

Cornell University

**Nutritional Ecology of the Ruminant  
(2nd Edition)**

Peter J. Van Soest

## Sumário

Sumário .....	1
Nutritional Ecology of the Ruminant (2nd edition) .....	4
<i>Capítulo 1 – Ruminantes no mundo</i> .....	4
<b>1. Introdução</b> .....	4
<b>2. Eficiência Animal e Econômica</b> .....	5
<b>3. Utilização da celulose</b> .....	6
<i>Capítulo 2 – Conceitos Nutricionais</i> .....	7
<b>1. Valor nutritivo</b> .....	7
<b>2. Digestibilidade</b> .....	8
<b>3. Medindo o consumo alimentar</b> .....	8
<b>4. Palatabilidade</b> .....	9
<b>5. Energia metabolizável e eficiência</b> .....	10
<b>6. Alimentos</b> .....	10
<b>7. Classificação das forragens</b> .....	11
<b>8. Estádios de desenvolvimento da planta</b> .....	11
<b>9. Qualidade da forragem</b> .....	13
<i>Capítulo 3 – Estratégias Alimentares, Taxonomia e Evolução</i> .....	15
<b>1. Fontes alimentares das plantas</b> .....	15
<b>2. O fato da matéria celulósica</b> .....	15
<b>3. Limites da biodegradação</b> .....	16
<b>4. Interação Planta-Animal</b> .....	18
<b>5. Estratégias alimentares e Fontes Vegetais</b> .....	19
<b>6. Taxonomia</b> .....	20
<b>7. Evolução dos herbívoros e da fermentação intestinal</b> .....	20
<b>8. Adaptações dos ruminantes</b> .....	22
<b>9. As bases para as diferenças entre as espécies e alguma complementação</b> .....	23
<i>Capítulo 4 – Tamanho corporal e Limitações de Ruminantes</i> .....	25
<b>1. Problemas quanto ao tamanho do animal</b> .....	25
<b>2. Tamanhos dos ruminantes</b> .....	26
<b>3. Modelando limitações de tamanho</b> .....	26
<b>4. Capacidade digestiva</b> .....	28
<b>5. Medindo a taxa digestiva</b> .....	31
<b>6. Capacidade de ruminação</b> .....	32
<b>7. Avaliação Integrada</b> .....	33
<i>Capítulo 5 – Herbívoros Não Ruminantes</i> .....	35
<b>1. Seqüências de digestão</b> .....	35
<b>2. Anatomia dos Não Ruminantes</b> .....	35
<b>3. Digestão comparada: Não ruminantes</b> .....	37
<b>4. Fermentação intestinal nos não-ruminantes</b> .....	37
<b>5. Utilização de produtos de fermentação do trato digestivo inferior</b> .....	39
<b>6. Estratégias de pastejo dos não ruminantes</b> .....	41
<b>7. Estratégias alimentares dos primatas</b> .....	42
<b>8. Requerimentos de fibra</b> .....	44
<i>Capítulo 6 – Planta, Animal e Ambiente</i> .....	45
<b>1. Fatores afetando as plantas</b> .....	45
<b>2. Diferenças entre as espécies e morfologia das plantas</b> .....	47
<b>3. Ambiente e composição forrageira</b> .....	47

	3
<b>4. Interações ambientais e os vegetais</b> .....	50
<b>5. Plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub></b> .....	53
<b>6. Melhoramento genético</b> .....	54
<i>Capítulo 7 – Animais de livre pastejo</i> .....	56
<b>1. Capacidade de suporte</b> .....	57
<b>2. Produtividade animal</b> .....	59
<b>3. Comportamento de herbívoros em pastejo</b> .....	59
<b>4. Variação entre as espécies animais</b> .....	61
<b>5. Manejo de pastagens</b> .....	61
<b>6. Condições tropicais</b> .....	63
<b>7. Suplementos alimentares</b> .....	65
<i>Capítulo 8 – Técnicas de avaliação forrageira</i> .....	68
<b>1. Avaliação de pastagens</b> .....	68
<b>2. Amostragem</b> .....	69
<b>3. Estimando digestibilidade e consumo</b> .....	71
<b>4. Marcadores</b> .....	72
<b>5. Técnicas de fermentação ruminal</b> .....	78
<b>6. Procedimentos de celulase enzimática</b> .....	81
<b>7. Espectroscopia de reflectância infravermelha próxima (NIRS) e Ressonância Nuclear Magnética</b> .....	82
<i>Capítulo 9 – Minerais</i> .....	83
<b>1. Geografia e geologia</b> .....	83
<b>2. Requisitos biológicos</b> .....	84
<b>3. A tabela periódica sob o ponto de vista biológico</b> .....	85
<b>4. Fósforo</b> .....	87
<b>5. Enxofre</b> .....	87
<b>6. Selênio</b> .....	89
<b>7. Silício</b> .....	89
<b>8. Metais de transição</b> .....	90
<b>9. Níquel</b> .....	91
<b>10. Terras Raras</b> .....	91
<b>11. Antagonismos inorgânicos</b> .....	93
<b>12. Antagonismos orgânicos</b> .....	94
<b>13. Disponibilidade mineral nas forragens</b> .....	96
<i>Capítulo 10 – Fibra e Propriedades Físico-Químicas dos Alimentos</i> .....	97
<b>1. Sistemas de análises</b> .....	97
<b>2. Sistemas de análises proximais</b> .....	99
<b>3. O Sistema Detergente</b> .....	102
<b>4. Sistemas alternativos de fracionamento alimentar</b> .....	105
<b>5. Propriedades físicas da fibra</b> .....	107
<i>Capítulo 11 – Carboidratos</i> .....	111
<b>1. Açúcares e ligações</b> .....	111
<b>2. Carboidratos solúveis em água</b> .....	114
<b>3. Frutanas</b> .....	114
<b>4. Amido</b> .....	115
<b>5. Parede celular vegetal</b> .....	117
<b>6. Fibra solúvel</b> .....	121

# Nutritional Ecology of the Ruminant (2nd edition)

Peter J. Van Soest – Cornell University

## Capítulo 1 – Ruminantes no mundo

### 1. Introdução

Os ruminantes apresentam uma maior eficiência no aproveitamento da energia dos alimentos fibrosos que os demais herbívoros. A retenção pré-gástrica seguida de fermentação com microrganismos simbiotes resultaram na associação dos estudos de nutrição com as ciências vegetais, microbiologia, ciências animais e ecologia.

Até os anos 70, pouca importância era dada ao papel da fibra dietética e fermentações intestinais nos não-ruminantes. Por essa razão, os estudos de nutrição de ruminantes permaneciam à margem dos estudos de nutrição de monogástricos. A partir dessa década os nutricionistas começaram a entender a importância da fibra na nutrição humana e a fermentação ruminal passou a ser um modelo ao entendimento da fermentação que ocorre no intestino grosso de monogástricos.

Os estudos atuais de nutrição de ruminantes estão sendo direcionados para a maximização da utilização da celulose como fonte energética para ruminantes. Caprinos e antílopes apresentam maior eficiência nesta utilização do que ovinos e bovinos. Entender a utilização da fibra e as fermentações microbianas são os pontos chave nos estudos de nutrição animal.

As adaptações anatômicas do sistema digestivo de ruminantes resultou na melhor utilização da fibra dietética e trouxe a eles relativa liberdade da necessidade de ingestão de fontes externas de vitaminas do complexo B e aminoácidos essenciais. Por outro lado a gliconeogênese constante é necessária para cobrir as perdas de carboidratos disponíveis.

Os ovinos e os bovinos são os ruminantes mais numerosos no mundo. Estes animais foram genotípica e fenotipicamente modificados a partir de sua associação com os seres humanos. A distribuição dos ruminantes domesticados no mundo reflete as migrações humanas. Os ruminantes silvestres são menos numerosos, mas também têm importância em função do balanço ecológico que eles proporcionam. Os ruminantes silvestres estão distribuídos em todas as partes do mundo com exceção da Antártica e representam uma fonte alimentar para as sociedades que sobrevivem da caça. A caça indiscriminada e as alterações do habitat destes animais têm reduzido enormemente suas populações.

Os ruminantes domésticos têm uma simbiose com o homem desde os tempos pré-históricos e foi esta associação que resultou em muitas alterações nas características destas espécies. A relação foi maximizada nas sociedades agrárias onde terrenos aráveis eram limitados e onde a disponibilidade de forragem aumentava as fontes alimentares para os herbívoros. Sob esta condição os ruminantes não competem com os seres humanos por alimentos, pelo contrário, convertem subprodutos pouco usuais em produtos úteis às sociedades humanas (carne, leite, couro, transporte, combustível advindo das fezes secas). Especialmente nas regiões mais pobres do planeta, onde o maquinário agrícola moderno ainda é distante da realidade, a força advinda da tração animal é meio de desenvolvimento agrário.

## 2. Eficiência Animal e Econômica

Os ruminantes em pastejo maximizam a utilização dos carboidratos celulósicos por causa do seu trato digestivo. A câmara de fermentação (retículo-rúmen) precede o principal sítio digestivo. Desta maneira, os produtos da fermentação terão mais eficiência de uso. Os eqüinos competem com os ruminantes por alimento, entretanto, não têm eficiência comparável com a dos ruminantes para converter a matéria celulósica em energia.

A fermentação pré-gástrica também tem suas desvantagens. Apesar da ocorrência do processo fermentativo, apenas 50-70% do nitrogênio microbiano representa proteína disponível para o organismo animal. O restante está ligado a estruturas da parede celular e ácidos nucleicos. A amônia é sempre um subproduto e as proteínas de mais alta qualidade são quebradas em proteínas de menor qualidade a partir da fermentação. A fermentação de carboidratos resulta na produção de calor e de metano. Apesar disso tudo os ruminantes utilizam a celulose como fonte de energia de maneira muito mais eficiente que os monogástricos. Além disso, a fermentação dos monogástricos acontece nos sítios de absorção. Os AGVs são utilizados pelos fermentadores do intestino delgado, entretanto, a proteína microbiana é perdida nas fezes, a menos que a coprofagia seja praticada.

