico com W e taxa de consumo de fibra (F_{NDF}) como variável independente foi usado para escalonar o tempo médio de retenção ou *turnover* de partículas fibrosas no rúmen-retículo. Uma regressão robusta não-linear pelo procedimento de mínimos quadrados foi usada para ajustar o modelo. Na sequência, o melhor preditor linear não viciado (BLUP) foi construído para estabelecer uma relação empírica entre a ordem de dependência de tempo (N) no ajuste do modelo compartimental e o

escalonamento da taxa de consumo de fibra ($F_{NDF}^S = F_{NDF}/W$, $\text{g d}^{-1} \text{kg}^{-1}$). A qualidade do ajuste de todos os modelos usados e a verossimilhança das hipóteses sobre os valores de referência dos seus parâmetros foram avaliados pelo cômputo de critérios de informação. Taxas de consumo de matéria seca e fibra escalonaram isometricamente a W , e o mesmo efeito de escalonamento foi observado para os conteúdos de matéria seca e fibra no rúmen - retículo. O conteúdo ruminal fresco e de lignina escalonaram a $3/4$ de potência do W , considerando que a taxa de consumo de lignina escalonou a $W^{1.20}$. Portanto, o *turnover* de lignina é mais lento em caprinos e ovinos em relação aos bovinos porque é escalonado proporcionalmente para $W^{0.75-1.20} = W^{-0.45}$. O tempo médio de retenção, baseado na cinética de marcadores de partículas, relaciona-se alometricamente a F_{NDF} e W , e o escalonamento do *turnover* de partículas foi inversamente relacionado para F_{NDF}^S . Para ilustrar, o *turnover* de partículas fibrosas escala para $(F_{NDF}^S)^{-0.56}$ e $W^{0.08}$. Baseado no BLUP estimado para prever N como uma função de F_{NDF}^S , os seguintes critérios foram estabelecidos: para $F_{NDF}^S > 12$, $N = 1$; para $9.5 < F_{NDF}^S \leq 12$, $N = 2$; para $5.3 < F_{NDF}^S \leq 9.5$, $N = 3$; e para $F_{NDF}^S \leq 5.3$, $N = 4$. Por consequência, os parâmetros de taxa de passagem dos modelos compartimentais ajustados podem ser preditos como a seguir: $\lambda(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} N/28.8$; e $k(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} N/50.4$.

Palavras-chave: Ruminantes, Alometria, Fibra, Consumo, Turnover, Repleção ruminal.

ABSTRACT

TAMY, Wagner Pessanha, M. Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; February 2011; Modeling the pool size of fiber in the rumen: aspects related to the animal's ability to retain charge fibrous digesta; Adviser: Ricardo Augusto Mendonça Vieira.

Collated data on pool sizes of fresh, dry matter, fiber and lignin in the ruminoreticulum as well as dry matter, fiber, and lignin intake rates and particulate kinetics were formed up by cattle, goats and sheep measurements. The goals were estimating parameters related to the pool sizes of chemical components in the ruminoreticulum and passage rate parameters. An allometric model was used with body weight (W) as an independent variable to estimate standard reference values for fresh, dry, fiber and lignin ruminoreticular contents. Estimates of the passage rate parameters were obtained by fitting a compartmental model to marker excretion profiles in feces from cattle and sheep. In this regard, another allometric model with W and fiber intake rate (F_{NDF}) as independent variables was used to scale the mean retention time or turnover of fibrous particles in the ruminoreticulum. A robust reweighted nonlinear least squares procedure was used to fit the models. In sequence, a best linear unbiased predictable function was built to establish an empirical relationship between order of time dependency (N) in the fitted compartmental model and the scaled fiber intake rate ($F_{NDF}^S = F_{NDF}/W, \text{ g d}^{-1} \text{ kg}^{-1}$).

The quality of fit of all models used and likelihood of hypotheses about reference values of their parameters were assessed by computing information criteria. Intake rates of dry matter and fiber scaled isometrically to W , and the same scaling effect was observed for pool sizes of dry matter and fiber in the ruminoreticulum. The fresh and lignin contents in the organ scaled to $3/4$ power of W , whereas lignin intake rate scaled to $W^{1.20}$. Therefore, the lignin turnover is slower in goats and sheep than cattle because it scaled proportionally to $W^{0.75-1.20} = W^{-0.45}$. Mean retention times based on particulate marker kinetics related allometrically to F_{NDF}^S and W , and the scaled turnover of particles was inversely related to F_{NDF}^S . To illustrate, the turnover of fibrous particles scaled to $(F_{NDF}^S)^{-0.56}$ and $W^{0.08}$. Based on the estimated best linear unbiased functions to predict N as a function of F_{NDF}^S , the following criteria were arbitrarily established: for $F_{NDF}^S > 12$, $N = 1$; for $9.5 < F_{NDF}^S \leq 12$, $N = 2$; for $5.3 < F_{NDF}^S \leq 9.5$, $N = 3$; and for $F_{NDF}^S \leq 5.3$, $N = 4$. Thence, the passage rate parameters of the fitted compartmental models could be predicted as follows: $\lambda(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56}W^{-0.08} N/28.8$; and $k(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56}W^{-0.08} N/50.4$.

Keywords: Ruminants, Allometry, Fiber, Intake, Turnover, Rumen fill.

LISTA DE FIGURAS

- 1 Diagrama de fluxos que ilustra a compartimentalização da massa ruminal retida no rúmen e as forças que atuam para o seu ingresso e desaparecimento do órgão (Waldo et al. 1972; Allen & Mertens, 1988)..... 28
- 2 Representação esquemática dos processos que envolvem o *pool* heterogêneo no rúmen-retículo (Vieira et al., 2008)..... 29
- 3 Modelo da dinâmica ruminal das frações alimentares incluindo o momento de preparo e colonização do substrato (Allen & Mertens, 1988)..... 31

SUMÁRIO

1 - INTRODUÇÃO	14
2 - REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1 - Tipos de ruminantes	16
2.1.1 - Diferenças no trato digestório dos ruminantes	17
2.2 - Fibra	20
2.2.1 - Fibra bruta (FB)	21
2.2.2 - Fibra insolúvel em detergente ácido (FDA)	22
2.2.3 - Fibra insolúvel em detergente neutro (FDN)	22
2.2.4 - Lignina	23
2.2.5 - FDN efetiva e fisicamente efetiva	24
2.3 - Formulação de rações	25
2.4 - Aspectos relacionados à dinâmica da fibra no rúmen	26
2.4.1 - Modelagem alternativa para a dinâmica da matéria fibrosa no rúmen	28
2.4.2 - Escalonamento da digesta, do consumo e da taxa de passagem da fibra	31
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
CAPÍTULO 1	39

1 - INTRODUÇÃO

A criação de ruminantes segundo o paradigma do desenvolvimento sustentado exige adequado manejo nutricional efetuado a partir de sistemas nutricionais que precisam ser adaptados para as condições tropicais (Malafaia et al., 1999; Vieira et al., 2000c). Somente com o conhecimento quantitativo das necessidades nutricionais dos animais e do valor nutritivo das forragens, grãos e subprodutos agroindustriais empregados em sua alimentação, poderão ser formuladas rações que minimizem os custos com a alimentação, as perdas em nutrientes e resultem em maior eficiência para os sistemas de produção animal (Russell et al., 1992; Sniffen et al., 1992; AFRC, 1993; 1997; NRC, 1996; 2001).

Existem, basicamente, dois paradigmas acerca da retenção da fibra no rúmen-retículo. O primeiro, e aparentemente mais aceito pela comunidade científica, parte da modelagem da massa ruminal de fibra minimamente dividida em dois compartimentos: um representando a fração potencialmente digerível e o outro a fração indigerível da fibra consumida. Este paradigma apresenta falhas em seu poder preditivo (Huhtanen et al., 1995; Vieira et al., 2000; 2008), no entanto, é o modelo em uso dentro dos diferentes sistemas nutricionais (Jarrige, 1988; AFRC, 1993; 1997; NRC, 1996; 2001; Fox et al., 2003).

Pesquisadores da Texas A&M (W. C. Ellis e J. H. Matis) propuseram uma modelagem alternativa com base na hipótese de retenção da fibra de Robert E. Hungate. Esta modelagem foi construída sobre o fato de que os perfis de passagem de material fibroso não digerido são produzidos por dois compartimentos de

retenção dentro do rúmen-retículo e, após, obedecem a um fluxo laminar ao longo do restante do trato gastrointestinal até o primeiro aparecimento deste material nas fezes.

Esta interpretação cinética alternativa parece produzir previsões mais verossímeis sobre a dinâmica da fibra no rúmen e, também, de outras variáveis de interesse por ela afetadas: o consumo voluntário, o crescimento microbiano no rúmen, a absorção e utilização de nutrientes e a previsão do desempenho das funções zootécnicas dos animais. Todas estas variáveis impactam a sustentabilidade dos sistemas de produção de ruminantes, e sendo assim, de grande importância o seu estudo, para possibilitar diminuição dos custos de produção e evitar que animais ruminantes venham a ter problemas com relação à quantidade de fibra na dieta.

A dinâmica de passagem da massa de fibra no rúmen pode ser predita em alguns sistemas nutricionais, por técnicas de evacuação ruminal ou estimada diretamente com base na cinética de marcadores de partículas excretados nas fezes. As estimativas obtidas por estudos de marcadores proporcionam maior acurácia para interpretar os perfis de taxa de passagem e determinar o tamanho do *pool* de fibra no rúmen (Ellis et al., 1991, 1994, 2002). A estimativa da taxa de passagem, bem como as variáveis fornecidas por ela (N = ordem de dependência de tempo, λ = transferência de partículas do *raft* para o *pool* de partículas escapáveis e k = escape de partículas elegíveis do rúmen para o restante do TGI), e tendo em vista que algumas variáveis como a massa corporal e o consumo exercem influência em outras variáveis (por exemplo, conteúdo ruminal de fibra), permitiram o desenvolvimento de um modelo matemático que possibilita prever o tempo médio de retenção ruminal ou *turnover* e as variáveis N , λ e k , que por sua vez, descrevem a dinâmica da massa de fibra no rúmen. Estas variáveis são de extrema importância para calcular o conteúdo ruminal de fibra como demonstrado por Vieira et al. (2008).

O objetivo central do presente estudo, portanto, foi o desenvolvimento de modelos para prever o *turnover*, bem como, o consumo e conteúdo em componentes químicos da digesta no compartimento ruminoreticular, com base em suas relações com o consumo de fibra e a massa corporal para que possam ser usados como restrições em programas nutricionais de formulação de dietas para ruminantes domésticos.

2 - REVISÃO DE LITERATURA

2.1 - Tipos de ruminantes

Os ruminantes são animais que sofreram adaptações evolutivas ao longo do tempo que lhes permitiram o aproveitamento dos nutrientes contidos em plantas fibrosas. Estes animais não são capazes de produzir as enzimas necessárias para o processo de digestão da fibra, mas possuem compartimentos gastrintestinais de retenção da digesta, como o rúmen-retículo (*RR*) que permitem o desenvolvimento de bactérias, protozoários e fungos que realizam essa função.

Existem aproximadamente 150 espécies de ruminantes no mundo. Durante a evolução desses animais surgiu uma fascinante variedade de formas, o que culminou em uma impressionante amplitude de massa corporal na faixa entre 3–1200 kg, aproximadamente. Além disso, as espécies atuais da subordem *Ruminantia* conseguem viver em uma enorme variedade climática e geográfica (Hofmann, 1989). O clima, as pressões do habitat e as oportunidades ecológicas influenciaram notavelmente a diversidade dos ruminantes. Hofmann (1989), em revisão baseada em estudos detalhados de todas as partes do sistema digestivo dos ruminantes, trabalhou com 65 espécies em quatro continentes e classificou os ruminantes em três grupos distintos de acordo com o seu tipo de alimentação, que podem ser descritos como pastadores (bovinos, ovinos, búfalos, etc.), selecionadores (alce, girafa, dikdik, etc.) e intermediários (caprinos, gazela, antílope, etc.):

- Pastadores – somente 25% das espécies são classificadas como pastadoras que se adaptaram a forragens ricas em parede celular, que por seu turno contêm carboidratos estruturais (ex. celulose, hemicelulose e pectina), também denominados alimentos fibrosos;
- Seleccionadores – mais de 40% das espécies, são caracterizadas como seleccionadoras, consomem alimentos de alta qualidade, plantas com conteúdo celular solúvel e pouca fibra;
- Intermediários – em torno de 35% das espécies são oportunistas, pois misturam as dietas.

2.1.1 - Diferenças no trato digestório dos ruminantes

Pesquisas têm demonstrado que a ecologia da alimentação e a dieta são fatores adaptativos primários na evolução dos ruminantes, sendo o peso e o tamanho corporal, fatores secundários na adaptação a diferentes tipos de alimentos. Isto permite uma comparação entre todas as espécies de ruminantes, que variam de animais com 3 kg de peso vivo (ex: Dikdik), a animais com mais de 1000 kg de peso vivo (ex: Gauro) (Hofmann, 1989).

Devido aos diferentes tipos de alimentação adotados por cada grupo de ruminantes, são encontradas importantes diferenças no trato digestivo de acordo com o grupo em que eles se encontram. Podem-se encontrar tais diferenças nas glândulas salivares, rúmen, retículo, omaso, abomaso e intestinos.

As glândulas salivares são indicadores de seletividade e nichos de dieta, este órgão regrediu com o aumento da fibra na alimentação dos ruminantes, ou seja, a glândula salivar é mais desenvolvida nos animais dos grupos seleccionadores e intermediários do que nos pastadores (Hofmann, 1989). Kay (1987) encontrou resultados semelhantes ao examinar glândulas salivares parótidas de ruminantes. A maior produção de saliva com característica ainda mais serosa nos seleccionadores e intermediários é uma contra-adaptação às defesas químicas das plantas que produzem compostos fenólicos com a propriedade de se complexar as proteínas salivares (complexos tânico-protéicos) e torná-las insolúveis no *RR*, o que permite a ingestão de moderadas quantidades de tanino e sua neutralização pela saliva de algumas espécies. Alguns experimentos têm demonstrado que o complexo tanino-proteína é dissociado no meio ácido abomasal (Hofmann, 1989; Van Soest, 1994).

O rúmen-retículo é considerado uma câmara de fermentação por permitir o desenvolvimento de microrganismos simbióticos que degradam compostos fibrosos e liberam ácidos graxos voláteis que são absorvidos pelos animais ruminantes. O rúmen também apresenta diferentes características de acordo com o tipo de ruminante e o padrão de alimentação que ele adota. O rúmen é formado por uma forte camada muscular, com poderosos pilares, arcos e pregas que o subdividem. Nos ruminantes selecionadores esta musculatura é menos desenvolvida em relação aos pastadores, independente do tamanho do animal; dois exemplos disto são a girafa e o alce que são grandes ruminantes selecionadores, mas a musculatura do seu rúmen tem só a metade da espessura observada no búfalo. As papilas ruminais têm como principal função a absorção de ácidos graxos voláteis, e de acordo com o tipo de alimentação as papilas aumentam (plantas ricas em conteúdo celular), ou diminuem (plantas ricas em parede celular) em tamanho e quantidade. Em função do tipo de alimentação pobre em parede celular e rica em conteúdo celular, os ruminantes selecionadores possuem papilas ruminais maiores e mais desenvolvidas em relação aos intermediários e aos pastadores, pois estes tipos de alimentos ao serem fermentados pelos microrganismos do rúmen produzem maiores quantidades de propionato e butirato em relação aos alimentos ricos em parede celular. Estes ácidos graxos, por sua vez, induzem a formação de novas papilas ruminais. Outro fator importante seria a taxa de passagem destes alimentos que é mais rápida, o que induz o animal a um maior número de refeições por dia e gera maior produção de ácidos graxos voláteis e, conseqüentemente, maior desenvolvimento de papilas ruminais (Hofmann, 1989).

O retículo também possui suas diferenças de acordo com cada grupo de ruminantes e o seu tipo de alimentação. O retículo dos ruminantes selecionadores é maior em relação ao dos pastadores, este fato compensa a pequena parte dorsal do rúmen dos selecionadores, e tem função importante na motilidade da digesta. O omaso dos animais selecionadores é menor em relação ao dos animais pastadores. O omaso tem a função de último compartimento de retenção de partículas, que seleciona e direciona as partículas elegíveis ao escape para o abomaso, bem como, as que devem retornar para o rúmen a fim de ganharem as características necessárias para seguirem o fluxo normal da digesta no sentido retal, e também realiza a absorção de água e eletrólitos, função esta que o pequeno omaso dos selecionadores e intermediários não é capaz de realizar. Por este motivo em

particular, os animais selecionadores e intermediários possuem um longo cólon espiral que fornece tempo e superfície de absorção para água e eletrólitos (Hofmann, 1989).

A mucosa do abomaso é 100% maior nos animais selecionadores em relação aos pastadores e 50% maior em relação aos animais intermediários. A proporção de HCl produzido nas células parietais é de 20% do tamanho do tecido da mucosa, independente do tipo de alimentação que o animal consome, com isso os ruminantes selecionadores produzem HCl em maior quantidade, independente do tamanho corporal e do tipo de alimentação. O HCl exerce funções importantes no estômago dos ruminantes, como por exemplo: neutralizar em grande parte nutrientes solúveis transportados pela saliva alcalina; digerir os corpos microbianos; fornecer pH adequado para atividade da pepsina; dissolver cálcio e fósforo das plantas; quebrar o complexo tanino-proteína; e solubilizar a hemicelulose que escapa da fermentação ruminal (Hofmann, 1989).

Gordon & Illius (1994, 1996) e Robbins et al. (1995) examinaram os componentes da hipótese de Hofmann, e não encontraram apoio para as adaptações morfo-fisiológicas ao tipo de dieta nas classes de ruminantes, e sendo assim, atribuíram as diferenças na função digestiva à massa corporal ou às características alimentares. Como resultado, o consenso foi que a hipótese de Hofmann quanto à morfologia do trato digestivo e função das classes de ruminantes é insuficiente (Robbins et al., 1995.; Illius, 1997). Embora válido cientificamente, os estudos de Gordon e Illius (1994, 1996) e Robbins et al. (1995) não examinaram completamente componentes da hipótese de diversificação dos ruminantes e, portanto, não devem ser considerados para apoiar ou refutar a hipótese de Hofmann (Ditchkoff, 2000).

Os ruminantes selecionadores e intermediários ainda realizam fermentação no intestino grosso, estes possuem o ceco bem desenvolvido como câmara de fermentação distal, o que aumenta o tempo de retenção de partículas e melhora a digestão da fibra (Van Soest, 1994).

Os ruminantes, como um grupo bem definido de mamíferos herbívoros, apresentam estas diversas características evolutivas descritas acima, as quais foram adquiridas ao longo de milhões de anos, e proporcionam grandes vantagens em relação às espécies não ruminantes, e mostram muitos sinais de evolução ainda em curso.

2.2 - Fibra

A fibra representa a fração de carboidratos dos alimentos de digestão lenta ou indigestível e, dependendo de sua concentração e digestibilidade, impõe limitações ao consumo de matéria seca e energia (Mertens, 1987).

A fibra é constituída por carboidratos que são usados como fonte de energia pelos microrganismos do rúmen e tem sido empregada na caracterização de alimentos para estabelecer limites máximos de ingredientes nas rações (Van Soest, 1994). No entanto, os nutricionistas não chegaram a um consenso sobre uma definição de fibra, bem como sobre a concentração ideal de fibra para otimizar o consumo de energia pelos ruminantes domésticos. A fibra é essencial, pois os ácidos graxos voláteis produzidos a partir de sua degradação e fermentação no RR são as principais fontes de energia para o animal (Mertens, 2001).

As forragens são importantes fontes em nutrientes na nutrição de ruminantes. Além de proteína e energia, as forragens provêm fibra necessária às rações para promover a ruminação e saúde do animal. Na formulação de dietas para os ruminantes domésticos, a qualidade e a quantidade de forragem são importantes fatores a serem analisados para o atendimento às exigências nutricionais e de fibra desses animais (Mertens, 1997). Os componentes concentrados são usados para suplementar as contribuições nutricionais das forragens.

Os carboidratos são os principais constituintes das plantas forrageiras, correspondendo de 50 a 80% da MS forrageira e dos grãos cereais. As características nutritivas dos carboidratos das forrageiras dependem dos açúcares que os compõem, das ligações entre eles estabelecidas e de outros fatores de natureza físico-química. Assim, os carboidratos das plantas podem ser agrupados em duas grandes categorias conforme a sua uniformidade de digestibilidade no trato gastrointestinal, em fibrosos e não fibrosos (Mertens, 2000; Huhtanen et al., 2006).

Os carboidratos não estruturais (CNE) incluem os carboidratos encontrados no conteúdo celular, como glicose e frutose, e os carboidratos de reserva das plantas, como o amido, a sacarose e as frutanas. Os carboidratos estruturais (CE) incluem aqueles encontrados normalmente constituindo a parede celular, representados principalmente pela pectina, hemicelulose e celulose, que são os elementos mais importantes na determinação da qualidade nutritiva das forragens (Van Soest et al., 1991; Hall, 2003). A natureza e concentração dos carboidratos

estruturais da parede celular são os principais determinantes da qualidade dos alimentos volumosos, especialmente de forragens (Van Soest, 1994).

A classificação dos carboidratos em CF e CNF refere-se unicamente a função desempenhada nas plantas e não deve ser confundida com papel dos carboidratos na nutrição animal (Mertens, 1996). Os CF são encontrados na parede celular dos vegetais e fornecem o suporte físico necessário para crescimento das plantas. Os CNF estão localizados no conteúdo celular e são encontrados em maior concentração nas sementes, folhas e hastes e representam reservas de energia usadas para reprodução, crescimento e sobrevivência durante períodos de estresse (Mertens, 1992).

Embora muitas vezes usadas como sinônimos, os termos parede celular e fibra não representam frações idênticas dos carboidratos, tanto em definição quanto em composição. Em relação à composição de alimentos, fibra é um termo usado para estabelecer um conceito puramente nutricional (Nussio, et al. 2001). A fibra é definida por nutricionistas como a fração indigestível ou de lenta digestão do alimento que ocupa espaço no trato gastrointestinal. Assim a parede celular não pode ser considerada como uma medida acurada da fibra, pois contém pectina, que além de ser solúvel no líquido ruminal, possui digestibilidade alta e constante. Assim, os carboidratos estruturais recuperados no preparado fibroso podem ser denominados fibrosos e aqueles solúveis em solução detergente neutra podem ser denominados não fibrosos (Mertens, 1996).

2.2.1 - Fibra bruta (FB)

É isolada por ácidos e bases fortes. A extração ácida remove amidos, açúcares e parte da pectina e da hemicelulose dos alimentos. A extração básica retira proteínas, pectinas e hemicelulose remanescentes e parte da lignina (Mertens, 2001). A FB consiste principalmente de celulose adicionada de pequenas quantidades de lignina e hemicelulose. Atualmente quase inexistem novos trabalhos de pesquisa utilizando a FB, pois os métodos FDA e FDN desenvolvidos por Van Soest & Wine (1968) passaram a ter maior precisão e verossimilhança para serem utilizados em pesquisa na nutrição de ruminantes.

2.2.2 - Fibra insolúvel em detergente ácido (FDA)

A fração de fibra em detergente ácido (FDA) dos alimentos inclui celulose e lignina como componentes primários, além de quantidades variáveis de cinza e compostos nitrogenados. A concentração de nitrogênio insolúvel em detergente ácido (NIDA) é usada para determinar a disponibilidade de proteína em alimentos tostados. Taninos, se presentes, são uma possibilidade para aumentar a proteína insolúvel associada com a parede celular da planta. Outra é a reação de *Maillard* ou não enzimática causada pelo aquecimento e secagem. O nitrogênio nestas frações tem baixa disponibilidade biológica e tende a ser recuperado na FDA (Van Soest, 1994). A concentração de NIDA em forragens tem uma alta correlação negativa com a digestibilidade aparente da proteína.

2.2.3 - Fibra insolúvel em detergente neutro (FDN)

A fração de fibra em detergente neutro inclui celulose, hemicelulose e lignina como os componentes principais. Atualmente o método de FDN é o que melhor representa a fração do alimento de digestão lenta ou indigestível e que ocupa espaço no trato digestório dos animais. O método original de FDN descrito por Van Soest & Wine (1968) usa sulfito de sódio para remover proteínas contaminantes da FDN partindo ligações disulfídicas e dissolvendo muitas ligações de proteína (Mertens, 2001). Esse método passou por várias modificações desde sua publicação, sendo essa a principal causa de variação nos resultados de análise entre laboratórios. Foi demonstrado que o método original não remove adequadamente amido dos grãos e de silagem de grãos.

Van Soest et al. (1991) desenvolveram o método do resíduo de detergente neutro (RDN), o qual usa amilase estável a quente no procedimento para remover amido, porém, o sulfito de sódio foi removido do procedimento por causa de preocupações sobre a possível perda de lignina e compostos fenólicos. Embora o método de RDN resolva muitos problemas para mensurar a fibra em alimentos com amido, não eliminou todas as dificuldades necessárias para estabelecer FDN com acurácia (Mertens, 2001).

Undersander et al. (1993) (citados por Mertens, 2000) desenvolveram um método de FDN para medir fibra em todos os tipos de alimentos, chamado de FDN

amilase-tratada (aFDN). O método de aFDN usa amilase e sulfito de sódio para obter FDN com contaminação mínima de amido e proteínas. Se o objetivo é medir a fibra total com precisão em alimentos com contaminação mínima através de proteína digestível ou amido, o método de aFDN deve ser o preferido.

Infelizmente, os resultados de todos os três métodos (FDN, RDN, e aFDN) são geralmente chamados FDN, embora os resultados dos três métodos possam ser bastante diferentes. Então, é importante saber o que está sendo definido como FDN e entender que algumas das discrepâncias entre laboratórios e entre os resultados de FDN podem resultar de diferenças devido ao método utilizado (Mertens, 2001). Atualmente, o método de referência é o de quantificação da fibra por meio de tratamento em solução detergente contendo sulfito de sódio e adicionada durante o processo de digestão a amilase termoestável, sendo o resíduo final corrigido para as cinzas insolúveis e melhor denominado aFDN_{mo} ou matéria orgânica fibrosa tratada com amilase, o que vem do inglês aNDF_{om} de *amylase treated NDF organic matter* (Mertens, 2000; Udén et al., 2005).

2.2.4 - Lignina

A lignina é um polímero fenólico que se associa aos carboidratos estruturais celulose e hemicelulose durante o processo de formação da parede celular vegetal, o que altera significativamente a digestibilidade destes carboidratos das forragens (Van Soest & Wine, 1968).

Sua composição, estrutura e quantidade variam de acordo com o tecido, os órgãos, a origem botânica, a idade da planta e os fatores ambientais (Akin, 1989). A lignina presente em leguminosas, geralmente, é mais condensada e se encontra em maior quantidade, para um mesmo estágio de maturidade, do que as encontradas em gramíneas (Grenet & Besle, 1991)

O procedimento para determinação de lignina em detergente ácido (LDA) inclui ambos os métodos hidrolítico (ácido sulfúrico) e oxidativo (permanganato de potássio); a variante ácida sulfúrica de LDA é a mais popular. A lignina Klason é o resíduo remanescente depois de uma hidrólise por ácido sulfúrico em duas fases, que é comumente usada para determinar os componentes de açúcar neutro dos polissacarídeos da parede celular. A lignina Klason é melhor marcador para a digestibilidade que a Lignina obtida após oxidação por permanganato.

2.2.5 - FDN efetiva e fisicamente efetiva

Estes dois conceitos são relacionados, pois a efetividade da fibra na manutenção da percentagem de gordura do leite é diferente da efetividade da fibra em estimular a atividade de mastigação. A FDN efetiva (eFDN) está relacionada com a capacidade total de um alimento em diminuir a fibra de maneira que a percentagem de gordura no leite não se altere. A FDN fisicamente efetiva (feFDN) está relacionada com as propriedades físicas da fibra (principalmente o tamanho da partícula) que estimula a atividade de mastigação e estabelece uma estratificação bifásica dos conteúdos ruminais (uma camada flutuante de grandes partículas sobre a fase líquida contendo pequenas partículas dispersas). A feFDN vai sempre ser menor que a FDN, no entanto a eFDN pode ser menor ou maior que a concentração de FDN em um alimento (Mertens, 2000).

O feFDN fornece uma medida mais consistente da fibra efetiva do que a atividade mastigatória por estar em consonância com duas propriedades fundamentais dos alimentos: fibra e tamanho de partícula, e independência de fatores animais. O conceito de eFDN pode representar todas as características do alimento que ajudam a manter a síntese de gordura do leite (Mertens, 2000). Embora uma baixa percentagem de gordura de leite seja um indicador de dietas inadequadas, nem sempre a diminuição desta é causada pela dieta, o que sugere que a depressão na gordura do leite talvez não seja o melhor indicador de função ruminal ou de saúde animal. Assim, a eFDN pode ser um indicador menos sensível que feFDN da efetividade da fibra prevenindo depressão de consumo, acidose, laminite ou deslocamento de abomaso em vacas leiteiras (Hall, 2001).

Para Mertens (2001) uma redução no nível de fibra efetiva na dieta resulta em uma série de eventos que ocorrem em cascata: menor mastigação pelo animal, menor secreção de saliva (combinado com uma maior produção de ácidos graxos voláteis) resultam em decréscimo no pH ruminal, mudança nas populações microbianas, redução na relação acetato:propionato, depressão da gordura do leite e de nutrientes para engorda. Dos métodos de determinação de fibra a FDN é a melhor medida do conteúdo de fibra total de um alimento, servindo como base para determinar fibra efetiva.

2.3 - Formulação de rações

A formulação de rações para ruminantes, além de prover os nutrientes demandados para suportar um determinado nível de produção, é muito importante para o normal funcionamento do metabolismo animal e a manutenção de um ambiente ruminal adequado para o crescimento de microrganismos, por esta razão é necessário que um mínimo de fibra seja inserido na dieta destes animais visando manter sua saúde e produtividade.

Uma das principais características dos carboidratos, principalmente aquelas relacionadas aos carboidratos das forragens, é a efetividade em promover a atividade física motora do trato gastrointestinal. Os ruminantes retêm fibra no rúmen por um tempo adequado de digestão para cada classe animal, pois ingerem partículas grandes enquanto comem, e estas partículas grandes estimulam a atividade de ruminação (Leek, 1993), que por sua vez possibilita a ação dos microrganismos simbióticos, que utilizam os nutrientes contidos na fibra como substrato para o seu ciclo de vida e conseqüentemente mantêm a saúde ruminal.