A eficiência relativa (energia extraída do alimento expressa como relação das energia líquida e disponível) dos ruminantes versus não-ruminantes está relacionada com a qualidade da dieta. Ruminantes adaptados a dietas pobres em fibra de qualidade apresentam desempenho comparável ou melhor que o desempenho de não-ruminantes sob a mesma dieta. Grandes animais têm maior habilidade que pequenos animais em utilizar o nitrogênio não-protéico. O conhecimento do conteúdo de parede celular dos alimentos é imprescindível para essa comparação. Os alimentos devem ser suficientemente não lignificados para suprir a energia dietética requerida pelo ruminante a partir dos carboidratos celulósicos.

A eficiência com que os animais utilizam os alimentos é a principal área de pesquisa e aplicação porque envolve não apenas a comparação da eficiência produtiva dos diversos animais como também a avaliação das diversas fontes alimentares. Essa eficiência pode ser medida por unidade animal ou por unidade de área. Isto vai depender dos custos relativos ao animal e à terra.

A necessidade de avaliar o recurso alimentar é um fator importante tanto para a eficiência animal como para a capacidade de suporte da área. Este último ainda envolve a produção forrageira, sua qualidade e a eficiência do animal em utilizá-la. A máxima produção por unidade de área também depende do pastejo da gramínea isolada ou em consorciação com outras e da(s) espécie(s) animal (is). O aumento de produtividade por área a partir da combinação de bovinos, caprinos e ovinos indica os benefícios dos sistemas mistos. Todos estes aspectos são ignorados quando é considerada a eficiência individual do animal.

Uma segunda comparação é entre as espécies animais e suas respectivas habilidades em utilizar os recursos alimentares. A maior parte dos experimentos de nutrição utilizam animais estabulados: bovinos de corte e de leite (ruminantes) e suínos e aves (não ruminantes). Os monogástricos, particularmente, são tidos como competidores de alimentos com as populações humanas devido ao alto consumo de concentrados. A idéia de se trabalhar com fontes alimentares alternativas para os animais que não são utilizadas para a alimentação humana pode ser uma solução para essa discussão.

A eficiência alimentar dos animais dentro deste universo adquire grande importância porque pode resultar em um adequado desempenho animal. Os monogástricos apresentam maior eficiência na digestão de concentrados que os ruminantes na medida em que os processos fermentativos reduzem a eficiência. Vacas convertem sua alimentação em produção de leite mais eficientemente que em carne. Essa conversão, entretanto, não é tão eficiente quanto a conversão alimentar em carne dos suínos. Os bovinos requerem mais fibra dietética para a função normal e assim utilizam o conteúdo celular disponível menos eficientemente. Sua menor eficiência é devido as dietas serem mais baixas em densidade calórica. Assim, nem todas as substâncias dietéticas são substrato para a fermentação ruminal.

Ao longo dos anos a eficiência alimentar dos ruminantes aumentou em função do aumento na quantidade de concentrado nas dietas, aumento no nível de consumo alimentar e diminuição das perdas de energia para as atividades de manutenção. Tudo isso resultou em maior produtividade. A inclusão de dietas muito ricas em grãos a partir da década de 50, particularmente utilizando o milho, trouxe também sérios problemas metabólicos aos rebanhos comerciais como acidose ruminal, paraqueratose e abscessos hepáticos. A experiência negativa da utilização de concentrados em excesso trouxe a informação do limite mínimo de fibra requerido para a função digestiva normal.

Alimentar ruminantes com concentrados resultou na mesma discussão que já existia para os não ruminantes, a competição entre humanos e animais por alimento. Isso praticamente só acontece nos países desenvolvidos onde os preços dos concentrados apresentam-se menores que os de forragens. Nos países em vias de desenvolvimento os alimentos para os animais domésticos não servem para a alimentação humana. Aproximadamente 50% da energia fotossintética nos cereais encontram-se na palha e porção **stover**, não aproveitáveis para a alimentação humana. Infelizmente, a maior parte dessa fonte forrageira não é utilizada.

Nos países em vias de desenvolvimento os trabalhos direcionam-se para o aumento da utilização de forragens e fibra já que os ruminantes podem explorar seu verdadeiro nicho econômico e ecológico. Sessenta e quatro por cento do território mundial é impróprio para a agricultura e produção de grãos. Assim essa área poderia ser utilizada para a produção animal. Os subprodutos de cereais e os pastos são as duas principais fontes de energia alimentar que não servem para a alimentação humana sem antes terem sido processadas pelos ruminantes. Necessário se faz associar a “agricultura animal” com a “agricultura das plantas” para tornar esta última mais eficiente.

### 3. Utilização da celulose

Uma tecnologia fermentativa poderia ser desenvolvida para utilizar a matéria celulósica da madeira. Os produtos poderiam ser açúcares de degradação enzimática ou proteínas e outros produtos feitos por micróbios ruminais tais como álcoois ou metano. A utilização da celulose, entretanto é limitada pela lignificação. Processos caros poderiam ser utilizados para remover a lignina e resultar em carboidratos residuais mais digestíveis. A celulose também poderia ser utilizada para a produção de papel e de biogás (metano). A produção de um xarope celulósico oriundo da madeira conteria mais pentoses de hemiceluloses o que limitaria o seu uso como alimento para os monogástricos. Esse xarope poderia ser um substituto concentrado para ruminantes ou então poderia ser fermentado com uma fonte de nitrogênio para produzir uma proteína celular isolada que poderia ser um alimento para monogástricos, inclusive para seres humanos. Os custos dessa transformação, entretanto ainda são muito altos, mas seria uma excelente fonte alimentar para os animais sem competirem com os alimentos para seres humanos. Um sistema de pastejo envolveria muito menos energia e força humana que a produção dessa proteína celular isolada. A chave está na eficiência de utilização das gramíneas.

## Capítulo 2 – Conceitos Nutricionais

### 1. Valor nutritivo

Os alimentos não são iguais na capacidade de atender aos requisitos de manutenção, crescimento, reprodução e lactação. Eles suprem energia e nutrientes essenciais na forma de proteínas, vitaminas e minerais. Energia e proteína são os principais limitantes, mas algumas características como tamanho de partícula podem ser importantes no momento de entender o aproveitamento dos alimentos pelos ruminantes. Em pequenos animais a resposta pode depender de complexas interações entre a composição da dieta, sua preparação e o conseqüente valor nutritivo.

Os animais domésticos são alimentados sob regimes que lhes tragam máxima produtividade. Atendem-se os requisitos de energia e proteína e as deficiências minerais são supridas por suplementação. Para animais silvestres e animais domésticos em livre pastejo os requisitos necessários para a sobrevivência, crescimento e reprodução devem ser entendidos mais profundamente. Na nutrição humana e de animais de estimação a nutrição para a produção está em segundo plano. O interessante é nutrir adequadamente pois a obesidade pode ser um fator de diminuição do tempo de vida. Animais de produção não vivem o bastante para sofrer estas conseqüências. As dietas dos animais atendem os nutrientes essenciais e o suprimento de vitaminas, minerais e proteínas são critérios de avaliação.

Os nutrientes essenciais normalmente incluem água, energia, minerais, vitaminas e aminoácidos. No caso dos ruminantes os aminoácidos são considerados dentro dos requisitos de proteína bruta já que as bactérias conseguem sintetizá-los. O mesmo acontece com as vitaminas solúveis em água. As vitaminas do complexo B e a vitamina K são sintetizadas pelos microrganismos do rúmen e são, portanto relacionadas com a capacidade de síntese microbiana. A vitamina C é destruída no rúmen, mas os ruminantes têm a capacidade de sintetizá-la.

Os ruminantes adultos requerem fontes externas de vitaminas lipossolúveis (A, D e E) assim como ácidos graxos essenciais e minerais. Herbívoros silvestres podem apresentar mais altos requerimentos destas vitaminas. O uso do NRC para eles pode representar subalimentação. Ruminantes jovens requerem os mesmos aminoácidos e vitaminas que os monogástricos. Vitaminas e aminoácidos limitantes específicos podem ser um problema para fêmeas de ruminantes em lactação sob alto stress ou produção de leite. Estes fatores interagem com a eficiência do rúmen e com a própria alimentação.

O valor nutritivo é convencionalmente classificado pelos nutricionistas de ruminantes em três componentes: digestibilidade, consumo alimentar e eficiência energética. A aplicação prática da avaliação dos alimentos assume que eles são variáveis e as respostas animais são comparativamente reproduzíveis. A digestibilidade é muito mais avaliada que a eficiência ou o consumo, sendo que o consumo e a eficiência são mais responsáveis pela resposta animal total. Acontece que a eficiência e o consumo oferecem muitas variações entre os animais e assim, o estabelecimento dos valores alimentares relativos para estes componentes é mais difícil que para a digestibilidade. Assume-se que a eficiência e o consumo relacionam-se com a digestibilidade. Isto, entretanto, nem sempre é verdade. A resposta do animal em diferentes digestibilidades pode ocorrer pela compensação em comer mais alimento de mais baixa qualidade. O volume e as lentas taxas de digestão limitam a quantidade ingerida deste tipo de volumoso.

Outras características podem ser importantes para a avaliação do valor nutritivo sem serem características bromatológicas. Densidade calórica, tamanho da partícula, solubilidade no rúmen, capacidade tamponante e as propriedades de superfície das partículas fibrosas (i.e., capacidade de hidratação)

influenciam os efeitos fisiológicos da ingesta no trato gastrointestinal. Estes fatores também podem ser modificados pelo processamento alimentar.

## 2. Digestibilidade

O balanço de matéria perdida na passagem através do trato digestivo é o que melhor mensura o aproveitamento de um alimento. Acontece que as fezes não contêm apenas o alimento não digerido, mas também produtos metabólicos como bactérias e perdas endógenas do metabolismo animal. A digestibilidade aparente é o balanço dos alimentos menos as fezes. A digestibilidade verdadeira é o balanço entre a dieta e os respectivos resíduos alimentares que escaparam da digestão e chegaram nas fezes, excluindo os produtos metabólicos. O coeficiente de digestibilidade verdadeira é sempre mais alto que o da digestibilidade aparente. Em dietas totais, proteínas e lipídios sempre têm perdas metabólicas nas fezes. Para fibras e carboidratos não há perdas metabólicas nas fezes e por essa razão os coeficientes de digestibilidade aparente e verdadeira são iguais. Resíduos alimentares que ultrapassam o trato digestivo intacto são chamados de verdadeiramente indigestíveis. Sua identificação é complicada porque parte do material indigestível que chega nas fezes foi originado na fermentação ruminal (figura 2.1, pág. 8).

A matéria microbiana é derivada da fermentação dos resíduos alimentares e do material endógeno secretado (uréia e muco proveniente da saliva) que pode não ser facilmente distinguível dos produtos microbianos. Os produtos da fermentação são resultantes de uma parte exógena alimentar e uma parte endógena metabólica. Para ruminantes, a proporção de matéria fecal metabólica que é microbiana é de aproximadamente 85-90%.

A significância da digestibilidade verdadeira é que ela representa aquela parte do alimento disponível para a digestão pelo animal ou pelas enzimas microbianas. Os métodos *in vitro* de determinação da digestibilidade dos alimentos estão mais relacionados com a digestibilidade verdadeira na medida em que não estimam a matéria endógena fecal. As perdas metabólicas também são influenciadas pelo estado fisiológico e condição do animal.

## 3. Medindo o consumo alimentar

O consumo *ad libitum* como um fator de qualidade alimentar é o principal fator que afeta a resposta animal, particularmente a eficiência. As medidas de consumo variam em função da variabilidade animal (espécie animal, status nutricional, categoria animal, demanda energética, idade, sexo), palatabilidade e seleção da forragem.

As medidas de consumo *ad libitum* normalmente são feitas com animais estabulados juntamente com ensaios de digestibilidade. O alimento é fornecido de 15-20% da quantidade requerida. Admite-se no consumo voluntário que será administrada uma quantidade tal de alimento que produzam sobras. A composição bromatológica das sobras diferencia-se da dieta total na medida da seleção alimentar praticada pelo animal. A seleção pode ser restrita por consumo reduzido, por corte, compressão, moagem ou peletização da dieta. Esta prática, entretanto, pode desviar os resultados das condições alimentares reais. Ovinos e bovinos podem alterar seu consumo por nenhuma razão aparente. É por essa razão que os ensaios devem ser conduzidos por diversas semanas a fim de que seja estabilizado o consumo e diminua-se essa variação.

Tradicionalmente a aceitabilidade alimentar e os ensaios de digestibilidade são conduzidos em um nível de alimentação abaixo do consumo *ad libitum*. Este nível controlado denominado de *consumo restrito* não é necessariamente abaixo dos requisitos de manutenção dos animais mas usualmente próximo a ele. O

grande defeito deste tipo de ensaio é assumir que o consumo em manutenção é constante. Este consumo pode variar dependendo dos custos energéticos impostos pelo ambiente. Alguns ajustes são recomendados pelos trabalhos de Robbins (1993) e Fox *et al.* (1990).

O consumo alimentar muitas vezes é expresso em função do tamanho metabólico assumindo que o consumo é uma função dos requisitos metabólicos. O tamanho metabólico é proporcional a  $\frac{3}{4}$  do peso vivo das espécies animais. Dados experimentais demonstram uma relação do consumo com o tamanho do corpo e como percentagem do peso vivo dos animais. Uma adequada descrição do consumo alimentar deve incluir não apenas a quantidade de alimento consumido, mas também o peso vivo e outras informações relativas ao status nutricional e à demanda energética.

Uma técnica experimental que procura corrigir as diferenças de apetite entre os animais experimentais mede o consumo relativo de uma forragem teste. Uma forragem padrão é fornecida para todos os animais e os consumos das forragens teste são registrados como uma proporção da forragem padrão. Um dos problemas desta técnica é que as plantas fibrosas variam em função do ambiente em que estão crescendo e assim a forragem padrão geralmente não é reproduzível. Osbourn *et al.* (1974) trabalhando com novilhas adultas constataram que existe variação individual de consumo mesmo para animais padronizados (mesmos sexo, peso e idade) e que esta variação é representativamente maior quando os animais estão consumindo forragens de mais alta qualidade do que quando estão consumindo forragens de mais baixa qualidade.

O Índice de Valor Nutritivo (IVN), produto dos relativos consumo e digestibilidade, foi sugerido por Crampton *et al.* (1960) como medida da produtividade de um alimento. Este índice estima o consumo de nutrientes digestíveis em uma base que daria números reproduzíveis de uma função contendo consumo e relacionada com a qualidade alimentar mais realista com a produção animal. O problema de um alimento padrão universal continua sem solução.

#### 4. Palatabilidade

O principal problema da avaliação do consumo de um alimento reside nas razões pelas quais um animal pode recusar um alimento. Uma das razões é a palatabilidade (prazer em ingerir um alimento). Como os animais não comunicam os seus gostos e desgostos tornam-se difícil distinguir se foi a palatabilidade ou se foi uma razão fisiológica que causou a rejeição.

Entende-se que a palatabilidade é a escolha livre do animal por um alimento dentre outros que foram oferecidos no cocho ou em piquetes divididos em parcelas experimentais de pastejo de forragens teste. Estes tipos de ensaios são conhecidos como ensaios de cafeteria. O consumo dos alimentos é individualmente anotado e a classificação da preferência é baseada nos consumos comparados dos respectivos alimentos. Os experimentos que determinam a escolha dos alimentos pelos animais não são de muito fácil execução, mas alguns deles já demonstraram que ovinos distinguem cores e vacas de leite escolhem de acordo com o cheiro e com o sabor (Munkenbeck, 1988).

A palatabilidade compreende também a escolha das melhores porções do alimento. Isso acontece principalmente quando o alimento é fornecido à vontade. Um bom exemplo é a escolha de folhas em detrimento aos talos. A palavra aceitabilidade normalmente se refere aos aspectos de qualidade que refletem a palatabilidade, o consumo voluntário e o grau em que os diversos tipos de plantas são comidos em relação a sua abundância em experimentos de pastejo.

A seleção é uma fonte de variação que mede o consumo observando que as porções mais palatáveis são comidas primeiro. É esta seleção que resulta em diferenças na composição bromatológica das sobras. A seleção de forragens reflete a diferenciação morfológica e nutritiva das plantas. Sem diferenciação não haveria pastejo seletivo. Variações entre as espécies, número de espécies de plantas disponíveis, o ambiente de crescimento da planta e a idade e maturidade da forragem. A seleção e o consumo variam também em função de alterações da oferta de forragens e variações nas taxas de lotação. Um último fator que determina a

seleção é o próprio animal. O animal tem o desejo e a habilidade de selecionar. A habilidade varia com as espécies animais e o desejo pode ser regulado pela fome e pela disponibilidade de alimentos. Geralmente um animal faminto é menos seletivo.

## 5. Energia metabolizável e eficiência

Subtrair a urina e as perdas de metano da energia digestível total é a maneira clássica de calcular a energia metabolizável. A partir desta subtração temos a substância metabolizável e a energia disponível para o animal. A energia metabolizável (quantidade de nutrientes metabolizáveis expressos como energia) é a mais importante fonte de avaliação dos alimentos e de expressão de requisitos de monogástricos. No caso dos ruminantes ocorrem alguns problemas nesta determinação em função das perdas calóricas características destes animais (Tabela 2.2, pág. 10).

As perdas microbianas compreendem os alimentos não digeridos e a matéria microbiana e endógena. As perdas metabólicas fecais compreendem as substâncias endógenas e microbianas; as perdas com metano são inteiramente de origem microbiana, primariamente derivada de substâncias alimentares. As perdas urinárias são originadas de compostos endógenos. Fezes e urina não representam uma significativa divisão das perdas endógenas. A divisão se baseia nas propriedades fisiológicas de solubilidade e tamanho molecular. Substâncias não metabolizáveis e indigestíveis de baixo peso molecular como fenóis dietéticos e óleos essenciais podem ser absorvidos e excretados na urina com quase nenhuma alteração. Essas substâncias não aparecendo nas fezes podem parecer que foram “digeridas” quando na verdade elas passaram para urina sem que a energia advinda delas fosse extraída.

De forma prática, a estimativa acurada da EM é limitada pela dificuldade analítica em calcular a produção de metano, que é usualmente estimada. As perdas na urina, com a liberação de metano e com o incremento calórico depreciam a eficiência animal. Subtraindo-se o incremento calórico da energia metabolizável temos a energia líquida, o conteúdo energético dos alimentos que se apresenta disponível para a manutenção e produção. Para que os animais produzam é necessário que pelo menos os custos de manutenção sejam supridos. Acontece que o valor energético dos alimentos para a manutenção é mais alto que o correspondente valor para produção. O incremento calórico pode representar uma desvantagem para os animais que vivem em regiões tropicais: o stress calórico e mudanças nos valores relativos dos alimentos de baixa qualidade que induzem grandes incrementos calóricos.

## 6. Alimentos

Os alimentos são divididos em forragens e concentrados. Os concentrados são alimentos de alta qualidade com baixo conteúdo fibroso como os cereais e subprodutos agroindustriais que contêm uma alta concentração de energia digestível por unidade de peso e volume. Forragens jovens podem apresentar uma qualidade equivalente a essa definição de concentrados. Foi por essa razão que se adicionou o conceito de que os concentrados apresentam menos de 18% de FB. Esta divisão continua imperfeita porque não considera a lignina e as hemiceluloses. As forragens são caracterizadas pela fração de parede celular que elas contêm, entretanto, pequenas quantidades de parede celular dos concentrados também contribuem para a caracterização fibrosa das dietas. A tendência agora é buscar compilar os diversos sistemas de classificação dos alimentos em torno do valor nutritivo de cada alimento. As nomenclaturas seguem os seguintes sistemas: *American Association of Feed Control Officials* (AAFCO), normalmente associado com subprodutos industriais; terminologia de L.E. Harris da Universidade Estadual de Utah através do *International Feed*

*Institute*, atualmente *International Network of Feed Information Centers* (INFIC). Outros sistemas são apresentados pela FAO e pela USDA. O NRC adota parte da nomenclatura de Harris *et al.* (1967).