Segundo Mertens (2000), com o advento de programas de formulação de rações ou dietas de custo mínimo, estimulou-se o interesse no desenvolvimento de um método quantitativo para assegurar que um mínimo de fibra de forragem seja estabelecido. Foi observado que quando concentrados são fontes de menor custo relativo de nutrientes que as forragens, a operação dos programas tende a resultar em rações que contêm níveis baixos ou praticamente nenhuma forragem, o que seria fatal à saúde e à produtividade de ruminantes em longo prazo. Nessas circunstâncias não há estímulo para o funcionamento normal do rúmen, ou, por exemplo, para manutenção da porcentagem de gordura do leite.

Balch (1971) (citado por Mertens, 2001) propôs que a atividade de mastigação por unidade de matéria seca consumida poderia ser uma medida biológica das propriedades físicas de um alimento, o que ele chamou de característica de fibrosidade. Sudweeks et al. (1981) padronizaram o procedimento medindo a atividade de mastigação e definindo um índice de valor de forragem (IVF) para uma variedade de alimentos (minutos de mastigação total por quilograma de MS consumida). Além disso, ele propôs que um mínimo de IVF de 30 minutos de mastigação/kg de MS consumida era necessário em rações de vacas leiteiras para manter a porcentagem de gordura do leite.

Considerando estas características, Sauvant, et al. (1990) definiram o índice de fibrosidade de um alimento como os minutos gastos na atividade de mastigação por kg de MS e avaliaram o seu potencial como uma ferramenta na formulação de rações de vacas leiteiras. Mertens (2000) observou que o índice de fibrosidade era altamente correlacionado com a concentração de fibra bruta nos alimentos e com o nível de ingestão de matéria seca. Deve-se considerar que a atividade mastigatória (soma do tempo de mastigação e de ruminação) é afetada pela raça, tamanho corporal, idade, ingestão de matéria seca, concentração de fibra e tamanho de partícula do alimento e possivelmente pelo método de medir a atividade mastigatória (monitoramento automatizado ou visual, tempo não monitorado durante a ordenha, etc.).

2.4 - Aspectos relacionados à dinâmica da fibra no rúmen

O consumo de matéria seca (CMS) é a variável mais importante a afetar o desempenho animal, uma vez que engloba a ingestão de todos os nutrientes e determina a resposta animal (Mertens, 1987; Van Soest, 1994). Se por algum motivo o CMS for muito baixo, ocorre uma redução na taxa de produção, fazendo as necessidades de manutenção compreenderem uma grande parte do consumo energético total; por outro lado, se o CMS for muito elevado e exceder às exigências do animal, haverá uma grande deposição de reservas no corpo; portanto, o objetivo da predição do consumo é o fornecimento de uma quantidade diária de alimento para os animais, de modo a atender às exigências nutricionais para um determinado nível de produção (Forbes, 1995).

A digestibilidade é dependente do espaço de tempo que o alimento permanece no trato digestivo para hidrólise e, conseqüentemente, tanto as taxas de degradação como as de passagem estão relacionadas com o consumo voluntário (Figura 1), termo comumente utilizado para designar o limite máximo do apetite. As variações no consumo resultam de uma interação complexa, a qual inclui a dieta (composição bromatológica e estruturas anatômicas), os microrganismos do rúmen (condições para um crescimento ótimo), o hospedeiro (idade, tamanho, sexo e estado fisiológico) (Mertens, 1987; Thiago e Gill, 1990; Mertens, 1994) e, ainda, os mecanismos psicogênicos que integram o hospedeiro ao meio (Mertens, 1987; 1994).

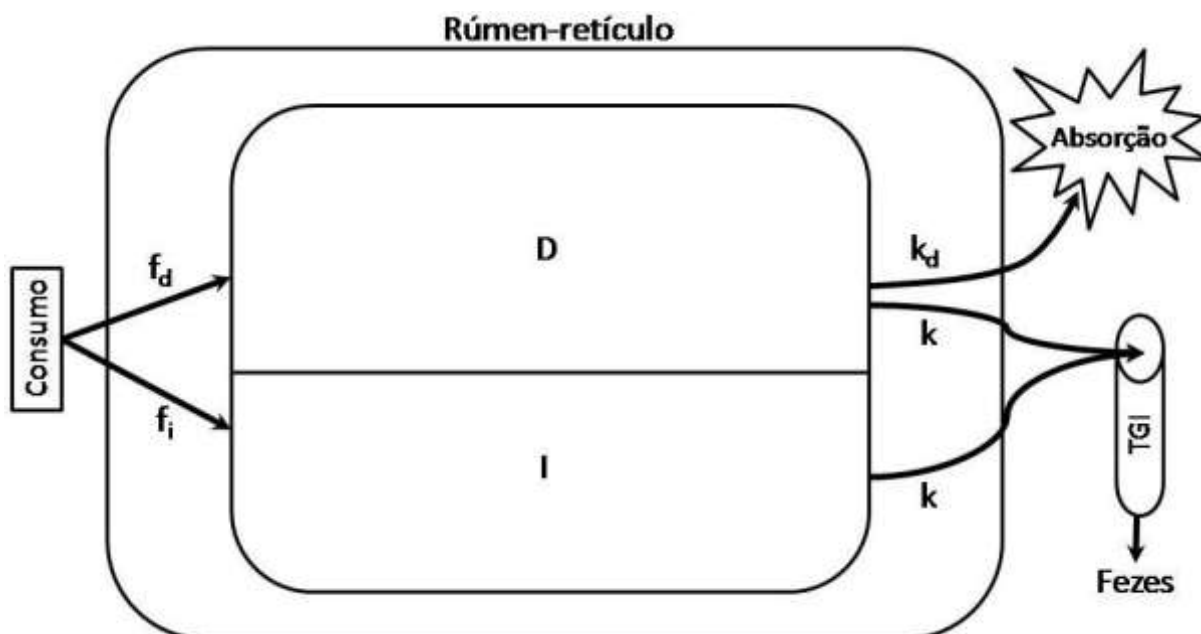


Figura 1: Diagrama de fluxos que ilustra a compartimentalização da massa ruminal retida no rúmen e as forças que atuam para o seu ingresso e desaparecimento do órgão (Waldo et al. 1972; Allen & Mertens, 1988). Detalhes no texto.

A Figura 1 é uma representação esquemática do modelo de *pool* único de fibra, onde, f_d e f_i correspondem às frações digeríveis e indigeríveis da fibra insolúvel consumida (consumo). O montante absorvido é diretamente proporcional à massa ruminal de fibra potencialmente digerível (D). O escape de matéria fibrosa do rúmen depende da quantidade total de fibra presente no rúmen, que equivale à soma das frações digerível (D) e indigerível (I). Ambos os compartimentos são alimentados pela taxa diária de entrada de matéria fibrosa no rúmen (*input*) ou taxa de consumo de fibra (Consumo, Figura 1). Os símbolos k_d e k também ilustrados na Figura 1 denotam as taxas específicas de degradação e escape e são expressas em unidades recíprocas do tempo (t^{-1}). Agregam em si, as forças que atuam sobre os montantes digeríveis e indigeríveis da massa ruminal de fibra. A pressuposição básica que alicerça a descrição do processo apresentado na Figura 1 é a que o mesmo obedece à *Lei de Ação das Massas*, o que o caracteriza como processo cinético de primeira ordem, no qual apenas a disponibilidade de substrato limita a reação.

2.4.1 - Modelagem alternativa para a dinâmica da matéria fibrosa no rúmen

Blaxter et al. (1956) foram os primeiros a sugerir que o perfil de excreção fecal do indicador poderia ser descrito matematicamente como a soma de dois componentes exponenciais e de um tempo de retardo ou de trânsito no processo de remoção das partículas alimentares remanescentes do processo digestivo no trato gastrointestinal (TGI). De acordo com esses autores, a retenção das partículas ocorreria principalmente no rúmen e no abomaso.

O fluxo de partículas é dependente também de atributos da digesta, e não apenas função da retenção em segmentos anatômicos do trato gastrointestinal (Hungate, 1966), visto que, por definição, um compartimento pode existir em qualquer segmento anatômico do TGI, desde que haja retenção e mistura das partículas recém-ingeridas com as já existentes. Baseando-se neste conceito, o autor sugeriu a existência de dois compartimentos no rúmen, sendo o primeiro um compartimento de ruminação com partículas grandes que não passam através do orifício retículo-omasal e, um segundo compartimento constituído por pequenas partículas dispersas na fase líquida, elegíveis para o escape do rúmen (Figura 2).

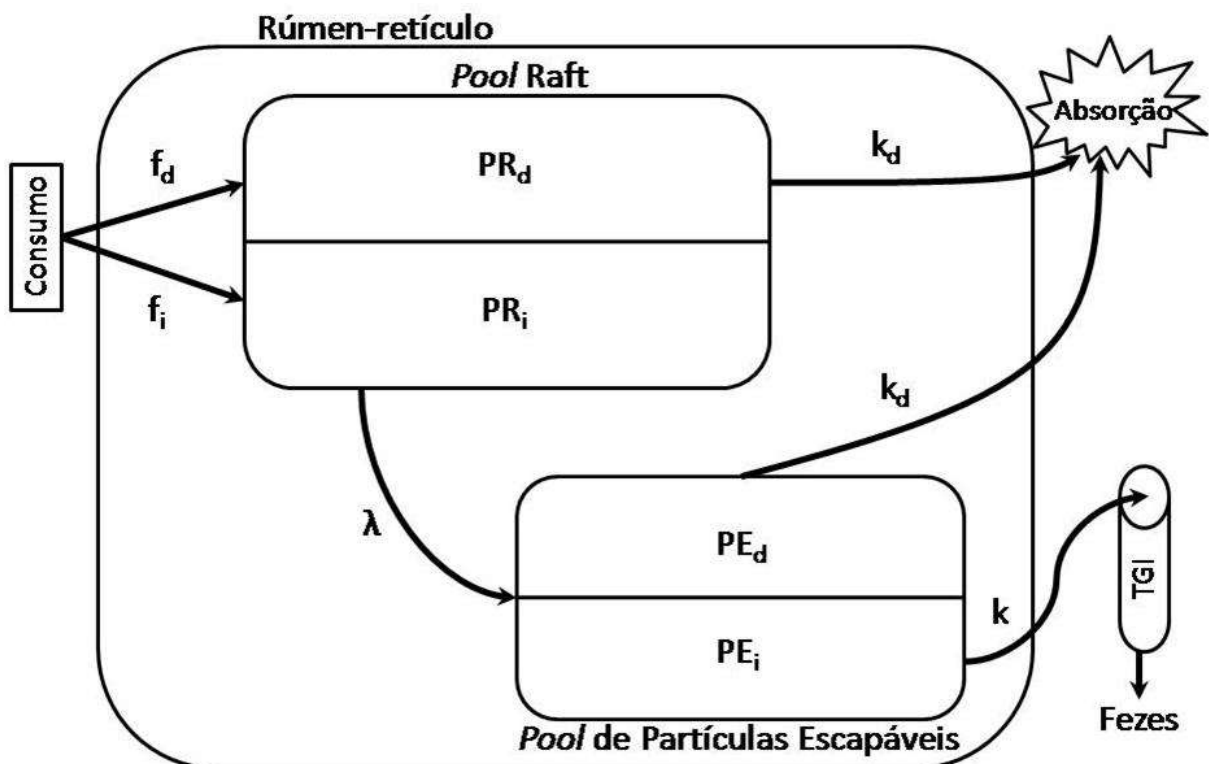


Figura 2: Representação esquemática dos processos que envolvem o *pool* heterogêneo no rúmen-retículo (Vieira et al., 2008). Detalhes no texto.

Na Figura 2 as partículas alimentares ingeridas durante a alimentação formarão o *raft* no rúmen, o qual é considerado um *pool* de partículas segregadas (PR , kg), que é formado por moléculas recém ingeridas e partículas de maior tamanho. Os processos digestivos sofridos pelo PR no RR vão gerar uma entidade digerível nas partículas do *raft* (PR_d , kg) e uma entidade indigerível do *raft* (PR_i , kg). Os processos de digestão foram cineticamente descritos pela taxa de digestão (k_d), suposta ser exponencialmente distribuída pelo tempo. As partículas do *pool* PR_i não conseguem escapar do rúmen, assim sendo, ocorre uma transferência progressiva de matéria do PR_i para o *pool* de partículas diluídas no fluido ruminal (PE , kg). As resultantes desses processos foram agregadas em uma taxa de transferência simples (λ) de partículas do PR para o PE , e assume-se que este processo obedeça a uma distribuição gama ao longo do tempo. Partículas do *pool* PE potencialmente digerível (PE_d) serão digeridas à taxa k_d , e a porção indigerível (PE_i) será eliminada como a taxa de escape (k), a qual supõe-se exponencialmente distribuída ao longo do tempo (Vieira et al., 2008).

Com base no conceito de que existem dois compartimentos no rúmen (Hungate, 1966) e de que as taxas de passagem (λ e k) estão associadas aos processos de passagem pelo rúmen-retículo, o tempo médio de retenção ruminal ($TMRR$) e a taxa de passagem pelo rúmen-retículo (k_p) para os modelos bicompartimentais GnG1 podem ser calculados conforme as expressões: $TMRR = N/\lambda + 1/k$ e $k_p = 1/TMRR$; em que N representa a ordem de dependência da função gama (Ellis et al., 1994). A consequência direta da aplicação deste paradigma teórico alternativo é a estimação verossímil da digestão da fibra e demais variáveis afetadas pela dinâmica ruminal da fibra nos ruminantes (Vieira et al., 2000c; Wylie et al., 2000; Lira et al., 2006; Vieira et al., 2008).

A fase sólida do rúmen constituída basicamente pelas partículas fibrosas observada em animais consumindo quantidades satisfatórias de fibra de forma a evitar disfunções ruminais (Van Soest et al., 1991), pode ser alternativamente descrita por meio de um sistema com base em cinética seqüencial para a transferência de massa entre compartimentos (k_a, k_d, λ e k), sendo acomodadas as etapas iniciais de preparo (k_a) das partículas alimentares recém ingeridas (P_d e P_i) para o processo de degradação, a retenção seletiva (λ) dentro do subcompartimento

ruminal de partículas recém ingeridas (PR_d e PR_i) prontas para a degradação (k_d) e o subcompartimento de pequenas partículas (PE_d e PE_i) elegíveis ao escape final (k) do rúmen-retículo (Figura 3). O *raft*, análogo ao da Figura 2, é formado pelo somatório dos compartimentos P_d , P_i , PR_d e PR_i (Figura 3).

Os processos descritos na Figura 3 são resultantes da competição entre os processos químicos (enzimas microbianas) e físicos (mastigação, ruminação e motilidade) da digestão no rúmen. Estas forças atuam para digerir, misturar e propelar a digesta, mas existem ações que fazem resistência a estas forças, como a menor densidade intrínseca das partículas recém-ingерidas e o aumento de sua capacidade de flutuação pela produção de gases decorrentes da fermentação de substratos potencialmente degradáveis, gases estes que ficam retidos no interior dos fragmentos alimentares, o que reduz, inicialmente, a densidade das partículas (Walz et al., 2004). Sua concepção por Allen & Mertens (1988) foi, em parte, devida ao conceito de estratificação da digesta ruminal proposto por Hungate (1966), e após constatações experimentais para bovinos, ovinos e caprinos (Wylie et al., 2000; Ellis et al. 2002; Walz et al., 2004), é necessário considerar este paradigma alternativo para a quantificação verossímil da dinâmica da matéria fibrosa no trato gastrointestinal dos ruminantes.