## 7. Classificação das forragens

Sistemas que descrevem a qualidade das forragens ainda não são totalmente satisfatórios. Os problemas da descrição variam com as espécies de plantas e com suas características morfológicas. A maior parte das plantas destinadas a alimentação de ruminantes são angiospermas e pertencentes a duas famílias: gramíneas e leguminosas. As forragens angiospermas são divididas em gramíneas, legumes (herbáceos), ervas de folha larga e árvores e arbustos. Estes termos referem-se em parte às características morfológicas das plantas.

As gramíneas contêm muita matéria lignificada em suas folhas. As leguminosas e alguns arbustos apresentam-se como pequenas árvores em miniatura. A relação folha : caule de plantas herbáceas é um importante fator de qualidade assumindo que as folhas devem ser de melhor qualidade que os caules. Este índice é mais utilizado para descrever a qualidade de leguminosas que de gramíneas.

Ainda são necessários sistemas que quantifiquem o valor nutritivo das diversas partes das plantas forrageiras. Isto ainda é muito difícil em função da diversidade das gramíneas e leguminosas utilizadas na nutrição animal. O sistema INFIC tenta agrupar descrições uniformes para todas as forragens (Tabelas 2.3 e 2.4). Isto ainda não é o ideal. O sistema proposto nas tabelas 2.5 e 2.6 (páginas 13 e 14) seriam ideais para a classificação das forragens porque dividem as gramíneas e leguminosas por grau de maturidade, valor nutritivo, descrição física e composição típica em PB, FDN e FDA. Apesar destes sistemas serem mais racionais, são pouco utilizados na nutrição de ruminantes.

## 8. Estádios de desenvolvimento da planta

A importância da descrição do estágio vegetativo da planta forrageira está em perceber que variando os estádios de desenvolvimento, varia também a composição líquida total. Esta variação cria uma base para o potencial seletivo alimentar. A Universidade de Cornell já desenvolve um modelo de avaliação do estágio vegetativo da alfafa. Neste modelo as medidas são realizadas por estágio médio por contagem (MSC) e por estágio médio por peso (MSW), que é mais acurado.

As características descritivas que identificam as partes que compõem as partes aéreas das plantas são as seguintes:

*Estádios vegetativos:* nos primeiros estádios de desenvolvimento, as estruturas reprodutivas ainda não são visíveis na alfafa. Folhas e caule caracterizam o crescimento vegetativo.

- Estádio 0: Vegetativo Inicial
- Estádio 1: Vegetativo Intermediário
- Estádio 2: Vegetativo Final
- Estádio 3: Brotamento Inicial
- Estádio 4: Brotamento final
- Estádio 5: Florescimento Inicial
- Estádio 6: Florescimento Final
- Estádio 7: Fase de sementes inicial
- Estádio 8: Fase de sementes tardio

- Estádio 9: Fase de sementes maduras

A avaliação dos estádios depende de uma amostra de campo representativa. Dois métodos são utilizados para calcular o estágio médio de desenvolvimento da alfafa. O primeiro é o estágio médio por peso (MSW), que é baseado no peso seco da forragem em cada estágio. O segundo é o estágio médio por contagem (MSC), que utiliza o número de caules em cada estágio para quantificar a maturidade. Cada processo requer uma amostra aleatória de pelo menos 40 caules de alfafa. Uma amostra representativa de caules de alfafa pode ser recolhida de uma área quadrada selecionada aleatoriamente ( $0,1 \text{ m}^2$ ) no campo ou por uma distância específica em uma mesma fila. As amostras devem ter 3 cm e deve ser removido o material morto preso à amostra. As amostras podem ser colocadas em sacos plásticos temporariamente ou então serem levadas ao freezer. Para análises depois de congeladas, as amostras devem ser primeiro descongeladas.

Depois disso devem ser separados os caules de acordo com os nove estádios de desenvolvimento. A maior dificuldade reside nesta avaliação subjetiva de classificação individual dos caules. Não devem ser contados os brotos até que eles sejam visíveis. Um alongado cacho de flores deve ser contado como flor se as flores tiverem caído. Dependendo do estágio de desenvolvimento este cacho sem flores pode representar um cacho com sementes. Características de clima, estações do ano, aspecto do caule principal (comprimento) também são levados em consideração no momento da classificação. A contagem de nodos para os estádios vegetativos também considera a população da planta em estudo. Por essa razão provavelmente a contagem de nodos não aumentaria a precisão do sistema. Um outro aspecto que deve ser lembrado é que amostras de forragens jovens contêm diversos estádios. Neste caso uma casa decimal dentro da avaliação diminui a ambigüidade. Esta classificação e contagem fazem parte do sistema MSC.

Para o sistema MSW, os caules devem ser secos a  $65^\circ\text{C}$  até peso constante. O MSC é calculado com a média das categorias de estádios individuais presentes na amostra de forragem e pesadas pelo número de caules de cada estágio:

$$\text{MSC} = \frac{\sum_{i=0}^9 (S_i N)}{C}$$

O MSW é calculado de maneira semelhante exceto pelo fato de que as médias dos estádios individuais são os pesos dos caules em MS para cada estágio.

$$\text{MSC} = \frac{\sum_{i=0}^9 (S_i N)}{W}$$

onde:  $S_i$  = número do estágio (0-9)

$N$  = número de caules no estágio  $S_i$

$C$  = número total dos caules em amostra forrageira

$D$  = peso seco dos caules no estágio  $S_i$

$W$  = peso seco total dos caules na amostra forrageira.

Estudos feitos na Universidade de Cornell revelaram que o estágio médio aumenta de aproximadamente 0,05 para 0,15 unidades por dia enquanto a forrageira cresce rapidamente. Medindo-se pelo método MSW percebe-se um crescimento muito mais acelerado que medindo-se pelo método MSC. Os resultados demonstram, entretanto que os dois métodos são eficientes para quantificar o crescimento da alfafa. Além de que existem equações que permitem a conversão de valores entre os dois métodos. Outras equações relacionam também a composição em matéria seca dos nutrientes da alfafa com o método MSW. Alguns exemplos:

$$\text{PB} = 36,15 - 6,09\text{MSW} + 0,48\text{MSW}^2$$

$$\text{DIV} = 93,67 - 4,29\text{MSW}$$

$$\text{FDN} = 20,62 + 8,03\text{MSW} - 0,59\text{MSW}^2$$

$$\text{FDA} = 17,05 + 3,85\text{MSW}$$

A partir destas equações percebe-se que os métodos MSC e MSW predizem a qualidade da alfafa administrada e de outras plantas forrageiras consumidas em pastejo. Predizer a qualidade das pastagens pode ajudar na decisão do corte além de determinar o quanto de forragem se perde após esse corte.

## 9. Qualidade da forragem

A qualidade das forragens é talvez o mais importante fator que influencia a produtividade dos ruminantes em pastejo ou sob confinamento. A qualidade de uma forragem tem grande relação com a quantidade de fibra dietética que ela contém. A fibra inclui a maior parte da planta que tem de ser processada pelo trato digestivo e que também é fonte de energia para os microrganismos ruminais e assim é importante para proporcionar o adequado funcionamento do rúmen.

A qualidade da forragem tem intrínseca relação com o tipo de fibra necessária para maximizar a função ruminal. A parte lignificada da fibra é indigestível e por essa razão este material não fornecerá substrato para uma adequada ruminação. Além disso, a forragem deve fornecer energia para o crescimento microbiano. O termo qualidade da forragem depende do adequado fornecimento de parede celular vegetal, de sua ótima digestibilidade, e de sua taxa de digestão. A taxa de digestão é importante em virtude de ser determinante da quantidade total de energia alimentar disponível por unidade de tempo. Forragens de baixa qualidade tendem a resultar em baixas taxas fermentativas que atendem apenas aos requisitos de manutenção das bactérias ruminais. Esta condição impõe limites severos no aproveitamento desse tipo de forragem pelo animal.

De maneira geral, as plantas perdem seu valor nutritivo com o avançar da idade pelo aumento da lignificação e pela diminuição na relação folha : haste. Acontece que nem sempre as folhas são mais digestíveis que os caules, além disso, alguns caules como os da cana-de-açúcar acumulam reservas nutritivas com o avançar da idade da planta.

Fatores que influenciam a qualidade dos caules levam em consideração se estes são ocos ou cheios. Se forem largos, o tecido lignificado pode ser mais finamente distribuído. A consequência disso é que o caule é mais digestível. O miolo é muito menos lignificado que o córtex e caules ocos tendem a ser menos digestíveis (p. ex., alfafa). Os caules de gramíneas jovens podem servir de reserva de carboidratos.

Em termos gerais, os cereais e os grãos têm alcançado, no momento do corte, a sua maior maturidade. Conseqüentemente as cascas, palhas, peles do grão podem diminuir a qualidade destas plantas. Da mesma forma existem exceções: a casca da soja e a pele que reveste o grão de milho têm pouca lignina e têm alta digestibilidade. A qualidade das forragens pode variar com a idade da planta, entretanto, outros fatores também devem ser considerados como, por exemplo, o grau de desenvolvimento, produção de sementes e o próprio ambiente em que a planta cresce. Plantas que permanecem no período vegetativo por um longo período podem não diminuir em qualidade.

A fibra deve ser considerada como uma unidade biológica e não como uma entidade química. A parede celular da planta é uma complexa estrutura composta de lignina, celulose e hemicelulose, pectina, algumas proteínas, substâncias nitrogenadas lignificadas, ceras, cutina e componentes minerais. Este material é dividido em matriz insolúvel (lignina, celulose e hemicelulose caracteristicamente apresentando ligações covalentes) e substâncias solúveis (pectina, ceras e proteínas). A parede celular possui a maior parte da planta que é resistente ao ataque de enzimas secretadas pelo trato gastrointestinal dos mamíferos. Apesar da parede celular ser consideravelmente fermentada pela microflora intestinal, raramente é completamente digestível. A completa digestão da parede celular pode ocorrer se os fatores de proteção que inibem a degradação da

parede celular estão ausentes. A fibra usualmente diminui a densidade calórica das dietas. A composição da fibra é nutricionalmente significativa e varia com o tipo de parede celular vegetal.