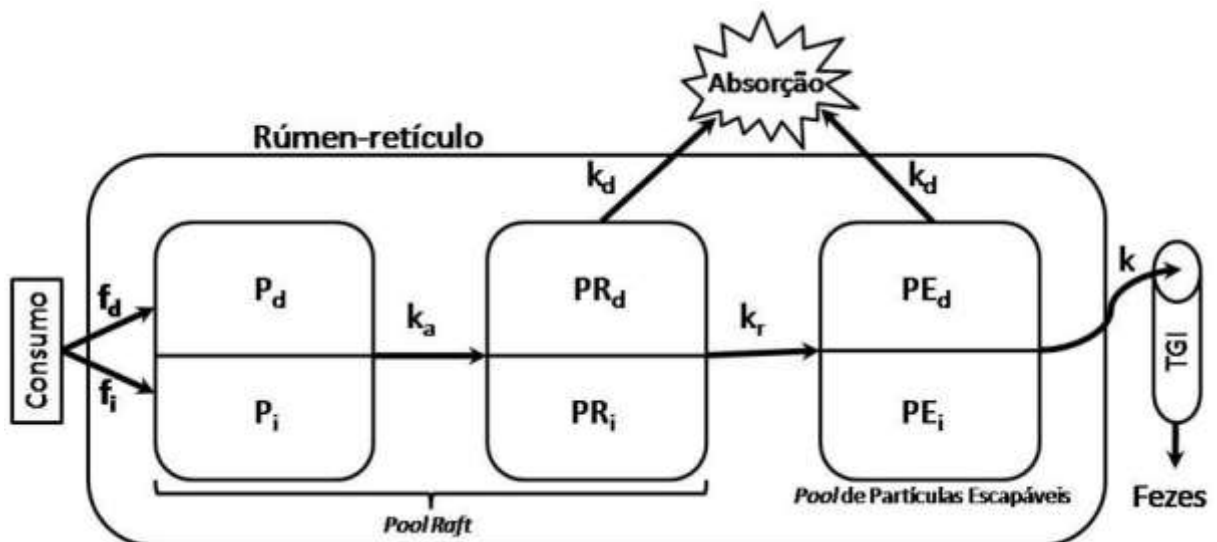


Figura 3: Modelo da dinâmica ruminal das frações alimentares incluindo o momento de preparo e colonização do substrato (Allen & Mertens, 1988). Detalhes no texto.

Alguns autores questionaram a utilização generalizada dos modelos simples de primeira ordem (conseqüência da adoção do paradigma da Figura 1) e sugeriram

alternativas para a descrição dos perfis de degradação dos nutrientes (Ellis et al., 1994; Dhanoa et al., 1995), particularmente quando estes apresentarem características que não atendam às pressuposições básicas para sua utilização. Estes modelos alternativos apresentam vantagens na interpretação da natureza não linear dos perfis de degradação e possibilitam estimativas verossímeis dos parâmetros relativos à degradação ruminal, particularmente de carboidratos fibrosos, tanto *in situ* como *in vitro* (Vieira et al., 1997ab; Vieira & Fernandes, 2006). A interpretação matemática dos perfis permite extrair informações quantitativas sobre a cinética ruminal da fibra, parte essencial ao processo de predição do valor nutritivo dos alimentos e do desempenho animal, o que torna a modelagem matemática importante ferramenta da pesquisa no campo da nutrição de ruminantes (Vieira & Fernandes, 2006).

2.4.2 - Escalonamento da digesta, do consumo e da taxa de passagem da fibra

Os dados utilizados em estudos de escalonamento devem ser adotados segundo alguns critérios descritos por Cannas et al. (2003): as dietas devem conter um mínimo de 20% de fibra insolúvel (FDN) oriunda de forragem (base da MS); animais em lactação devem estar produzindo leite no mínimo 20 dias, e animais em gestação não devem estar no terceiro trimestre de gravidez, para evitar a influência dos efeitos do final da gestação e parto no volume do rúmen; o consumo deve ter sido medido diretamente de preferência, para limitar variações metodológicas. Porém, o consumo poderá ser o estimado indiretamente se o experimento tiver sido conduzido em pastagem; o conteúdo do rúmen deve ter sido medido por completa evacuação do rúmen de animais fistulados ou após o abate; a alimentação e o conteúdo ruminal devem ter sido analisados quanto aos teores de matéria seca, proteína bruta, fibra, compostos solúveis em solução detergente neutra, lignina e fibra indigerível.

O escalonamento da taxa de passagem, permite realizar predições a cerca da dinâmica ruminal de fibra e fornece parâmetros de extrema importância para a realização de estimativas do *TMRR* e do conteúdo ruminal de fibra.

O estudo de escalonamento permite construir modelos matemáticos para prever o conteúdo máximo da digesta que pode ser acomodada no compartimento

ruminoreticular, bem como, explicar a dinâmica de passagem da massa de fibra no rúmen. O pressuposto básico é que podemos prever o máximo consumo animal, se ambos o tempo médio de retenção ruminal e conteúdo ruminoreticular forem conhecidos, e considerando condições de equilíbrio, de acordo com a função $F = Q/T$.

De acordo com Vieira et al. (2007), a estratégia de escalonamento das variáveis do consumo alimentar e conteúdo do *RR* em relação a *W* deve ser adotada para reduzir os efeitos de tamanho sobre os seus comportamentos permitindo desta maneira que comparações possam ser feitas independentes da massa ou tamanho animal.

As influências exercidas pela taxa de consumo de fibra e massa corporal permitem estimativas razoáveis de parâmetros de taxa de passagem e conteúdo ruminal, e apesar da necessidade de uma avaliação empírica das predições, estimativas derivadas de estudos de escalonamento são de extrema importância em programas de formulação de dietas na nutrição animal.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AFRC – AGRICULTURAL AND FOOD RESEARCH COUNCIL. Energy and Protein Requirements of Ruminants. CAB International, Walingford, 1993, 159p.

AFRC – AGRICULTURAL AND FOOD RESEARCH COUNCIL. The nutrition of goats. Nutrition Abstracts and Reviews (Series B), v.67, n.11, p.765-830, 1997.

Akaike, H. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Transactions on Automatic Control 19, 716-723, 1974.

Beaton, A. E.; Tukey, J. W. The fitting of power series, meaning polynomials, illustrated on bandspectroscopic data. Technometrics. v. 16(2), p. 147-185, 1974.

Burnham, K. P.; Anderson, D. R. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. Sociological Methods & Research 33, 261-304, 2004.

Cannas, A.; Van Soest, P. J.; Pell, A. N. Use of animal and dietary information to predict rumen turnover. Animal Feed Science Technologia. 106, 95–117, 2003.

- Dhanao, M.S.; Siddons, R.C.; France, J. et al. A multicompartimental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. *Brit. J. Nutr.*, v.53, n.3, p.663-671, 1985.
- Ditchkoff, S. S. "A decade since "diversification of ruminants": has our knowledge improved?" *Oecologia*. v. 125, p. 82-84, 2000.
- Ellis, W.C.; Matis, J.H.; Hill, T.H. et al. Methodology for estimating digestion and passage kinetics of forages. In: Fahey Jr., G.C. (Ed.) *Forage Quality, Evaluation and Utilization*. American Societies of Agronomy, Madison, 1994, p.682-756.
- Foose, T. J. Trophic strategies of ruminant versus nonruminant ungulates. PhD thesis, University of Chicago, Chicago, IL: 1-337, 1982.
- Fox, D. G.; Tylutki, T. P.; Tedeschi, L. O. et al. *Sistema de Carboidratos e Proteínas "Líquidos" para a Avaliação da Nutrição de Rebanhos e Excreção de Nutrientes: Documentação do Modelo CNCPS*. Juiz de Fora: EMBRAPA Gado de Leite, 202p, 2003.
- Gordon, I. J.; Illius A.W. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, v. 98, p.167–175, 1994.
- Gordon, I. J.; Illius A. W. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. *Journal Animal Ecology*, v. 65, p.18–28, 1996.
- Hall, M. B. Recent advanced in non-ndf carbohydrates for the nutrition of lactating cows, In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL EM BOVINOS DE LEITE, 2., 2001, Lavras. Anais... Lavras: UFLA FAEPE, 2001. p.139-148.
- Hofmann, R. R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, v.78. p. 443-457, 1989.

- Huhtanen, P.; Kukkonen, U. Comparison of methods, markers, sampling sites and models for estimating digesta passage kinetics in cattle fed at two levels of intake. *Anim. Feed Sci. Technol.* 52, 141–158, 1995.
- Illius, A. W.; Gordon, I. J. Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. *Journal of Agricultural Science*, v. 116, p. 145-157, 1991.
- Illius, A. W. Physiological adaptation by savanna ungulates. *Proc. Nutr. Soc.* v. 56, p. 1041-1048, 1987.
- Jarrige, R. Alimentation des Bovins, Ovins & Caprins. INRA: Paris, 1988, 471p.
- Kay, R. N. B. Weights of salivary glands in ruminant animals. *J Zool Lond* 211:431–436, 1987.
- Leek, B. F. Digestion in the ruminant stomach. In: Swenson, M.J., Reece, W.O. (Eds.), *Dukes' Physiology of Domestic Animals*, 11th ed. Cornell University Press, Ithaca, pp. 387–416, 1993.
- Lira, V.M.C.; Pereira, J.C.; Vieira, R.A.M.; Henrique, D.S.; Leonel, F.P. Avaliação de marcadores e modelos matemáticos para o estudo das cinéticas de trânsito e de degradação ruminal em novilhos mantidos em pastagem de capim braquiária. *Rev. Bras. Zoot.*, v.35, n.3, p.902-913, 2006.
- Malafaia, P. A. M.; Valadares Filho, S. C.; Vieira, R. A. M. Kinetic parameters of ruminal degradation estimated with a non-automated system to measure gas production. *Livest. Prod. Sci.*, v.58, p.65-73, 1999.
- Mertens, D. R. Nonstructural and structural carbohydrates. In: Van Horn, H. H.; Wilcox, C. J. (eds.). *Large dairy herd management*. Am. Dairy Sci. Assoc., Champaign, IL. p. 219-235, 1992.

- Mertens, D. R. Formulating dairy rations: using fiber and carbohydrate analyses to formulate dairy rations. In: Information conference with dairy and forage industries. 1996, Wisconsin: U. S. Dairy forage and research center, p. 81-92, 1996.
- Mertens, D. R. Physically effective NDF and its use in formulating dairy rations, 11th Florida Ruminant Nutrition Symposium, Gainesville, p. 142-160, 2000.
- Mertens, D. R. Physical effective NDF and its use in formulating dairy rations. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL EM BOVINOS DE LEITE, 2., 2001, Lavras. Anais... Lavras:UFLA FAEPE, 2001. p.25-36.
- NRC - National Research Council, 1996, Nutrients Requirements of Beef Cattle. Seventh Revised Ed., National Academy Press, EUA, 242pp.
- NRC – NATIONAL RESEARCH COUNCIL. *Nutrient Requirements of Dairy Cattle*. 7th Edition, National Academy Press, Washington, 2001, 381p.
- Nussio, L. G.; Campos, F. P.; Lima, M. L. M.; “Metabolismo de Carboidratos Estruturais”. In: Berchielli, T. T. et al. (eds.). *Nutrição de Ruminantes*. Jaboticabal, SP: Funep, p. 184, 2001.
- Robbins, C. T.; Spalinger D. E.; Hoven W. V. Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? *Oecologia* 103, p.208–213, 1995.
- Russell, J. B.; O'Connor, J. D.; Fox, D. G.; Van Soest, P. J.; Sniffen, C. J. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: I. Ruminal fermentation. *J. Anim. Sci.*, v.70, n.12, p.3551-3561, 1992.
- Sauvant, D.; Dulphy, J. P.; Michalet-Doreau, B. The concept of fibrosity index of ruminant feeds. *Int. Natl. Rech. Agron. Prod. Anim.* v.3, p. 309, 1990.

- Sniffen, C. J.; O'Connor, J. D.; Van Soest, P. J.; Fox, D. G.; Russell, J. B. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. *J. Anim. Sci.*, v., n.12, p.3562-3577, 1992.
- Tedeschi, L. O. Assessment of the adequacy of mathematical models. A Review. *Agr. Syst.*, v.89, p.225-247, 2006.
- Van Soest, P. J. Nutritional Ecology of the Ruminant. Comstock Publ. Assoc. Ithaca, 1994. 476 p.
- Van Soest, P. J.; Robertson, J. B.; Lewis, B. A Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber , and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science*, v.74, n.10 . p.3583-3597, 1991.
- Van Soest, P. J., France, J., Siddons, R. C. On the steadystate turnover of compartments in the ruminant gastrointestinal tract. *J. Theor. Biol.*, 159:135-145, 1992.
- Van Soest, P. J.; Wine, R. H. Determination of lignina and cellulose in acid detergent fiber with permanganate. *Journal of Association of Agricultural Chemistry*, Washington, v.51, p.780 85, 1968.
- Vieira, R.A.M.; Fernandes, A.M. A importância de estudos quantitativos associados à fibra para a nutrição e a alimentação de ruminantes. *Rev. Bras. Zoot.*, v.35, suplemento especial, p.258-290, 2006.
- Vieira, R.A.M.; Pereira, J.C.; Malafaia, P.A.M. et al. Application of non-linear models in the description of in situ degradation profiles of the elephant grass (*Pennisetum purpureum* Schum., Mineiro variety). *Anim. Feed Sci. Technol.*, v.66, p.197-210, 1997a.
- Vieira, R.A.M.; Pereira, J.C.; Malafaia, P.A.M. et al. The influence of the elephant-grass (*Pennisetum purpureum* Schum., Mineiro variety) growth on the nutrient kinetics in the rumen. *Anim. Feed Sci. Technol.*, v.67, p.151-161, 1997b.

- Vieira, R. A. M.; Pereira, J. C.; Malafaia, P. A. M. et al. Simulação da dinâmica de nutrientes no trato gastrintestinal: aplicação e validação de um modelo matemático para bovinos a pasto. *Rev. Bras. Zoot.* v.29, n.3, p.898-909, 2000c.
- Vieira, R. A. M.; Tedeschi, L. O.; Cannas, A. A generalized model for describing fiber dynamics in the ruminant gastrointestinal tract. 1. The heterogeneity of the pool of fiber particles in the ruminoreticulum. The Agriculture Program - The Texas A&M University System. Beef Cattle Research in Texas, p. 97-102, 2007.
- Vieira, R. A. M.; Tedeschi, L. O.; Cannas, A. A generalized compartmental model to estimate the fibre mass in the ruminoreticulum: 2. Integrating digestion and passage. *Journal Theoretical Biology.*, v. 255, p. 357-368, 2008.
- Wylie, M.J.; Ellis, W.C.; Matis, J.H. et al. The flow of forage particles and solutes through segments of the digestive tract of cattle. *Brit. J. Nutr.*, v.83, p.295-306, 2000.