A fibra tem grande importância na nutrição humana e na nutrição de monogástricos. Os nutricionistas humanos definem fibra dietética como os polissacarídeos e substâncias associadas à parede celular vegetal, resistentes às enzimas digestivas dos mamíferos. As pectinas fogem à regra. São consideradas como substância da parede celular, entretanto são rapidamente fermentáveis e completamente degradáveis pelas bactérias. O grupo total de substâncias resistentes às enzimas digestivas é denominado complexo de fibras dietéticas, embora a verdadeira fibra seja a parede celular insolúvel. Carboidratos não disponíveis em monogástricos são aqueles que não produzem açúcares quando de suas quebras. Os carboidratos do complexo de fibra de fibra dietética são considerados indisponíveis porque quando fermentados os produtos são ácidos graxos voláteis (AGVs) no lugar de açúcares. Neste caso indisponível não é sinônimo de indigestível. Esta definição é mais utilizada para monogástricos, pois neste contexto sucrose e amido seriam considerados carboidratos indisponíveis em ruminantes. Os ruminantes não recebem glicose da dieta e dependem da gliconeogênese para o seu fornecimento de açúcares.

Nem todas as estruturas da parede celular vegetal indigestível são fibras. O algodão é praticamente celulose (fibra) e assim mesmo é completamente digestível. A celulose em determinados tipos de vegetais não é caracteristicamente fibrosa e também é altamente digestível. O valor nutritivo dos alimentos é determinado por dois fatores: a proporção de parede celular vegetal e o grau de lignificação. A proporção de conteúdo celular determina a quantidade de nutrientes completamente disponíveis presentes nos alimentos.

Tabela 2.7 – Classificação das substâncias vegetais relativas ao conceito de fibra dietética

Categoria	Função na planta	Degradabilidade	
		Intestino dos mamíferos	Microrganismos ruminais
Não fibrosos			
Frutanas	Armazenagem	?	Sim
Oligossacarídeos	Armazenagem	Não	Sim
Mucinas	Tecido conectivo	Não	Sim
Taninos	Proteção	Não	Não
Parede celular microbiana			
	Nenhuma	Não	Sim
Complexo fibroso			
Galactanas	Armazenagem	Não	Sim
Gomas	?	Não	Sim
Pectinas	Estrutural	Não	Sim
Fibra Insolúvel			
Hemicelulose	Estrutural	Não	Sim
Celulose	Estrutural	Não	Sim
Lignina	Estrutural	Não	Não
Produtos de Maillard	Nenhuma	Não	Não

Fonte: Kronfeld e Van Soest (1976)

## **Capítulo 3 – Estratégias Alimentares, Taxonomia e Evolução**

### **1. Fontes alimentares das plantas**

A principal fonte de energia de todos os alimentos é a energia solar que os organismos fotossintetizantes armazenam em seus corpos. As plantas verdes, que são autotróficas e podem produzir todas as substâncias orgânicas essenciais para a vida suprimem de nutrientes os herbívoros e outros organismos que se alimentam delas.

O processo líquido da fotossíntese fixa o carbono em substâncias orgânicas. Para que isso aconteça, a vida na Terra requer a reciclagem do carbono fixado através do CO<sub>2</sub>, o qual pode ser reduzido novamente pela fotossíntese. A oxidação do carbono fixado pelos organismos não-fotossintetizantes é necessária para manter o suprimento de CO<sub>2</sub>, sem o qual a fotossíntese pararia. Os organismos aeróbicos não-fotossintetizantes, animais e fungos requerem oxigênio proveniente do processo fotossintético. Um quarto grupo constitui-se de organismos anaeróbicos heterogêneos e simbióticos composto por eubactérias, alguns fungos e protozoários e arqueobactérias que fermentam a matéria orgânica produzindo ácidos graxos voláteis e metano.

A degradação biológica do carbono apresenta limites. Substratos polifenólicos, incluindo lignina e taninos condensados são degradados apenas por sistemas aeróbicos (principalmente formados por fungos). A presença de substratos polifenólicos em ambientes anaeróbicos promove a deposição e proteção de carboidratos associados por muito tempo. Estas relações na cadeia alimentar estão representadas na Figura 3.1 (pág. 22).

As estruturas potencialmente degradáveis dos vegetais existiam muito antes dos organismos parasitas terem desenvolvido enzimas capazes de degradá-las. Os vegetais, em contrapartida, desenvolveram estruturas de proteção, incluindo estruturas celulósicas e componentes polifenólicos como a lignina e o tanino. Uma ampla variedade de substâncias secundárias também ocorre nos vegetais (taninos, alcalóides, terpenóides etc.). Alguns organismos parasitas, como fungos e bactérias, possuem sistemas enzimáticos capazes de degradar a celulose e a lignina mais resistentes. Os vegetais ao produzirem os compostos secundários perdem energia fotossintética porque não têm um sistema metabólico que reaproveite esta energia depositada. Os herbívoros, por sua vez, desenvolveram estratégias para ultrapassar estas barreiras biológicas de degradação.

Os organismos predatórios apresentam enzimas que degradam as substâncias secundárias e também desenvolveram uma taxa de crescimento lenta o bastante para suportarem a lenta degradação destes substratos secundários. Dois aspectos são limitantes nesta degradação: a extensão da possível degradação e a taxa de degradação do material insolúvel. Isto leva a uma lenta liberação de energia alimentar que atendem apenas aos requisitos de manutenção do organismo.

### **2. O fato da matéria celulósica**

A celulose é o mais abundante carboidrato e a sua reciclagem depende da atividade microbiana. Além da celulose, lignina e hemicelulose também contribuem com a reciclagem do carbono. Ao tratarmos de matéria celulósica devemos ter o conceito que lignina e hemicelulose estão presentes.

A matéria vegetal resistente aos sistemas digestivos dos animais encontra-se principalmente na parede celular. A maior parte dos animais carecem de enzimas capazes de degradar a celulose, a hemicelulose e a lignina, com exceção de alguns caracóis e artrópodes que apresentam celulases intestinais, bactérias e fungos que as degradam. A habilidade dos animais em utilizar a celulose, a hemicelulose e a pectina dependem da presença de organismos gastrointestinais que as degradem e da capacidade do herbívoro em manter estes microrganismos e utilizar-se de seus produtos. O uso de substratos de fermentação mais lenta depende do tempo de retenção e da adaptação e evolução de seus respectivos tratos digestivos.

Os ruminantes não são os únicos animais que utilizam a celulose nem também têm a celulose como dieta única. Os carboidratos celulósicos incluindo a hemicelulose são responsáveis por aproximadamente 50% da energia metabolizável ingerida pelos ruminantes. Os ruminantes domésticos, principalmente os grandes ruminantes, são os que mais contribuem com os níveis de CO<sub>2</sub> e metano atmosféricos. O CO<sub>2</sub> atmosférico é principalmente proveniente das combustões e das fermentações microbianas que acontecem nos ruminantes. A maior produção de metano advém dos pântanos naturais, da queima do petróleo, queima de biomassa e por último das perdas animais. Isso acontece porque nos ruminantes os ácidos graxos voláteis, utilizados como fontes de energia metabolizável, são convertidos em metano, mas também em CO<sub>2</sub>. Os equinos, suínos e humanos também contribuem com a produção de metano da Terra só que em menores proporções (< 2%). Estas considerações são importantes para revelar que os ruminantes não são os grandes vilões da liberação de gás metano no planeta. Nos EUA a liberação de metano pelos bovinos representa 1% do total. Além disso, os animais confinados recebem inibidores de metano. Um outro aspecto é que o *turnover* do metano é mais rápido (10-14 anos) que o do CO<sub>2</sub> (50-200 anos) e o metano é produzido a partir do CO<sub>2</sub>, sendo, portanto, uma fonte natural de remoção deste último. A manipulação da liberação de metano pelos ruminantes domésticos tem pouco efeito sobre a liberação líquida de metano no mundo.

### 3. Limites da biodegradação

Os limites físico-químicos da degradação estão relacionados às ligações covalentes entre as unidades constitutivas dos vários sistemas macromoleculares. Todos estes sistemas envolvem um grupo ativo que age sobre o carbono  $\alpha$ , seguido de clivagem e utilização dos subcomponentes (aminoácidos, açúcares ou ácidos graxos).

A evolução dos polímeros polifenólicos, onde os principais são as ligninas e os taninos, representa a maneira como ligações entre unidades se baseia na condensação polifenólica oxidativa a partir de ligações éter ou bifenil, que bloqueiam a ativação hidrolítica e são geralmente resistentes aos modos convencionais de quebra biológica. As análises laboratoriais retardaram o entendimento bioquímico e biológico destes complicados polímeros em virtude de serem utilizados processos laboratoriais que se utilizavam dos mesmos modos de ataque químico.

As ligações não hidrolisáveis da lignina e de outros polifenólicos trouxeram a eles a denominação de substâncias condensadas. Essa característica não hidrolítica, entretanto, não impediu a evolução de fungos e de algumas bactérias que conseguem degradá-los. Substâncias fenólicas simples parecem ser utilizadas por organismos anaeróbicos, enquanto as substâncias condensadas parecem ter as suas quebras limitadas à ação de organismos aeróbicos. A maior parte dos tratos gastrointestinais dos animais apresenta ambiente anaeróbico e assim existe uma limitação na degradação de substâncias resistentes presentes nos vegetais. A lignina, por exemplo, limita o potencial máximo de degradação da parede celular vegetal.

O metabolismo realizado pelos microrganismos na ausência de oxigênio é denominado fermentação. A partir desse processo acontece a conversão de carboidratos em produtos orgânicos como ácidos graxos voláteis, ácido láctico e etanol. Estes produtos retêm a maior parte da energia original do substrato, uma consequência necessária da ausência de oxigênio que seria oxidado liberando energia, CO<sub>2</sub> e água. O grau de

metabolizabilidade anaeróbica do substrato depende da habilidade do metabolismo em manipular o oxigênio contido dentro das moléculas de substrato e assim haver a produção de  $\text{CO}_2$  e de produtos fermentativos.