CAPÍTULO 1

O capítulo a seguir corresponde a um artigo integrante desta dissertação submetido como manuscrito ao jornal científico *Animal Feed Science and Technology* (ISSN: 0377-8401) e, como tal sua redação e edição foram preparadas segundo as normas deste periódico, normas estas constantes na página do mesmo na rede mundial de computadores conforme o endereço a seguir:

<http://www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.print/503299/authorinstructions>

cujo acesso se deu em 04 de janeiro de 2010.

Estimating pool sizes and passage rate parameters in the ruminoreticulum on the basis
of the scaling effects of body size and fiber intake rates

Wagner Pessanha Tamy¹, Ricardo Augusto Mendonça Vieira^{2,#}, Alberto Magno

Fernandes^{2,3}, Luis Orlindo Tedeschi⁴

¹Graduate Student, Graduate Program in Animal Science, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

²Laboratório de Zootecnia e Nutrição Animal, UENF, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

³E-mail: alberto@uenf.br.

⁴Department of Animal Science, Texas A&M University, College Station, TX, 77843-2471, USA. E-mail: luis.tedeschi@tamu.edu.

#Corresponding author: UENF/CCTA/LZNA, Av. Alberto Lamego, 2000, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil, CEP 28013-602. E-mail: ramvieira@uenf.br.

Abstract

Collated data on pool sizes of fresh, dry matter, fiber and lignin in the ruminoreticulum as well as dry matter, fiber, and lignin intake rates and particulate kinetics were formed up by cattle, goats and sheep measurements. The goals were estimating parameters related to the pool sizes of chemical components in the ruminoreticulum and passage rate parameters. An allometric model was used with body weight (W) as an independent variable to estimate standard reference values for fresh, dry, fiber and lignin ruminoreticular contents. Estimates of the passage rate parameters were obtained by fitting a compartmental model to marker excretion profiles in feces from cattle and sheep. In this regard, another allometric model with W and fiber intake rate (F_{NDF}) as

independent variables was used to scale the mean retention time or turnover of fibrous particles in the ruminoreticulum. A robust reweighted nonlinear least squares procedure was used to fit the models. In sequence, a best linear unbiased predictable function was built to establish an empirical relationship between order of time dependency (N) in the fitted compartmental model and the scaled fiber intake rate ($F_{NDF}^S = F_{NDF}/W$, $\text{g d}^{-1} \text{kg}^{-1}$). The quality of fit of all models used and likelihood of hypotheses about reference values of their parameters were assessed by computing information criteria. Intake rates of dry matter and fiber scaled isometrically to W , and the same scaling effect was observed for pool sizes of dry matter and fiber in the ruminoreticulum. The fresh and lignin contents in the organ scaled to $3/4$ power of W , whereas lignin intake rate scaled to $W^{1.20}$. Therefore, the lignin turnover is slower in goats and sheep than cattle because it scaled proportionally to $W^{0.75-1.20} = W^{-0.45}$. Mean retention times based on particulate marker kinetics related allometrically to F_{NDF} and W , and the scaled turnover of particles was inversely related to F_{NDF}^S . To illustrate, the turnover of fibrous particles scaled to $(F_{NDF}^S)^{-0.56}$ and $W^{0.08}$. Based on the estimated best linear unbiased functions to predict N as a function of F_{NDF}^S , the following criteria were arbitrarily established: for $F_{NDF}^S > 12$, $N = 1$; for $9.5 < F_{NDF}^S \leq 12$, $N = 2$; for $5.3 < F_{NDF}^S \leq 9.5$, $N = 3$; and for $F_{NDF}^S \leq 5.3$, $N = 4$. Thence, the passage rate parameters of the fitted compartmental models could be predicted as follows: $\lambda(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} N/28.8$; and $k(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} N/50.4$.

Keywords: Ruminants, Allometry, Fiber, Intake, Turnover, Rumen fill.

1. Introduction

The prediction of the dry matter intake is necessary in many nutritional models designed to feed domestic ruminants (AFRC, 1993; 1997; NRC, 1996; 2001; Luo et al., 2004). Empirical equations (multiple linear regressions) are generally employed for predicting intake in those models, but more mechanistic approaches have also been applied. In this regard, some models were built to predict the pool size of digesta that can be accommodated at the maximum capacity of the ruminoreticulum (Mertens and Ely, 1979; Illius and Gordon, 1991). The basic assumption is that maximum intake can be predicted if both dry contents of the gut or preferably dry ruminoreticular contents and its mean retention times are known, which means that under steady-state conditions the identity $F = Q/T$ holds (see Table 1 for a complete list of symbols and acronyms used throughout this text). For that reason, a given x chemical component of the ruminoreticular contents and its nictemeral turnover should be accurately determined for its intake prediction (Ellis, 1978; Mertens and Ely, 1979; Illius and Gordon, 1991; Van Soest et al., 1992). Mertens (2002) has defined the neutral detergent fiber fraction as the insoluble fiber in feeds that is either indigestible or slowly digested that occupies space in the digestive tract of animals. Therefore, to accurately predict F given $F_{NDF} = FC_{NDFi}$, the variables Q_{NDF} and T_{pf} should be estimated (Ellis, 1978).

The task to estimate Q_{NDF} and T_{pf} can be accomplished by taking the advantage that some influential variables exert over them. One of those influential variables is body size. It has been used for modeling purposes in many fields of knowledge with special reference to nutrition, metabolism and ecology (Brody, 1945; Kleiber, 1975; Demment and Van Soest, 1985; Van Soest, 1996; Clauss et al., 2007; Fritz et al., 2009). Another influential variable is intake itself, because passage rate as the reciprocal of mean retention time or turnover time is directly related to the amount of food consumed, i.e.

the higher the intake the faster the passage rate is (Ellis, 1978; Van Soest, 1994). In this sense, passage rate parameters are predicted in some nutritional models (AFRC, 1993; 1997; NRC, 1996; 2001; Nsahlai et al., 2004; Seo et al., 2006), or could be estimated directly on the basis of particulate marker kinetics (Udén et al., 1980; Ellis and Beever, 1984; Ellis et al., 2002) or rumen evacuation techniques (Cannas et al., 2003; Huhtanen et al., 2007). The advantage of the passage rate estimates obtained from marker studies relies on the existence of a robust theory for interpreting passage rate profiles and determining the pool size of insoluble fiber in the ruminoreticulum (Matis et al., 1989; Vieira et al., 2008). Therefore, the goal of the present study was to develop models for predicting Q_{NDF} and T_{pf} based on their relationships with F_{NDF} and W to serve as constraints for diet optimization applicable to the nutrition and feeding of domestic ruminants.

2. Material and methods

Two sets of data were gathered to provide intake rates, live weights, particulate turnovers and wet and dry contents in the RR. The first set (S1, Table 2) was formed up by cattle and sheep data, and by dairy goat data of growing kids and lactating, nonpregnant does. The variables F , F_{NDF} , F_L , W , FRC , Q , Q_{NDF} and Q_L were directly measured. Ruminoreticular contents of cattle and sheep were measured by evacuation or at slaughter, and goat values were measured at slaughter. The minimum C_{NDFi} as a criterion for an experiment to integrate the S1 database was 200 g/kg DM to avoid choosing data in which rumen dysfunction might have occurred (Cannas et al., 2003).

The second set of data (S2, Table 2) was formed by measured F_{NDF} and W and estimated T_{pf} for cattle and sheep. The S2 dataset was used to model the turnover of particles in the RR as a function of F_{NDF} . The estimated T_{pf} values were based on

particulate marker studies with sheep and dairy cows. Markers used were Yb for sheep and mordant Cr for dairy cows. In the study with sheep (Sardinia, Italy), mean retention times of particles in the RR were estimated from kinetic interpretation of Yb excretion profiles in feces obtained at varying F_{NDF} levels of pelleted diets. Extrusa samples mordanted with Cr were pulse dosed to lactating, nonpregnant dairy cows managed under rotational grazing on Stargrass (*Cynodon nlemfuensis* Vanderyst cv. nlemfuensis) and Tanzania grass (*Urochloa maxima* (Jacq.) R. Webster cv. Tanzania) pastures during the rainy season at Zona da Mata (MG, Brazil). Cows grazing on Stargrass received 2 kg/d of a concentrate mix with 200 g/kg of CP (760 g/kg of grounded corn, 200 g/kg of soybean meal, 10 g/kg of urea, 10 g/kg of mineral mix and 20 g/kg of limestone), whereas those grazing on Tanzania grass received 2 kg/d of grounded corn only. The measured variables obtained from cows receiving solely ground corn as a supplement are actually repeated measurements taken at two consecutive periods during the rainy season.

2.1. Estimates of particulate marker kinetics

The time profiles of marker concentration in feces of cattle and sheep of the S2 dataset were fitted to the generalized compartmental model suggested by Matis et al. (1989):

$$C_t = e, 0 \leq t \leq \tau; \quad (1a)$$

for $t > \tau$,

$$C_t = C_0 k \left\{ \theta^N \exp[-k(t - \tau)] - \exp[-\lambda(t - \tau)] \sum_{h=1}^N \theta^h [\lambda(t - \tau)]^{N-h} / (N - h)! \right\} + e. \quad (1b)$$

Parameters of Eq. 1 are defined in Table 1. The mean retention times of the particulate matter in the RR or T_{pf} were estimated on the basis of the biological interpretation in which both the ascending and descending phases of the marker excretion profiles in feces are related to the retention of particles in the RR (Vieira et al., 2008). Therefore, $T_{pf,j}$ for the j -th animals of the S2 set were estimated as follows:

$$T_{pf,j} = N_j/\lambda_j + 1/k_j. \quad (2)$$

2.2. Scaling variables

The variables of the S1 set of data were scaled to body size according to the general scaling function shown in Eq. 3.

$$Y_j = \alpha W_j^\beta + e_j \quad (3)$$

The Y_j was replaced by each variable in the S1 dataset, namely F , F_{NDF} , F_L , FRC , Q , Q_{NDF} and Q_L . The approximate 95% CI for β were checked to verify whether intervals encompassed the values zero, one or 3/4. Whether the interval estimate included or not the value one, the model was fitted again by assuming $\beta = 1$. The same was done for $\beta = 3/4$. Therefore, the new fitted model had a single parameter to be estimated, namely α . Some hypotheses concerning parameters of Eq. 3 were evaluated in terms of their respective likelihoods. The full model or Eq. 3 with two parameters to be estimated (α, β), two versions of the reduced model with $\beta = 1$ and $\beta = 3/4$ with α being estimated, and the estimate for α (given $\beta = 1$) reported by Vieira et al. (2008) were tested on the basis of information criteria as described in section 2.3.

The S2 set of data was used to estimate T_{pf} and to model this variable as a function of F_{NDF} , being both variables scaled to W^β . The appropriate power (β) to scale F_{NDF} to W was chosen according to the most likely hypothesis regarding the fit of Eq. 3

to the S1 set of data. Therefore, the resulting equation that relates T_{pf} to F_{NDF}^S and to an appropriate power function of body size was:

$$T_{pf,j} = \gamma(F_{NDF,j}^S)^\delta W_j^\omega + e_j. \quad (4)$$

Actually, $F_{NDF,j}^S = F_{NDF,j}/W_j^{\hat{\beta}}$ and Eq. 4 was fitted again as Eq. 5 below.

$$T_{pf,j} = \gamma F_{NDF,j}^\delta W_j^{\omega - \delta \hat{\beta}} + e_j \quad (5)$$

Additional hypotheses about the parametric values of δ and ω in Eq. 5 were tested on the basis of information criteria, namely $H_0: \omega = 1/4$ (Demment and Van Soest, 1985; Van Soest, 1994). Because the observed behavior of $T_{pf}/W^{1/4}$ was inversely related to F_{NDF}/W the hypothesis $H_0: \delta = -3/4$ and the joint hypothesis $H_0: \omega = 1/4$ and $\delta = -3/4$ were also tested. Therefore, the fit of Eq. 5 with all parameters (full model) and the additional hypotheses regarding some reference parametric values for δ and ω (reduced models) were checked for their relative likelihoods according to information criteria (section 2.3). In sequence, the $T_{pf,j}$ was split into the mean retention times of particles in the raft pool (N_j/λ_j) and the pool of fluid diluted particles or escapable pool ($1/k_j$). The Eq. 5 was fitted again to the separated retention times of the two pools of particles by taking the estimates of δ and ω that characterized the most likely hypothesis regarding the fit of this equation to $T_{pf,j}$. The resulting estimates of γ_1 for the raft and γ_2 for the escapable pools were standardized so that $\gamma'_1 + \gamma'_2 = \hat{\gamma}$, being $\gamma'_1 = \hat{\gamma} \hat{\gamma}_1 / (\hat{\gamma}_1 + \hat{\gamma}_2)$ and $\gamma'_2 = \hat{\gamma} \hat{\gamma}_2 / (\hat{\gamma}_1 + \hat{\gamma}_2)$.

2.3. Statistical procedures and model evaluation criteria

The different nonlinear models were fitted with the NLIN procedure of SAS (SAS System Inc., Cary, NC, USA). The Eq. 1 was fitted with the Newton method of estimation, whereas Eq. 3, Eq. 4 and Eq. 5 were fitted by iteratively reweighted least squares, being

the Tukey's Bisquare the weighting function chosen to satisfy robust criteria. In the cases of Eq. 3, Eq. 4 and Eq. 5, both algorithms of Newton and Marquardt were used¹. The former was preferred due to its good performance in terms of convergence but whenever correlations among estimates of parameters were high or the Hessian matrix was positive definite, the Marquardt's algorithm was preferred (Bard, 1974).

The most likely N versions of Eq. 1 and the likelihood of the hypotheses concerning the fit of Eq. 3 and Eq. 5 were evaluated by computing information criteria (Akaike, 1974; Burnham and Anderson, 2004). The $AICc_h$ was calculated from the sum of squares of the error, number of estimated parameters including the error variance (θ_h), and sample size (n_h) for the h -th different N versions $\forall h = 1, \dots, 6$ for Eq. 1, for the different hypotheses about Eq. 3 ($\forall h = 1, \dots, 4$), and for all hypotheses concerning Eq. 4 and Eq. 5, i.e. $\forall h = 1, \dots, 5$. The differences among $AICc_h$ values (Δ_h), the likelihood probabilities (w_h), and the evidence ratios (ER_h) were computed according to Burnham and Anderson (2004).

The natural logarithm of F_{NDF}^S of the j -th animal in the S2 set of data was considered a dependent variable (Y_{ghj}) in the following mixed model:

$$Y_{ghj} = \mu + s_g + \eta_h + e_{ghj} \quad (6)$$

The fixed effects of Eq. 6 are the mean (μ) and order of time dependency (η_{gh} , $h = N = 1, \dots, 6$) chosen according to information criteria (Δ_h , w_h and ER_h). The random effects are study (s_g , $g = 1, 2$ and 3) and the error term associated to the fecal marker profile of the j -th animal, to which was ascribed the h -th order of time dependency within the g -th study (e_{ghj}). The statistical model was fitted by using the PROC MIXED procedure of SAS (SAS System Inc., Cary, NC, USA) with Maximum Likelihood as the estimation method, the Kenward-Roger degrees of freedom option chosen, and the variance-covariance

¹The SAS programs for fitting the nonlinear models can be requested by E-mail.

matrix modeled for different structures (Littell et al., 2006). The tested matrices were variance components, first-order ante-dependence and unrestricted structures. Once *AICc* is one of the SAS outputs, these different variance-covariance models were evaluated by computing information criteria, i.e. Δ_h , w_h and ER_h .