O uso mais eficiente da energia depositada é através da oxidação aeróbica. A maior parte da matéria orgânica finaliza em degradação aonde o oxigênio é escasso, entretanto os organismos adaptados a essa condição são capazes de aproveitá-los. Estes organismos dividem-se em dois grupos: anaeróbicos facultativos e anaeróbicos obrigatórios. Os anaeróbios facultativos são aqueles que utilizam oxigênio caso esteja disponível.

Enquanto a fotossíntese reduz  $\text{CO}_2$  a carboidratos, o metabolismo anaeróbico resulta na produção de substâncias orgânicas ainda mais reduzidas enriquecidas com carbono e hidrogênio. Estes compostos reduzidos são ácidos graxos, álcoois e metano, excreção dos sistemas anaeróbicos. Substâncias dietéticas com baixo nível de oxigênio serão metabolizadas lentamente ou parcialmente pelos organismos anaeróbicos. Assim, ácidos graxos, ceras e compostos fenólicos não provêm energia para a fermentação ruminal e terminal sendo degradados a metano se o tempo de permanência no rúmen for suficiente para isso. Por outro lado, produtos reduzidos podem ser diretamente incorporados ao organismo sem gasto de energia. Isto se aplica aos ácidos graxos e a alguns esqueletos de aminoácidos. Produtos de fermentação fósfil no solo ou em esgotos podem degradar substâncias não disponíveis à maior parte das fermentações intestinais de animais. Ácidos graxos voláteis são degradados a metano e  $\text{CO}_2$  nas fermentações de dejetos.

Outros sistemas anaeróbicos podem utilizar a fotossíntese para gerar oxigênio a partir do  $\text{CO}_2$  e água ou podem derivá-lo pela redução do sulfato ou nitrito que são ordinariamente uma parte normal das dietas e podem contribuir com algum oxigênio. A quantidade de oxigênio assim derivada é provavelmente uma pequena parte do total de oxigênio orçado na fermentação intestinal.

A energia potencial disponível para os herbívoros proveniente da fermentação gastrointestinal inclui aquela presente nos corpos dos microrganismos e em seus produtos reduzidos como os AGVs (com exceção do metano). A matéria reduzida na forma de AGVs contém ainda grande quantidade de energia armazenada da fotossíntese e essa energia pode ser disponibilizada pela oxidação aeróbica. O metabolismo aeróbico de 1 mol de glicose a  $\text{CO}_2$  e água produz 38 moles de ATP, enquanto o metabolismo anaeróbico (ausência de fotossíntese, nitrato ou sulfato) podem produzir apenas de 2-6 moles de ATP dependendo do organismo fermentador e do sistema ecológico. A grande quantidade de energia não utilizada pelos microrganismos ruminais passa para o organismo aeróbico. Se o metabolismo do rúmen fosse aeróbico ou se o tempo de retenção fosse mais longo em sistema anaeróbico, outros produtos não metabolizáveis além das células microbianas estariam disponíveis e o organismo seria totalmente dependente das células microbianas produzidas. A partir disso percebe-se que a eficiência microbiana é antagônica a eficiência do organismo animal. Um sistema anaeróbico ineficiente que produz um máximo de AGVs e um mínimo de células a partir de uma dada quantidade de substrato produz um máximo de energia para o organismo aeróbico, enquanto um sistema aeróbico que produz células e  $\text{CO}_2$  produzirá proteína e energia apenas na forma de produtos celulares.

Os ruminantes dependem da pré-fermentação dos alimentos pelos microrganismos anaeróbicos e assim as limitações destes microrganismos anaeróbicos também somam para o organismo animal. A energia gasta para a manutenção das bactérias aparece como calor e é eliminada pelo organismo animal. Os substratos com baixas taxas de degradação podem ser eliminados tanto pelas bactérias como pelo organismo porque eles não podem ser retidos por muito tempo no intuito de serem fermentados. Este é o princípio da taxa de limitação. Substâncias muito ricas em carbono e hidrogênio são indisponíveis aos organismos ruminais e também indisponíveis ao organismo, ao menos que ele tenha enzimas específicas para essa ação.

As limitações mais recentes utilizadas pelos vegetais para sua defesa natural são a cutina e a lignina, que são os principais fatores influenciando a qualidade alimentar. Estas substâncias são resistentes à degradação anaeróbica por causa de seu baixo conteúdo em oxigênio e alto em estruturas condensadas, que dificultam a degradação e retardam o catabolismo aeróbico.

Os principais produtos microbianos indisponíveis para o sistema digestivo dos organismos animais são as paredes celulares microbianas e o metano, que o metabolismo do organismo animal não pode utilizar. Em adição, os sistemas digestivos animais carecem de enzimas que possam degradar parafinas de cadeias muito longas e proteínas queratinizadas (Tabela 3.2, pág. 25). A geração de resíduos não degradados tem importância não apenas com respeito a utilização dos nutrientes pelos ruminantes, mas também como subsídio para a utilização de adubos e esterco visando o aspecto da reciclagem dos resíduos e o adequado balanço dos sistemas ecológicos, já que a quase totalidade da matéria orgânica da natureza retorna a CO<sub>2</sub> e água através das bactérias e fungos; os animais reciclam apenas uma pequena parte dela.

#### 4. Interação Planta-Animal

Os herbívoros necessitam das plantas para se alimentar e, em resposta, as plantas se defendem contra os predadores animais. As plantas também dependem dos animais para a dispersão de sementes e reciclagem de nutrientes. Algumas estratégias de defesa das plantas contra os herbívoros são a regeneração rápida após a alimentação de um herbívoro ou a defesa total do retorno do animal a se alimentar dela. Uma planta não pode ser completamente comida e ainda assim sobreviver, mas investir todas as suas reservas energéticas na capacidade metabólica de sacrifícios de proteção e no crescimento potencial (Cap. 6). Os compostos de proteção removem as fontes fotossintéticas do metabolismo potencial e podem ser arriscados para as células que os produzem.

Plantas adaptadas a pressões de pastejo armazenam energia nas raízes e rizomas o que lhes permite regenerar rapidamente sob determinadas condições de água e nutrientes. Similaridade existe em plantas arbustivas exceto para aquelas que possuem tecidos lenhosos mais velhos. Neste caso a quantidade de energia destinada para o crescimento é limitada pelas condições ambientais de temperatura, luminosidade e suprimento de nutrientes. Estes fatores limitantes impõem ajustes nos vegetais empregando ambas as estratégias. Um pesado investimento em proteção pode limitar o crescimento da planta sob condições de estresse. Isto pode levar a aumentos nos valores nutritivos de plantas que dependem do potencial regenerativo (Capítulo 6).

As plantas adaptaram suas partes de acordo com a distribuição de nutrientes. Folhas, especializadas na fotossíntese devem necessariamente possuir requisitos metabólicos na forma de enzimas, que são proteínas e estão sujeitas a tornarem-se alimento animal. O investimento na proteção previne a desfolhação, mas aumentam os gastos das reservas da planta e diminui a capacidade fotossintética.

Gramíneas e leguminosas utilizam sistemas diferentes para lidar com os predadores. As leguminosas retêm pouca matéria estrutural em suas folhas com resíduos de lignina principalmente no caule e nos ramos. As gramíneas, por outro lado, depositam suas reservas nos caules e raízes e suas folhas têm uma estrutura mediana de sustentação (chamam-na de “meia-costela”). A maior parte da lignina e tecidos resistentes estão aptos a ser nesta “meia-costela” e também no feixe da folha que está em volta do caule (contêm reservas em muitos casos) uma proteção. O herbívoro ao aproximar-se da planta e remover a primeira barreira de folhas e caules mais rígidos na frente da planta se depara com as melhores partes próximas ao caule. Gramíneas tropicais apresentam muitas diferenças quanto à disponibilidade de nutrientes e desta maneira oferecem aos herbívoros oportunidades de seleção. Isto acontece mais para gramíneas do que para leguminosas na medida em que as folhas e partes mais expostas das gramíneas tendem a ser mais fibrosas e mais protegidas.

Os herbívoros também possuem suas estratégias. As gramíneas tropicais localizam altas concentrações de lignina nos tecidos foliares. Os herbívoros em contrapartida aumentam o consumo na tentativa de vencer a baixa digestibilidade do alimento aumentando o tempo de retenção. Os ruminantes, por suas vez, especializaram-se na extração de polissacarídeos de parede celular mais lentamente degradáveis, como a celulose. O preço pago é a maior retenção gastrointestinal e conseqüente consumo de forragens mais limitado. Isto acontece principalmente com animais que sobrevivem em ambientes mais frios e mais secos.

Os ruminantes de condições tropicais úmidas são menores e mais seletivos. Graças a essa última característica usam a fermentação ruminal mais como um meio de detoxificar os compostos secundários de baixo peso molecular. A seleção é uma vantagem sobre os eqüídeos e outros monogástricos herbívoros. Todos os herbívoros lidam com compostos defensivos secundários. A estratégia da alimentação espaçada e em menores quantidades (estações alimentares) faz com que haja pequenas ingestões de substâncias prejudiciais especialmente sob condições de ampla variedade de espécies vegetais que lhes permite a seleção forrageira.

A adaptação dos ruminantes a substâncias secundárias é um tópico relevante para a bioengenharia e seus limites particularmente com relação a taninos, isoflavonas estrogênicas, sílica e alcalóides. Muitas substâncias secundárias podem ser metabolizadas por microrganismos intestinais depois de uma adaptação ao alimento de 3 dias a 3 semanas (Cap. 13). Outras adaptações ou ajustes requerem modificações mais extensivas. Dois exemplos: os ruminantes não podem se adaptar a mimosina da *Leucaena* sem a introdução de determinados tipos de bactérias; a lignina não pode ser metabolizada em todos os casos por causa das limitações dos processos metabólicos em ambientes anaeróbicos. Ajustes de evolução das espécies de herbívoros são importantes para o entendimento do comportamento alimentar de animais domésticos e selvagens. O tamanho do animal em relação ao tamanho da planta também é um fator preponderante dentro da seleção de plantas forrageiras. Herbívoros que se especializam em tipos particulares ou em partes de plantas apresentam dentições e comportamentos alimentares mais especializados.