The basic predictable function of Eq. 6 is the expected value $E(Y_{ghj}) = \mu_{gh} = \mu + s_g + \eta_h$. From this basic function, a broad inference predictable function was constructed for each order of time dependency and generalized across studies (McCulloch and Searle, 2001; Littell et al., 2006):

$$BLUP_h = \sum_g \mu_{gh} n_{gh} / n_{\cdot h}, \forall h = 1, 2, \dots, 6. \quad (7)$$

The number of observations at the intersection of study g and order of time dependency h is n_{gh} , and the total number of observations for each h -th level is $n_{\cdot h} = \sum_g n_{gh}$. The point and interval estimates of the h -th *BLUPs* provided an empirical basis to establish an arbitrary relationship between N and F_{NDF}^S .

3. Results and Discussion

Gaps in the body mass continuum between small and large domestic ruminant species are an important limitation of both datasets used (Table 2). The maximum weight values observed for sheep, kids and does of the S1 set were 78, 33 and 78 kg, respectively, whereas the minimum weight value for cattle was 439 kg. In the S2 set the sheep maximum weight was 52 kg and the minimum cattle weight was 402 kg. Therefore, there was a lack of information in the 80–400 kg range. The total number of goats and sheep to the number of cattle in the S1 set might have caused some imbalance in the scaling effect of body size because of the high leverage of small species data. The ratios regarding numbers of small ruminants to cattle numbers for F , F_{NDF} , W , FRC , Q

and Q_{NDF} were approximately 3:1, and for F_L and Q_L the ratios were 8:1 and 4:1, respectively. In the S2 set the ratios were approximately 2:1 for W , F_{NDF} and T_{df} . There are some papers that provide information on wet and dry gut contents, dry matter intake and weights of several herbivorous species to demonstrate the scaling of body size on those variables (Clauss et al., 2007; Fritz et al., 2009). Nonetheless, given the prediction purposes of the present study and despite the prejudice to more generalized interspecific comparisons, we avoided the inclusion of wild ruminant data that can be found elsewhere for the sake of a better inference to farming conditions. Further studies, however, are necessary to provide information in quantity and quality for strengthening predictions and also for testing whether or not generalized interspecific estimates applied to farm animals are useful.

3.1. Scaling variables to body size

The fit of Eq. 3 was performed within a small number of iterations (five to 12) but high correlations were observed between estimates of parameters α and β for all variables presented on Table 3, i.e. $r \cong -0.99$. This is an intrinsic problem observed after fitting Eq. 3 to data using nonlinear least squares (Vieira et al., 2008). This means that the true parametric values remain unknown because a sample-dependent conditioning effect could cause the convergence of one parameter to a higher value obligating the estimate of the other in the opposite direction or vice versa. In addition, Hui and Jackson (2007) pointed out that many factors could influence the estimation of the β scaling exponent, among them are sample size, method of estimation (nonlinear vs. log-linear regression) and measurement errors, e.g. during weighing procedures. Those authors explained that nonlinear estimation produces superior model adjustments and higher estimates for the scaling exponent, and claimed that data of

sufficient quantity and quality gathered from studies using similar protocols are important for meta-data synthesis.

The robust interval estimate for β obtained after fitting the complete parameterized Eq. 3 (full model) to *FRC* from dataset S1 did not include one as a reference value, and both hypotheses regarding α given $\beta = 1$ had no support (Table 3). The robust estimate for α provided by Vieira et al. (2008) did not differ from the estimate of α given $\beta = 1$ obtained after including goat data in the present study. We observed that *FRC* did not scale isometrically with body size, i.e. to W^1 . This variable best scaled to $W^{3/4}$ and the likelihood probability value gave strong support to this hypothesis despite the increased variability whether compared to $\hat{\sigma}$ of the full model. In herbivorous mammals, the wet contents of the gut scales isometrically with body size (Parra, 1978, cited by Van Soest, 1996). There is, however, compensation for wet gut contents between hindgut and foregut fermenters, with the former group presenting more wet mass in the small intestine and large bowel and the latter retaining proportionately more wet contents in the forestomachs (Demment and Van Soest, 1985; Clauss et al., 2007). The fresh rumen contents without including goat data scaled isometrically with body size according to a previous report (Vieira et al., 2008), however, after including goat data in the present study, *FRC* scaled better to $W^{3/4}$. The wet ruminoreticular contents are part of the total mass of the wet gut contents and as an indirect measure of volume we expected that this variable scaled to W^1 (Van Soest, 1996). Whether compared to strict browsers, sheep and goats with their relative large rumens with respect to body size are animals that present natural adaptations to arid and semi-arid areas of the tropics and sub-tropics (Van Soest, 1987; Silanikove, 2000). In this regard the RR works as a water reservoir during periods of water deprivation what might explain the particular success of goats to sustain marginal levels of

production during drought conditions (Silanikove, 2000). Despite the high leverage of sheep and goat data, the fact that both samples of small ruminant animals used came from herds of improved breeds, and the gap in the body size continuum mentioned before, the results observed in the present study indicated that the amount of wet contents in the RR per kg of body mass was larger for sheep and goats than for cattle because this ratio scaled algebraically to $W^{-1/4}$ ($= W^{3/4-1}$). In this case, the larger proportion of wet contents in the RR appear to be a specific adaptation conserved in the small domestic ruminants rather than a possible anomaly to the generalized rule that wet gut contents scales to W^1 (Parra, 1978, cited by Van Soest, 1996; Clauss et al., 2007).

The variables that also represent mass contents in the RR, i.e. Q and Q_{NDF} scaled more likely to W^1 (Table 3). The inclusion of goat data did not differ from the estimates obtained by Vieira et al. (2008), and additionally reduced the variability of the final estimated standard deviations. The full model and the 3/4 power law were hypotheses with less or no support for both variables. The isometric behavior observed for Q and Q_{NDF} explained the variability within the body mass range studied, and confirmed the expectations that whenever a body part variable is a mass measurement with a three-dimensional nature, its scaling power converges to unity (Van Soest, 1996).

The dry matter intake scaled to W^1 (Table 3). Despite its higher variability, the estimate for α given $\beta = 1$ provided by Vieira et al. (2008) yielded the highest likelihood probability. The introduction of the goat data in the present study did not change the general trend, and the 95%CI for α given $\beta = 1$ included the previous estimate obtained solely with sheep and cattle. The 95%CI for α obtained after fitting the full model included both estimates for α given $\beta = 1$, and the 95%CI estimate for β included the value one. The fits of the full model and the reduced model to estimate α given $\beta = 3/4$ had no support. Therefore, for the sake of simplicity and lower variability, the best

choice was the estimate for α given $\beta = 1$ obtained from collated cattle, goats and sheep data.

Energetic costs of the basal metabolism scale to body mass according to the three-quarters power law (Kleiber, 1975; Clauss et al., 2007). Nonetheless, based on a larger dataset Savage and co-workers (2004) estimated that the basal metabolic rate scales to 0.712, with its 95%CI ranging from 0.699 to 0.724. Brody (1945), based on estimates of basal metabolic rates from mice to elephants, suggested that the standard reference value of the scaling exponent should be close to 0.7 (his actual estimate was 0.734), a hypothetical value that lies within the confidence interval reported by Savage et al. (2004). Nonetheless, sample size affects location and dispersion estimates of the scaling power and determines the magnitude of the error types I and II in rejecting or not specific statistical hypothesis concerning the reference value of the scaling exponent β (Hui and Jackson, 2007). In this regard, Hui and Jackson (2007) demonstrated that the probability of rejecting the true null hypothesis (type I error) became smaller only when the sample size achieved 61% ($n = 380$) of the “population size” used by those authors. Using the same statistical tools, they also showed that the type II error or the probability of not rejecting a false null hypothesis also fell below 0.05 when sample size reached approximately 1/4 to 1/3 of the “population size” ($n > 178$). Although their “population” is actually a sample and despite the fact that they have not addressed the problem of high correlations between α and β estimates, they have demonstrated that much of the debate in the literature about the reference value for β is useless because the location and dispersion estimates have been usually produced from small samples. The β estimate presented by Clauss et al. (2007) for dry matter intake were originated from a sample containing 49 hindgut fermenters and 46 foregut fermenters (25 ruminants among them), and confirmed that metabolic demands drive F as suggested by

other scientists (Parra, 1978, cited by Clauss et al., 2007; Demment and Van Soest, 1985; Illius and Gordon, 1991). The estimate for β obtained by Clauss and colleagues (2007) has no doubt a broader inference for interspecies comparisons (their point and interval estimates for ruminants were 0.77 and 0.69–0.86, respectively); however it appears to be limited by sample size and method of estimation (log-linear regression). Any numerical assumptions based on experience or theoretical derivations are probably wrong simply because numerical guesses or derived numerical assumptions could be rejected as null hypotheses by increasing sample size (Kobayashi and Salam, 2000; Burnham and Anderson, 2004). Our estimate for β (Table 3) has the limitations described previously and the additional limitation of sample size ($n = 171$). Nonetheless, the estimates obtained nonlinearly are generally higher (Hui and Jackson, 2007). Besides, information criteria provide a new way to look at the usefulness of models and their estimates not only allowing the identification of the best model or the best subset of models, but yielding the quantitative information necessary to discern how much a given model or models in the entire set of all possible models is rather likely, a theory that deals with multiple hypotheses and rules out the all or nothing nature of the traditional tests on null hypothesis (Burnham and Anderson, 2004).

We are not neglecting the fact that wild ruminants, particularly the permanent resident ones like the African buffalo (*Synceros caffer*), rely on body reserves to sustain nutritional needs in environments of fluctuating food supply, and they have to maximize intake when food (e.g. leaves) are more abundant (Sinclair, 1975, cited by Demment and Van Soest, 1985). In such instances these animals have to eat multiples of maintenance to restore body reserves and somehow they resemble domestic ruminants. However, our sample came from trials designed for inference to domestic ruminant species raised

under farming conditions, which might possibly demand ad hoc estimates when predictable purposes are of concern.

A greater likelihood probability was observed for the full model fitted to F_{NDF} , and its 95%CI estimate for β did not include the value one (Table 3). However, the ER_2 of the estimated α given $\beta = 1$ was only 1.9, and the reduced model would be a better choice due to its simplicity. The estimate for α given $\beta = 1$ provided by Vieira et al. (2008) allowed a good prediction of the observed data too, given that $ER_3 = 3.5$. The poorest choice would be the estimate for α given $\beta = 3/4$. We concluded that there was no reason to reject the estimate for α given $\beta = 1$ based on information collated from cattle, goats and sheep due to the shorter amplitude of its 95%CI whether compared to the earlier estimate provided by Vieira et al. (2008). Some authors based on literature findings have postulated that F_{NDF} scales to W^1 because whenever dietary energy contents are limited by C_{NDFi} , intake rates become constrained by the physical capacity of the animal and more dependent on diet characteristics (Mertens and Ely, 1979; Mertens, 1987; Van Soest, 1994). Therefore, our empirical findings confirmed previous reports regarding the scaling effect of body size on F_{NDF} . The interval estimate for α given $\beta = 1$ from the S1 dataset did not include the estimate $12 \pm 1 \text{ g d}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ for F_{NDF}^S as suggested by Mertens (1987) for dairy cows producing 4% fat-corrected milk at maximum yields. The range of our scaled values, was $3 - 21 \text{ g d}^{-1} \text{ kg}^{-1}$, and included the Mertens' average value. Although F_{NDF} was independent of the energetic demand, it is important that more data of middle to high producing dairy does and dairy cows should be gathered to improve predictions at high fiber intake rates.

The pool size of lignin in the RR or Q_L scaled better to $W^{3/4}$, whereas the intake rate of lignin or F_L scaled better to $W^{1.20}$ (Table 3). Although the full model was equally likely to the reduced one in estimating α given $\beta = 3/4$ as the standard reference of the

lignin pool size, we choose the simplest form given that the 95%CI for β after fitting the full model did not exclude the 3/4 power. Other hypotheses in Table 3 concerning Q_L and F_L with $w_h < 0.001$ had no support. The corollary of these findings was the fact that Q_L/F_L scaled algebraically to $W^{-0.45}$ ($= W^{3/4-1.20}$), which means that sheep and goats presented a higher mean retention time and, therefore, a slower turnover of lignin within the RR than cattle. The mean fecal particle size appears to scale to $W^{0.22}$ as Fritz et al. (2009) demonstrated after fitting the log-linear scaling function with a phylogenetic generalized least squares algorithm to fecal samples of 193 mammalian species. For functional ruminants, however, the authors argued that the selective retention of particles within the RR lessens the scaling exponent to 0.15 (95%CI: 0.08 to 0.22), and confirmed previous observations that ruminants produce finer particles in feces than other herbivores of equivalent size. The implicated result of the selective retention is the necessity that smaller ruminants have to process a given mass of large particles ingested into finer particles than the large ones. In cattle, larger animals have more chewing efficiency because they spent less time in chewing and ruminating the same amount of fiber ingested than smaller animals do (Bae et al., 1983). Total time spent chewing (ingestive mastication and rumination) per unity mass of fiber ingested is lower in larger than in smaller goats (Hooper and Welch, 1983). In fact, small domestic ruminants have a lower efficiency of rumination if it is calculated as total daily time spent both chewing and ruminating for a given F_{NDF} than the larger ones (Welch, 1982). Therefore, it seems logical that goats and sheep need more time for comminuting the more lignified forage tissues ingested and selectively retained within the RR than cattle.

3.2. Scaling T_{pf} to F_{NDF} and W

The correlations among parameters observed after fitting Eq. 4 to T_{pf} from dataset S2 were $\hat{\rho}_{\gamma\delta} = -0.289$, $\hat{\rho}_{\gamma\omega} = -0.108$ and $\hat{\rho}_{\delta\omega} = -0.917$; whereas the estimated correlations after fitting Eq. 5 were $\hat{\rho}_{\gamma\delta} = -0.289$, $\hat{\rho}_{\gamma\omega} = -0.703$ and $\hat{\rho}_{\delta\omega} = -0.449$. Despite the increased correlation observed between parameters γ and ω , the fit of Eq. 5 instead of Eq. 4 reduced the correlation between the scaling exponents δ and ω . Besides, no correlation between parameters of Eq. 5 was greater than 0.7, approximately. The estimate of the scaling exponent ω of Eq. 4 was inflated by the true scaling effect of the body size whether compared to the ω estimate after fitting Eq. 5 (Table 4). Actually, $W^{0.64}$ from the fitted Eq. 4 is equivalent to $W^{0.08+0.56}$ from Eq. 5. We can see in Table 4 that both Eq. 4 and Eq. 5 described the mean retention time of fibrous particles with equal likelihood. Given that the estimates of the scaling parameters of Eq. 5 were more independent, we choose this version to predict T_{pf} values (Figure 1). Other hypotheses concerning the parametric values of Eq. 5 were tested but they had no support (Table 4). At the beginning of the exploratory analysis of the data, we observed that $T_{pf}/W^{1/4}$ showed a decreasing behavior when plotted against F_{NDF} , and seemed logical the hypothesis that δ from Eq. 4 and 5 could be equal to $-3/4$ to possibly relate mean retention times to the three-quarters power law of energy demands (see section 2.2). However, the sole scaling effect of body size (Eq. 5) did not amount to $1/4$ as suggested by Demment and Van Soest (1985), neither it was a case of nonscaling of body size ($\omega = 0$) over mean retention times as reported by Clauss et al. (2007). We observed somewhat lower but significant estimates for the scaling exponents of (Eq. 5, Table 4), with the 95%CI for δ and ω ranging from -0.66 to -0.46 and from 0.02 to 0.14 , respectively. Vieira et al. (2008) used solely the body mass to scale the mean retention time of particles, but the result was a weak model independent of F_{NDF} . Clauss et al.

(2007) have predicted that gut capacity scaled isometrically with body size, that basal metabolic rate scaled to the 3/4 power, that no consistent relationship between mean retention time and W could be established, and that mean retention time can be better explained by the level of intake than W . In fact, Cannas et al. (2003) have demonstrated that F_{NDF} is a good predictor of the mean retention times of fiber and lignin in the RR.

The forces that pushes digesta for a faster passage and relieve space in the RR, as well as hunger feelings and appetite desire between meals that characterize short-term regulation of intake, and intake trends that are driven by the necessity to replenish body reserves or sustain productive functions such as lactation and growth in the long run are driven by homeostatic and homeorhetic mechanisms of intake regulation, which in turn might be under genetic control (Mertens, 1996). Therefore, the scaling effect of body size over many physiological and trait variables might be circumstantial, because as Fritz et al. (2009) argued, a given allometric relationship should not be regarded as a fixed natural law, but a picture of what we can see in a given discrete period of the evolutionary time. For the reasons just listed, we believe that the relationship among T_{pf} , F_{NDF} and W is circumstantial rather than causal. Nevertheless, we combined the powers of F_{NDF} and W in Eq. 5, which have been demonstrated to influence, or at least are circumstantially related to T_{pf} for an improved prediction.

The fit of Eq. 1a and 1b to the marker excretion profiles of the S2 dataset yielded the estimates used to calculate T_{pf} (Table 5), which in turn could be predicted by the fitted Eq. 5 (Table 4). The objective here, however, was predicting in reverse sequence N , λ and k . The first step in this task was to establish the basis for predicting N . A $BLUP_h$ was predicted for each h -th order of time dependency chosen according to information criteria. The scaled F_{NDF}^S is the ratio F_{NDF}/W and Eq. 6 was fitted to the transformed $\ln F_{NDF}^S$. The variance-covariance matrix that most likely fit the data was the banded

main diagonal because the unrestricted structure did not fit. Five $BLUP_h$ were obtained in the log scale: $\ln BLUP_1 = 2.5489 \pm 0.1097$, $\ln BLUP_2 = 2.4478 \pm 0.1012$, $\ln BLUP_3 = 2.2415 \pm 0.2861$, $\ln BLUP_4 = 2.0417 \pm 0.2612$, and $\ln BLUP_5 = 1.4770 \pm 0.6398$. Transformed back to the natural scale ($g d^{-1} kg^{-1}$), the predictable functions for the different orders were: $BLUP_1 = 12.8 \pm 1.1$ (95%CI: 10.3, 15.9), $BLUP_2 = 11.6 \pm 1.1$ (95%CI: 9.5, 14.1), $BLUP_3 = 9.4 \pm 1.3$ (95%CI: 5.3, 16.6), $BLUP_4 = 7.7 \pm 1.3$ (95%CI: 4.6, 13.0), and $BLUP_5 = 4.4 \pm 1.9$ (95%CI: 1.2, 15.6). Therefore, we established arbitrarily the criteria to provide estimates for N as a function of F_{NDF}^S : for $F_{NDF}^S > 12$, $N = 1$; for $9.5 < F_{NDF}^S \leq 12$, $N = 2$; for $5.3 < F_{NDF}^S \leq 9.5$, $N = 3$; and for $F_{NDF}^S \leq 5.3$, $N = 4$.

Once defined the criteria to predict the order of time dependency as a function of F_{NDF}^S , the second step was predicting passage rate parameters, namely λ and k . The calculated T_{pf} values were then split into its respective components N/λ and $1/k$ (Table 5). In sequence, Eq. 5 was fitted by robust nonlinear regression to N/λ values to estimate γ_1 given $\delta = -0.56$ and $\omega = 0.08$. Analogously, Eq. 5 was fitted to $1/k$ values to estimate γ_2 given the same conditions for γ_1 . The resulting estimates for γ_1 and γ_2 were 1.1 ± 0.1 and 2.0 ± 0.1 . These estimates were standardized so that $\gamma'_1 = 1.2$ and $\gamma'_2 = 2.1$ (see section 2.2). Therefore, for prediction purposes, the fractional passage rates of the particles in the raft and in the escapable pools of the ruminoreticular fibrous digesta could be calculated as follows:

$$N/\lambda = \gamma'_1 (F_{NDF}^S)^{-0.56} W^{0.08} \therefore \lambda(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} N / (24\gamma'_1); \quad (\text{Eq. 7})$$

$$1/k = \gamma'_2 (F_{NDF}^S)^{-0.56} W^{0.08} \therefore k(h^{-1}) = (F_{NDF}^S)^{0.56} W^{-0.08} / (24\gamma'_2). \quad (\text{Eq. 8})$$

3.3. Modeling applications

The voluntary food intake of domestic ruminants is a key variable to be predicted in animal science, because it determines uptake of nutrients to meet all demands generated by productive functions. Many variables can influence food intake but there are variables that have been selected to improve its prediction (Mertens and Ely, 1979; Mertens, 1987; Van Soest, 1994; Forbes, 2007). In this regard the hypothesis that intake is regulated by biphasic chemical and physical constraints have been accepted as a framework for intake prediction (Mertens, 1987; Allen, 1996; Mertens, 1996). Although a natural criticism surrounds such a framework and despite the fact that there are other hypotheses for intake regulation (Ketelaars and Tolkamp, 1992a; b; Tolkamp and Ketelaars, 1992; Pittroff and Kothmann, 1999), there are physical constraints that can be added or were used in models for intake prediction (Mertens and Ely, 1979; Illius and Gordon, 1991; Vieira et al., 2008). The basic idea is that the pool size of fibrous particles in the RR is limited to a maximum retaining capacity of the organ in a given physiological condition. Once dietary characteristics are known such as the estimate of the fractional digestion rate of the fibrous particles (k_d, h^{-1}), that ruminoreticular capacity of the animal to retain a given amount of fiber could be predicted as a function of body size, namely

$$Q_{NDF} = 8.0W, \quad (\text{Eq. 9})$$

and that estimates of the fractional passage rates of the fibrous particles obtained by Eq. 7 and 8 are provided, the constraint suggested by Vieira et al. (2008) could be applied as follows. Maximize F , subjected to

$$F_{NDF} \left\{ A \left[\sum_{h=1}^N [\lambda^{h-1}/(\lambda + k_d)^h] + \lambda^N / [(\lambda + k_d)^N (k + k_d)] \right] + U(N/\lambda + 1/k) \right\} \leq 8.0W, \quad (\text{Eq. 10})$$

with $F \geq 0$ and $F_{NDF} = FC_{NDFi}$. In Eq. 10, A is the fiber fraction available for digestion by rumen microbes and U is the unavailable fiber fraction that is resistant to the digestive actions of microbial and gut enzymes. Other parameters of Eq. 10 were defined previously (Table 1). The amount of fiber in the RR predicted by the left-hand side of Eq. 10 is the result of the diet characteristics (k_d) and the diet \times animal interaction (passage rates). By maximizing F as the objective function of the model, intake is the net result of all nutritional constraints including the physical limit for retaining fiber in the RR (Mertens and Ely, 1979; Illius and Gordon, 1991), and passage rate and pool size parameters estimated in the present study can thus be used in models designed to feed farm ruminants.

4. Conclusions

The ruminoreticular contents of dry matter and fiber as well as dry matter and fiber intake rates scaled isometrically to body size in the present study. Therefore, on the basis of an interspecific comparison among cattle, goats and sheep, whenever fiber represents an important part of the diet, the dry matter intake appears to be limited by ruminoreticular fill.

Interestingly, the wet and lignin contents of the ruminoreticulum and the lignin intake rate were allometrically related to body size. In this regard, the amount of wet and lignin contents in the ruminoreticulum in goats and sheep appear to be greater per unit of body mass than in cattle, whereas turnover of ruminoreticular lignin contents is slower for goats and sheep than cattle. Whether specific adaptations might operate or an anomalous behavior to the well defined isometric rule has occurred, given the limitations on sample size and gap in the body mass continuum of the dataset used in

the present study the scaling power of body size on such variables deserves further investigation.

The influences exerted by fiber intake rate and body size allow a reasonable estimation of passage rate parameters and despite the need for an empirical evaluation of the predictions, an important implication of this relationship is that fill constraints derived from parameters estimated in the present study could be used in diet formulation programs.

Acknowledgements

This research was granted in part by FAPERJ – Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (RJ, Brazil), process number E-26/110.928/2009. The second author was granted by CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Brazil), process number 303869/2009-7. We thank Professor Marcelo T. Rodrigues (Departamento de Zootecnia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil) and his former graduate students Daniel Lopes and Nivea Felisberto for providing goat data. We acknowledge with thanks Professor Antonello Cannas (Dipartimento di Scienze Zootechniche, Università di Sassari, Sardinia, Italy), who provided data on cattle and sheep.

References

- AFRC, 1993. Energy and protein requirements of ruminants. CAB International, Cambridge, UK.
- AFRC, 1997. The nutrition of goats. Nutrition Abstracts and Reviews (Series B) 67, 765-830.

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19, 716-723.
- Allen, M.S., 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 74, 3063-3075.
- Bae, D.H., Welch, J.G., Gilman, B.E., 1983. Mastication and rumination in relation to body size of cattle. *Journal Dairy Science* 66, 2137-2141.
- Bard, Y., 1974. Nonlinear parameter estimation. Academic Press, Inc., New York.
- Brody, S., 1945. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. Reinhold Publishing Co., New York.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: understanding aic and bic in model selection. *Sociological Methods & Research* 33, 261-304.
- Cannas, A., Van Soest, P.J., Pell, A.N., 2003. Use of animal and dietary information to predict rumen turnover. *Animal Feed Science and Technology* 106, 95-117.
- Clauss, M., Schwarm, A., Ortmann, S., Streich, W.J., Hummel, J., 2007. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 148, 249-265.
- Demment, M.W., Van Soest, P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist* 125, 641-672.
- Ellis, W.C., 1978. Determinants of grazed forage intake and digestibility. *Journal of Dairy Science* 61, 1828-1840.
- Ellis, W.C., Beaver, D.E., 1984. Methods for binding rare earths to specific feed particles, In: Kennedy, P.M. (Ed.), *Techniques in particle size analysis of feed and digesta*, Canadian Society of Animal Science, Edmonton, pp. 154-165.

- Ellis, W.C., Wylie, M.J., Matis, J.H., 2002. Validity of specifically applied rare earth elements and compartmental models for estimating flux of undigested plant tissue residues through the gastrointestinal tract of ruminants. *Journal Animal Science* 80, 2753-2758.
- Forbes, J.M., 2007. Voluntary food intake and diet selection in farm animals. CABI.
- Fritz, J., Hummel, J., Kienzle, E., Arnold, C., Nunn, C., Clauss, M., 2009. Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores. *Oikos* 118, 1623-1632.
- Hooper, A.P., Welch, J.G., 1983. Chewing efficiency and body size of kid goats. *Journal Dairy Science* 66, 2551-2556.
- Huhtanen, P., Asikainen, U., Arkkila, M., Jaakkola, S., 2007. Cell wall digestion and passage kinetics estimated by marker and in situ methods or by rumen evacuations in cattle fed hay 2 or 18 times daily. *Animal Feed Science and Technology* 133, 206-227.
- Hui, D., Jackson, R.B., 2007. Uncertainty in allometric exponent estimation: a case study in scaling metabolic rate with body mass. *Journal of Theoretical Biology* 249, 168-177.
- Illius, A.W., Gordon, I.J., 1991. Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. *Journal of Agricultural Science* 116, 145-157.
- Ketelaars, J.J.M.H., Tolkamp, B.J., 1992a. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 1. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livestock Production Science* 30, 269-296.
- Ketelaars, J.J.M.H., Tolkamp, B.J., 1992b. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 3. Optimum feed intake: in search of a physiological background. *Livestock Production Science* 31, 235-258.
- Kleiber, M., 1975. The fire of life. An introduction to animal energetics. Robert E. Krieger Publishing Co., Inc., New York.

- Kobayashi, K., Salam, M.U., 2000. Comparing simulated and measured values using mean squared deviation and its components. *Agronomy Journal* 92, 345-352.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., Wolfinger, R.D., Schabenberger, O., 2006. SAS® for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary, USA.
- Luo, J., Goetsch, A.L., Nsahlai, I.V., Moore, J.E., Galyean, M.L., Johnson, Z.B., Sahlou, T., Ferrell, C.L., Owens, F.N., 2004. Voluntary feed intake by lactating, Angora, growing and mature goats. *Small Ruminant Research* 53, 357-378.
- Matis, J.H., Wehrly, T.E., Ellis, W.C., 1989. Some generalized stochastic compartment models for digesta flow. *Biometrics* 45, 703-720.
- McCulloch, C.E., Searle, S.R., 2001. Generalized, linear, and mixed models. John Wiley & Sons, New York.
- Mertens, D.R., 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. *Journal Animal Science* 64, 1548-1558.
- Mertens, D.R., 1996. Methods in modelling feeding behaviour and intake in herbivores. *Annales de Zootechnie* 45, 153-164.
- Mertens, D.R., 2002. Gravimetric determination of amylase-treated neutral detergent fiber in feeds with refluxing in beakers or crucibles: collaborative study. *Journal of AOAC International* 85, 1217-1240.
- Mertens, D.R., Ely, L.O., 1979. A dynamic model of fiber digestion and passage in the ruminant for evaluating forage quality. *Journal Animal Science* 49, 1085-1095.
- NRC, 1996. Nutrient requirements of beef cattle. National Academy of Sciences, Washington, DC.
- NRC, 2001. Nutrient requirements of dairy cattle. National Academy of Sciences, Washington, DC.

Nsahlai, I.V., Goetsch, A.L., Luo, J., Johnson, Z.B., Moore, J.E., Sahlu, T., Ferrell, C.L., Galyean, M.L., Owens, F.N., 2004. Metabolizable protein requirements of lactating goats. *Small Ruminant Research* 53, 327-337.

Pittroff, W., Kothmann, M.M., 1999. Regulation of intake and diet selection by herbivores, In: Jung, H.J.G., Fahey Jr., G.C. (Eds.), *Nutritional ecology of herbivores. Proceedings of the Vth international symposium on the nutrition of herbivores*, American Society of Animal Science, San Antonio, TX, pp. 366-422.

Savage, V.M., Gillooly, J.F., Woodruff, W.H., West, G.B., Allen, A.P., Enquist, B.J., Brown, J.E., 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology* 18, 257-282.

Seo, S., Tedeschi, L.O., Lanzas, C., Schwab, C.G., Fox, D.G., 2006. Development and evaluation of empirical equations to predict feed passage rate in cattle. *Animal Feed Science and Technology* 128, 67-83.

Silanikove, N., 2000. The physiological basis of adaptation in goats to harsh environments. *Small Ruminant Research* 35, 181-193.

Tolkamp, B.J., Ketelaars, J.J.M.H., 1992. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 2. Costs and benefits of feed consumption: an optimization approach. *Livestock Production Science* 30, 297-317.