Provavelmente os herbívoros mais importantes em termos de números são os insetos e caracóis, caracterizados como pestes e competidores de alimentos para o homem. Entretanto, suas estratégias alimentares são de interesse. Exceto para os térmitas, a maioria dos insetos não utiliza fibra. Se os térmitas digerem ou não a fibra e em particular a lignina ainda existe controvérsias, entretanto alguns autores comentam que existe uma associação com fungos aeróbicos simbióticos que permite a eles essa utilização. Além disso, eles também consomem enzimas fúngicas e as armazenam para uso nos processos digestivos. Ácidos graxos voláteis são produzidos no intestino delgado dos térmitas havendo conversão dos mesmos a metano e CO<sub>2</sub> e depois a ácido acético. Os caracóis e determinados artrópodes secretam celulasas que agem sobre fontes mais disponíveis e menos cristalinas de celulose.

## 5. Estratégias alimentares e Fontes Vegetais

As proteínas e carboidratos existentes no conteúdo celular vegetal são completamente disponíveis para todos os animais, mas aqueles existentes na parede celular apenas são parcialmente disponíveis para os animais que possuem bactérias específicas no trato digestivo para sua degradação. As famílias das plantas exibem diferenças estruturais e morfológicas requerendo dos herbívoros a especialização e o desenvolvimento de diversificação na escolha dos alimentos. Os vegetais oferecem uma ampla variedade de nichos ecológicos aos herbívoros de modo que eles venham a explorá-los.

Hofmann (1973, 1989) classificou os mamíferos herbívoros em três classes baseado em suas preferências alimentares (Tabela 3.3, pág. 27). Langer (1988), por outro lado, classificou estes mesmos animais de acordo com uma faixa que vai de 1 a 6 que complementa a tabela de Hofmann (Tabela 3.4, pág. 27). O sistema de Langer presume que as gramíneas são mais fibrosas que as leguminosas. Isto, entretanto, não é uma verdade absoluta já que no pastejo o consumo de fibra vai depender de quanto de material lenhoso o animal ingere. A maioria dos arbustos contém mais fibra que qualquer gramínea. Um outro sistema, menos satisfatório, é o de Bodmer (1990). Este sistema utiliza a proporção de gramíneas na dieta como um critério de classificação sugerindo uma contínua relação entre o pastejo e o ramoneio que pode não ser linear. O problema deste sistema é o aceite de que os pastejadores sejam menos seletivos que os ramoneadores. Podem existir pastejadores bem seletivos e ramoneadores menos seletivos como os elefantes. As girafas são provavelmente menos seletivas que os pequenos ruminantes em pastejo. A girafa tem uma grande

capacidade digestiva que lhe permite ser mais tolerante a ramos de baixa qualidade nutritiva. Em contraste, os antílopes parece ser um pastejador bem seletivo. Os selecionadores de concentrado não toleram grandes quantidades de fibra e são limitados na alimentação quando ingerem porções de vegetais com fibra de baixa qualidade. Alguns consumidores intermediários passam grandes volumes de alimento pelo trato digestivo e usam de forma limitada os componentes de parede celular preferindo a ingestão de suficientes quantidades de porções mais prontamente disponíveis. Eles são adaptados tanto ao ramoneio quanto ao pastejo. Os consumidores de forragens podem digerir os componentes de parede celular (ruminantes em pastejo e grandes herbívoros monogástricos).

Os consumidores intermediários modificam o consumo alimentar de acordo com a disponibilidade de forragem e são muito mais versáteis do que os selecionadores de concentrado ou os pastejadores obrigatórios. Quase sempre comem forragens jovens. Alimentam-se também de ramos. Algumas vezes podem ser seletivos dependendo das categorias de forragem disponíveis em seu habitat. Os animais de clima tropical são mais seletivos que os de clima temperado dada a diversidade de espécies de plantas forrageiras existentes nos trópicos.

O comportamento alimentar dos herbívoros pode ser ilustrado a partir de duas classificações (Figura 3.2, pág. 28). Espécies intermediárias como os caprinos têm considerável versatilidade no seu comportamento alimentar. Os caprinos são consumidores seletivos, mas são inferiores aos bovinos e ovinos quanto a digestão da fibra, a despeito de sua fama de ser capaz de digerir qualquer coisa.

Os consumidores de forragem e volumosos incluem (em ordem decrescente quanto a necessidade de água) os consumidores de gramíneas frescas, consumidores de forragens e os pastejadores de regiões áridas. Os bovinos de clima temperado são classificados como consumidores de gramíneas frescas principalmente por causa de sua necessidade de ingerir água. Atualmente, quase não selecionam alimentos.

## 6. Taxonomia

Os ruminantes constituem uma subordem dos Artiodáctilos (ungulatos) e são divididos em 4 famílias que compreendem 155 espécies (Tabela 3.5). Os camelídeos compreendem um grupo irmão contido numa subordem separada a Tylopoda. Algumas classificações, entretanto os incluem na Ruminantia. Os tragulídeos não apresentam omaso e por causa disso assemelham-se mais aos tilópodos. Somente um ou dois gêneros dos tragulídeos, girafídeos e antilocaprídeos ainda existem. Antilocaprídeos atualmente são classificados como bovídeos. Todos os antílopes africanos são bovídeos.

Os Bovidae incluem os antílopes africanos, os búfalos, bovinos, ovinos e caprinos. Do ponto de vista alimentar é difícil reuni-los já que são incluídos animais de hábitos alimentares bem diferentes, desde os ramoneadores tropicais aos ruminantes mais desenvolvidos, os pastejadores temperados. Os Tylopoda incluem os camelos do Velho Mundo: dromedários, camelos, alpacas, lhamas, guanacos e as vicunhas. Todos são adaptados a condições de deserto ou áridas ou a condições de montanha ou ambos. Provavelmente apresentam uma captação de nutrientes com qualidade nutricional moderada. Todos os tilópodos “ruminam” e têm um terceiro estômago, tomando o lugar do omaso. Pesquisas sobre a capacidade digestiva destes animais são escassas. Acredita-se que a lhama seja um digestor mais eficiente da celulose que as vacas.

## 7. Evolução dos herbívoros e da fermentação intestinal

Durante o período pré-cambriano, os organismos unicelulares foram as principais formas de vida e foi no início deste período que surgiram as bactérias metanogênicas do tipo procariota e as eubactérias incluindo aquelas que são representadas pelas bactérias ruminais atuais (celulolíticas e outras fermentadoras de

carboidratos anaeróbicas). A simbiose com os herbívoros surgiu na era mesozóica, possivelmente associada aos dinossauros herbívoros. A filogenia evolutiva do sistema retículo-rúmen é ainda desconhecida por causa da ausência de fósseis que sirvam de elo evolutivo. Em todo caso, é evidente que estratégias alimentares e adaptações às fontes alimentares ocorreram. Estas mudanças não ocorreram simultaneamente. A vegetação dominante (cicádios e gimnospermas) deu lugar às plantas que florescem (angiospermas), os dinossauros foram extintos e os mamíferos emergiram como um grande e diversificado grupo.

No estudo da evolução das espécies é sabido que os dinossauros mais evoluídos já apresentavam uma fermentação pré-gástrica e tinham sangue quente. Imaginar, entretanto, que dinossauros de 50 toneladas retinham comida em seus estômagos como os atuais ruminantes o fazem seria admitir perdas de energia na forma de metano de aproximadamente 80% já que o estômago destes animais seria um ambiente semelhante aos esgotos ou pântanos quanto ao trabalho das bactérias. O tempo de retenção não teria menos de 4 dias e nesta situação somente as bactérias metanogênicas sobreviveriam convertendo  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$  e formato em metano. A estratégia da passagem rápida seria algo mais coerente para os dinossauros tal como acontece com os elefantes. Além disso, a vegetação naquele período era altamente lignificada e, portanto, de baixo valor nutritivo. Os animais tinham um alto consumo com um mínimo de mastigação o que lhes proporcionava uma digestibilidade dos nutrientes da ordem de 20%, o mesmo valor da digestibilidade de nutrientes no elefante e pandas.

O desaparecimento dos dinossauros e das plantas associadas a eles eliminou uma variedade de grupos ocupando nichos ecológicos. A maior parte dos mamíferos surgiu no Paleoceno, incluindo os Artiodáctilos (suínos, hipopótamos e ruminantes) e os Perissodáctilos (equínos e rinocerontes). Os ruminantes e os tilópodes surgiram no Eoceno e representavam uma especialização dentro dos Artiodáctilos. Os ruminantes iniciais eram pequenos (< 18kg) e adaptados às condições de florestas, não tinham chifres e não eram efetivos utilizadores de celulose. O aparecimento da fermentação pré-gástrica e da ruminação provavelmente não coincidiu com o desenvolvimento de suas diferentes vantagens conhecidas atualmente. No início, os herbívoros dominantes eram os do tipo cavalo-rinocerontes. Depois este grupo foi sendo substituído pelos ruminantes, depois do Mioceno e talvez mais tarde, no Pleistoceno.

Os modernos perissodáctilos (cavalos e zebras) são pastejadores competitivos, entretanto sua capacidade digestiva é menor. As linhagens que sobreviveram à competição com os ruminantes demonstram que a capacidade digestiva associada com a eficiência no pastejo foi preponderante para a sobrevivência das espécies.

Os ancestrais dos ruminantes provavelmente eram ramoneadores tropicais. Uma hipótese antiga afirmava que a mastigação mais tardia em relação à alimentação permitiu a seleção dos ruminantes porque isso permitia a eles a capacidade de fuga dos predadores. Atualmente acredita-se que essa estratégia serviu para permitir uma detoxificação das substâncias da parede secundária dos vegetais seguida de uma fermentação pré-gástrica em grandes proporções o que lhes permitia uma escolha e adaptação às dietas. O desenvolvimento de plantas angiospermas nas condições tropicais aconteceu em função do aparecimento de compostos secundários que eram tóxicos para os animais não adaptados. Além disso, a fermentação também permitiu a eliminação nos requerimentos dos ruminantes de fontes externas de vitaminas do complexo B e de aminoácidos.