Udén, P., Colucci, P.E., Van Soest, P.J., 1980. Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 31, 625-632.

Van Soest, P.J., 1987. Interactions of feeding behavior and forage composition, In: Santana, O.P., Silva, A.G., Foote, W.C. (Eds.), *Proceedings of the IV international conference on goats*, IGA, Brasilia, Brazil, pp. 971-987.

Van Soest, P.J., 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press, Ithaca.

Van Soest, P.J., 1996. Allometry and ecology of feeding behavior and digestive capacity in herbivores: a review. *Zoo Biology* 15, 455-479.

Van Soest, P.J., France, J., Siddons, R.C., 1992. On the steady-state turnover of compartments in the ruminant gastrointestinal tract. *Journal of Theoretical Biology* 159, 135-145.

Vieira, R.A.M., Tedeschi, L.O., Cannas, A., 2008. A generalized compartmental model to estimate the fibre mass in the ruminoreticulum: 2. Integrating digestion and passage. *Journal of Theoretical Biology* 255, 357-368.

Welch, J.G., 1982. Rumination, particle size and passage from the rumen. *Journal of Animal Science* 54, 885-894.

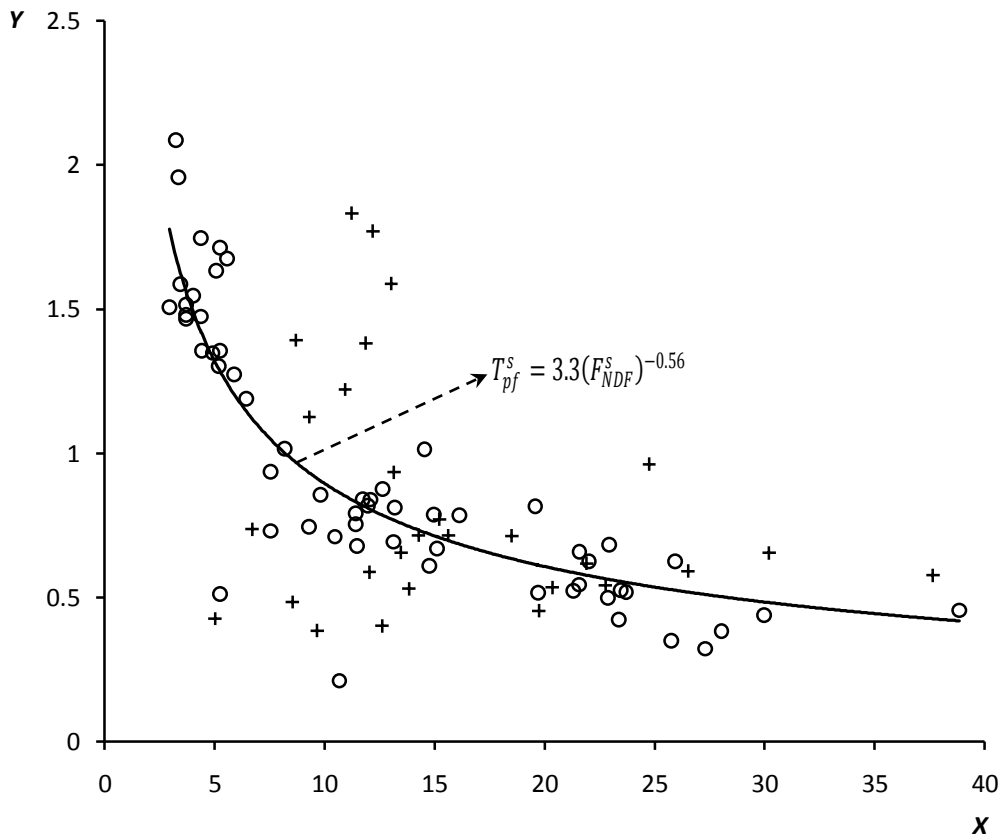


Figure 1. Scaled true turnover ($Y = T_{pf}^s = T_{pf}/W^{0.08}$, $\text{d kg}^{-0.08}$) of particles based on kinetics of fecal marker excretion as a function of the scaled intake rate ($X = F_{NDF}^s = F_{NDF}/W$, $\text{g d}^{-1} \text{kg}^{-1}$) of neutral detergent fiber. Crosses and circles are cattle and sheep data, respectively.

Table 1. List of symbols and acronyms

Symbol	Definition (dimension ^a)
$AICc_h$	Corrected Akaike information criterion calculated for the h -th hypothesis related to a specific model
$BLUP_h$	Best linear unbiased predictable function related to the h -th order of time dependency (dmls)
C_{xi}	Concentration of x chemical fraction in the intake
C_t	Concentration of a particulate marker in the faeces (g g^{-1} of fecal dry matter)
DM	Dry matter
e, e_j	General error term and error attributed to the j -th animal within a dataset
f	Subscript denoting the true feed component (dmls)
F, F_x	Steady-state dry matter intake rate (g d^{-1}) and intake rate of component x (g d^{-1})
FRC	Fresh ruminoreticular contents (g)
h	Subscript denoting order of time dependency $\forall h = 1, 2, \dots, N$, or a given hypothesis regarding the fit of a specific model to data (dmls)
i	Subscript denoting intake (dmls)
j	Subscript denoting the j -th animal within a dataset (dmls)
k	Fractional rate of escape of particles from the escapable pool (h^{-1}) within the RR
L	Subscript used in place of x denoting Lignin (sa) (dmls)
n	Sample size of a given dataset (dmls)
N	Positive integer reflecting the order of time dependency for transferring a particle from the raft pool to the escapable pool (dmls) within the RR
NDF	Subscript used in place of x denoting NDFom (dmls)
Q, Q_x	Measured ruminoreticular mass of digesta dry matter (g) and component x (g)
r	Pearson's coefficient of correlation
RR	Ruminoreticulum
s	Superscript denoting that the variable was scaled to a specific power of W (dmls)
t	Time variable (d or h, according to the case)
T, T_x	Turnover of dry matter (d) and turnover of chemical component x in the rumen (d)
T_{pf}	True turnover of particles in the rumen (d)
x	Subscript denoting a chemical component (g g^{-1} of dry matter)
X	Denotes a generic independent variable
Y	Denotes a generic dependent variable
W	Body weight (kg)
α	Standard scaled constant for variable Y ($\text{g kg}^{-\beta} \text{d}^{-1}$)
β	Scaling exponent that makes a scaled Y variable independent of X (dmls)
γ	Standard scaled constant for variable Y ($\text{kg}^{\delta-\omega} \text{d}^{\delta} \text{g}^{-\delta}$ or $\text{kg}^{\delta\beta-\omega} \text{d}^{\delta} \text{g}^{-\delta}$)
δ	Exponent for F_{NDF}^s that scales T_{pf}^s (dmls)
θ	A constant equivalent to $\lambda/(\lambda - k)$ in Eq. 1 (dmls)
λ	Fractional rate for transference of particles from the raft to the escapable pool (h^{-1}) within the RR
$\sigma^*, \hat{\sigma}$	Initial and final estimates of the residual standard deviation related to the iteratively reweighted nonlinear least squares (robust nonlinear regression)
τ	Discrete lag representing the time of an escaped particle to transit from the reticulo-omasal orifice to the feces (h)
ω	Scaling exponent that makes T_{pf}^s independent from W (dmls)
95% CI	95 percent confidence interval for a given point estimate

^aDimensions within parenthesis are related to the main variable, and dmls means dimensionless.

Table 2. Means (\bar{x}) and standard deviations (sd) of the two sets of data used. Sample sizes are presented within parenthesis (n)

Variables ^a	S_1				S_2	
	Sheep	Cattle	Kids	Does	Cattle	Sheep
	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$	$\bar{x} \pm \text{sd} (n)$
W	55 ± 14 (27)	593 ± 104 (43)	25 ± 4 (53)	52 ± 9 (48)	489 ± 51 (28)	45 ± 4 (58)
FRC	8166 ± 3460 (27)	76139 ± 15989 (40)	5549 ± 1387 (53)	9360 ± 2657 (48)	—	—
Q	879 ± 314 (27)	9397 ± 2968 (43)	582 ± 225 (53)	997 ± 340 (48)	—	—
Q_{NDF}	553 ± 259 (27)	5422 ± 2050 (43)	299 ± 123 (53)	614 ± 218 (48)	—	—
Q_L	65 ± 40 (13)	600 ± 214 (34)	35 ± 14 (53)	106 ± 50 (48)	—	—
F	1134 ± 341 (27)	13616 ± 6175 (43)	552 ± 212 (53)	1330 ± 396 (48)	12253 ± 4677 (28)	1530 ± 820 (58)
F_{NDF}	597 ± 203 (27)	5141 ± 1996 (43)	299 ± 114 (53)	639 ± 172 (48)	7562 ± 3378 (28)	583 ± 394 (58)
F_L	93 ± 62 (10)	1018 ± 287 (21)	21 ± 10 (53)	40 ± 11 (48)	—	—
Source	Vieira et al. (2008)	Vieira et al. (2008)	D. Lopes and M.T. Rodrigues ^b	N. Felisberto and M.T. Rodrigues ^b	A.M. Fernandes ^b	Vieira et al. (2008)

^aSee Table 1 for definitions of symbols and dimensions of variables.

^bUnpublished results.

Table 3. Likelihood probabilities (w_h) of the hypotheses designed for Eq. 3 with respective point and 95% confidence interval estimates within parenthesis (95%CI), and estimates of the initial (σ^*) and final ($\hat{\sigma}$) estimates of the residual standard deviation used in the iteratively reweighted nonlinear least squares to satisfy robust criteria

Variables	Hypotheses for Eq. 3	w_h	Parameter Estimates			
			α (95%CI)	β (95%CI)	σ^*	$\hat{\sigma}$
<i>FRC</i>	Full ^a	<0.001	259 (182, 336)	0.90 (0.85, 0.95)	9300	5252
	$\beta = 1$	<0.001	141 (137, 144)	—	9300	5119
	$\beta = 1^b$	<0.001	140 (136, 144)	—	—	7111
	$\beta = 3/4$	0.999	601 (582, 620)	—	9300	6448
<i>Q</i>	Full ^a	0.177	37.9 (22.3, 53.5)	0.85 (0.78, 0.91)	1400	910
	$\beta = 1$	0.694	15.9 (15.3, 16.5)	—	1400	943
	$\beta = 1^b$	0.128	16.4 (15.6, 17.2)	—	—	1063
	$\beta = 3/4$	<0.001	68.4 (65.8, 71.0)	—	1400	905
<i>Q_{NDF}</i>	Full ^a	0.012	25.7 (16.1, 35.3)	0.81 (0.75, 0.87)	800	482
	$\beta = 1$	0.800	8.0 (7.7, 8.3)	—	800	510
	$\beta = 1^b$	0.183	7.9 (7.3, 8.4)	—	—	692
	$\beta = 3/4$	0.004	37.3 (35.8, 38.8)	—	800	489
<i>Q_L</i>	Full ^a	0.490	4.2 (2.5, 5.9)	0.77 (0.70, 0.83)	105	67
	$\beta = 1$	<0.001	0.9 (0.9, 1.0)	—	105	73
	$\beta = 1^b$	<0.001	1.7 (1.6, 1.8)	—	—	74
	$\beta = 3/4$	0.510	4.7 (4.5, 4.9)	—	105	67
<i>F</i>	Full ^a	0.017	27.7 (14.1, 41.2)	0.96 (0.89, 1.04)	1900	1271
	$\beta = 1$	0.312	21.9 (21.0, 22.7)	—	1900	1274
	$\beta = 1^b$	0.671	22.2 (20.8, 25.2)	—	—	2263
	$\beta = 3/4$	<0.001	100 (95, 104)	—	1900	1396
<i>F_{NDF}</i>	Full ^a	0.545	17.6 (9.7, 25.5)	0.89 (0.82, 0.96)	800	543
	$\beta = 1$	0.295	8.5 (8.2, 8.9)	—	800	557
	$\beta = 1^b$	0.158	8.4 (7.7, 9.0)	—	—	783
	$\beta = 3/4$	0.002	40.7 (39.1, 42.3)	—	800	556
<i>F_L</i>	Full ^a	0.999	0.5 (0.2, 0.7)	1.20 (1.12, 1.28)	94	49
	$\beta = 1$	<0.001	1.7 (1.6, 1.7)	—	94	55
	$\beta = 1^b$	<0.001	0.9 (0.8, 1.0)	—	—	7438
	$\beta = 3/4$	<0.001	3.2 (2.9, 3.6)	—	94	34

^aEstimates from Vieira et al. (2008).

^bFull model or Eq. 3 fitted with all its parameters.

Table 4. Estimates of parameters^a for hypotheses of Eq. 4 and Eq. 5 with respective sample size (n), number of estimated parameters (Θ), corrected Akaike information criterion ($AICc_h$), differences among the h -th $AICc_h$ (Δ_h), likelihood probabilities (w_h), and evidence ratios (ER_h)

Hypotheses regarding Eq. 4 and Eq. 5	n_h	Θ^b	$AICc_h$	Δ_h	w_h	ER_h
$T_{pf} = 3.3[0.4]F_{NDF}^{-0.56[0.05]}W^{0.64[0.07]}$	86	4	-121.7	0.0	0.499	1
$T_{pf} = 3.3[0.4]F_{NDF}^{-0.56[0.05]}W^{(0.08[0.03]+0.56[0.05])}$	86	4	-121.7	0.0	0.499	1
$T_{pf} = 2.1[0.2]F_{NDF}^{-0.69[0.05]}W^{(1/4+0.69[0.05])}$	86	3	-103.4	18.3	<0.001	9519
$T_{pf} = 2.3[0.1]F_{NDF}^{-3/4}W^{(1/4+3/4)}$	86	2	-104.4	17.3	<0.001	5819
$T_{pf} = 3.2[0.3]F_{NDF}^{-3/4}W^{(0.18[0.02]+3/4)}$	86	3	-110.4	11.3	0.002	283

^aValues within square brackets are standard errors of the respective preceding parameter estimate.

^bThe residual variance σ^2 was included in the total number of estimated parameters.

Table 5. Mode of the order of time dependency (N) and mean (\bar{x}) and standard deviation (sd) and minimum (Min) and maximum (Max) estimates for passage rate parameters and mean retention time of particles^a

Item	Study 1 (cattle)				Study 2 (cattle)				Study 3 (sheep)			
	Mode	$\bar{x} \pm \text{sd}$	Min	Max	Mode	$\bar{x} \pm \text{sd}$	Min	Max	Mode	$\bar{x} \pm \text{sd}$	Min	Max
N	2	—	1	2	1	—	1	4	2	—	1	5
λ	—	0.2014 ± 0.0930	0.0707	0.3592	—	1.2051 ± 1.9622	0.0994	6.3578	—	0.5638 ± 1.1458	0.0624	4.8666
k	—	0.0240 ± 0.0077	0.0149	0.0356	—	0.0643 ± 0.0209	0.0343	0.1102	—	0.0728 ± 0.0863	0.0191	0.6960
τ	—	11.8 ± 3.3	6.4	15.4	—	11.4 ± 3.9	6.1	16.6	—	11.7 ± 4.9	4.6	28.4
T_{pf}	—	55.7 ± 12.5	36.4	72.9	—	23.7 ± 5.7	15.1	37.9	—	30.7 ± 15.1	6.8	67.9

^aSee Table 1 for definitions of symbols.