Os pequenos ruminantes modernos selecionam dietas de alta qualidade que permitem a eles a produção de altas taxas de AGVs. O rúmen destes animais já apresenta um aumento da superfície de absorção em função da alta produção de AGVs. Além disso, apresentam uma alta taxa de passagem de concentrados para o abomaso. Isto tudo permitiu a eles a diminuição da capacidade digestiva (rúmen menor) com baixa capacidade de digestão da fibra dietética.

Alguns autores comentam que os antílopes têm uma capacidade digestiva do omaso em regressão. Isto, entretanto, é controverso. A ruminação para eles pode acontecer por outras razões, como para regular as taxas de produção de AGVs. Os selecionadores de concentrado ingerem alimentos com alta energia que lhes permite regular a liberação de carboidratos para a fermentação. Algumas questões sobre o desenvolvimento da ruminação e dos ruminantes continuam sem resposta.

As gramíneas surgiram no Mioceno em regiões de clima frio e semi-árido e exigiam o desenvolvimento de uma fermentação ruminal celulolítica. A partir daí surgiram dois tipos de ruminantes: os cervídeos e os bóvidos. Esta adaptação coincidiu com as mudanças de clima na Terra que resultaram no desenvolvimento de forragens com melhores valores nutritivos. A alternância de climas levou a extinção uma série de herbívoros monogástricos, particularmente nas Américas. O surgimento do istmo do Panamá também levou a competições por alimentos e extinções de espécies animais. A estratégia dos eqüídeos em pastejar em volume com baixa digestão extrativa pode ter sido vantajoso principalmente em climas mais quentes com forragens de mais baixa qualidade, mas a situação pode ter sido bem reversa no Pleistoceno. Os pequenos ruminantes tiveram a vantagem porque eles requeriam menos alimentos e foram mais eficientes na extração de energia. Por outro lado, os eqüídeos existentes podem representar uma viável e contínua evolução do comportamento de pastejo de monogástricos. A coexistência com estratégias alimentares colaborativas contribuiu como principais fatores para a manutenção dos sistemas de pastejo existentes.

Com respeito à evolução do trato gastrointestinal, algumas idéias podem ser inferidas a partir da anatomia dos animais vivos, assim como a partir da embriologia. O rúmen-retículo e o omaso são elaborações de tecidos não secretórios do abomaso. Daí é que vieram as críticas para o uso do termo monogástrico já que o sistema dos ruminantes é uma elaboração de um único órgão. Muitos herbívoros não ruminantes têm complexos estômagos, mas não existe conhecimento sobre a existência ou não de digestão celulolítica verdadeira. Além disso, pode haver fermentação microbiana no intestino delgado de determinados animais. Os fermentadores pré-gástricos aparecem em muitas linhas taxonômicas onde a única explicação está na evolução destas formas. Alguns fermentadores pré-gástricos são pequenos animais que realizam coprofagia (hamster, por exemplo), primatas de pequeno a tamanhos moderados e umas poucas espécies de grandes animais como os hipopótamos. Os ruminantes parecem dominar a ampla faixa de tamanhos corporais dos herbívoros, seguindo a especulação do papel do tamanho do corpo na evolução da fermentação.

## 8. Adaptações dos ruminantes

O advento da fermentação pré-gástrica trouxe conseqüências positivas e negativas. O último caso inclui a necessidade de gliconeogênese e armazenamento de glicose (Cap. 20), a conservação de ácidos graxos essenciais (Cap. 19) e a necessidade de síntese protéica microbiana. As lisozimas dos ruminantes diferem das existentes nos não ruminantes por serem resistentes a pepsina. Os ruminantes ramoneadores e alguns herbívoros não ruminantes possuem fatores ligantes de tanino em sua saliva, ausentes nos ruminantes de clima temperado. É desconhecido o fato das especializações metabólicas e enzimáticas ocorrerem em todos os ruminantes. As observações são limitadas às espécies domesticadas.

Hofmann (1989) notou que os ruminantes selecionadores têm comparativamente glândulas salivares maiores. Tanto os ruminantes quanto os não ruminantes salivam mais quando a eles são administrados alimentos ricos em taninos. Robbins *et al.* (1991) observaram que espécies que pastejam como os bovinos e os ovinos não têm fatores ligantes de tanino na saliva. Estes fatores estão presentes em monogástricos, incluindo o homem e os ratos. A anatomia salivar entre as espécies seguiu uma combinação de diferenças genéticas entre as espécies e efeitos adaptativos às diferentes dietas. A produção de saliva e o próprio tamanho das glândulas salivares podem ser induzidos pelos taninos dietéticos. Essas alterações, entretanto, necessitam de tempo e acontecem em espécies capazes de se adaptarem. A dúvida é se existe um fator de proteção salivar que permite a adaptação à dieta rica em tanino.

A evolução dos diferentes comportamentos alimentares requereu a adaptação de partes da boca e dos dentes relativo ao tipo de vegetação comida e à estratégia digestiva. Algumas pesquisas verificaram que os animais que pastejam têm focinhos largos (são menos seletivos, como é o caso dos bovinos) e as espécies mais seletivas têm focinhos estreitos. Em adição, a característica dos molares para cortar e mastigar é

importante para todos os pastejadores e ruminantes de maneira geral. Alguns selecionadores de grande porte como as girafas têm partes da boca capazes de arrancar e desfazer ramos. As girafas colocam o galho todo em suas bocas. Alguns autores comentam que as girafas são capazes de retirar os espinhos dos galhos de árvores. O índice de hipsodontia (calculado a partir da altura do terceiro menor molar dividido pelo comprimento do segundo menor molar) é muito alto em equinos permitindo a eles uma excelente mastigação já na primeira passagem do alimento, já que eles não regurgitam.

Dentro dos ruminantes, os consumidores selecionadores e os misturadores apresentam intestinos delgados maiores em relação ao tamanho do rúmen e rumens menores em relação ao tamanho corporal. Os selecionadores de concentrado têm um trato digestivo inferior relativamente maior que aquele dos pastejadores. Os selecionadores tipicamente apresentam um rúmen pequeno, omaso pouco desenvolvido e fígado bem desenvolvido (sem dúvida necessário à detoxificação). A estrutura ruminal e dos pilares favorece uma retenção menos seletiva e mais passagem de proteínas e carboidratos disponíveis para o trato digestivo inferior. A relativa importância da fermentação pré-gástrica difere entre as espécies de ruminantes e o trato digestivo inferior é mais importante nos selecionadores do que nos pastejadores. Os dados demonstram que a sobrepassagem (*bypass*) nos ruminantes selecionadores é uma importante função que está ausente nos ruminantes pastejadores.

## 9. As bases para as diferenças entre as espécies e alguma complementação

A especialização é o resultado de uma adaptação evolutiva em resposta a uma particular adaptação a circunstâncias ecológicas. As especializações envolvem características que podem ser desvantajosas. Por exemplo, vacas leiteiras de alta produção não sobreviveriam no ambiente selvagem. Elas sofreriam estresses nutricionais além de outros quando expostas a ambientes que não foram acostumadas como os trópicos, por exemplo, onde a interação planta X animal é bem complexa. Um outro exemplo é que não se imaginaria a 50 anos atrás os grandes confinamentos de bovinos de corte. Eles não são selecionadores de concentrados e, portanto uma série de doenças metabólicas advém deste modo de alimentação. Acontece que o período de vida nos confinamentos também é muito curto e os animais não vivem tanto para sofrer estes problemas.

As pesquisas relatam que a eficiência da digestão celulolítica tem limites que a cinética e a bioquímica ruminais não conseguem ultrapassar. Isto vai depender, entretanto, da composição dos alimentos e seus efeitos sobre a taxa e extensão da biodegradação. A adaptação digestiva dos herbívoros é limitada por sua capacidade de retenção de ingesta por um tempo suficiente para extrair dela os nutrientes. A população microbiana é determinada primeiramente pelo substrato oferecido e secundariamente pela retroalimentação e capacidade do compartimento fermentativo. Os problemas para uma dieta particular oferecem várias soluções morfológicas e de comportamento. O comportamento alimentar em conjunto com adaptações morfológicas da boca e do sistema digestivo constituem uma estratégia alimentar dos animais. Uma baixa taxa de extração pode ser contra-balanceada pelo aumento do consumo alimentar. Isso, entretanto, requer uma regressão da função de retenção seletiva até um nível tolerado de uma taxa de passagem particular com um processo de ruminação mais eficiente. Esta eficiência relaciona-se com o tamanho do corpo do animal. Outras maneiras de redução da passagem de resíduos lignificados indisponíveis são a alimentação seletiva ou a “abertura do trato digestivo” reduzindo o tempo de retenção e aumentando a sobrepassagem do material indigestível. Este comportamento acontece com os ramoneadores temperados e ruminantes tropicais, enquanto o aumento de consumo de matéria de baixa qualidade é mais característico de grandes herbívoros não ruminantes.

A presença de adequados microrganismos celulolíticos depende do suprimento de celulose fermentável. A dieta determina os micróbios presentes no rúmen. A vantagem de retenção no rúmen é perdida se o material retido tem pouco potencial fermentativo para produção de energia. Adaptações acontecem quanto ao hábito alimentar. Ruminantes ramoneadores podem alimentar-se de gramíneas bem tenras e pastejadores como os bovinos podem adaptar-se a dietas ricas em concentrado. Qualquer discussão

sobre as eficiências relativas dos herbívoros deve envolver um entendimento de suas respectivas estratégias alimentares e capacidades digestivas. Espécies adaptadas ao seu ambiente podem ser mais eficientes em sua própria esfera de adaptação do que espécies não adaptadas. A eficiência de adaptação envolve interações entre as características da dieta, organismos ruminais, características do rúmen-retículo e omaso.

Os ramoneadores são ruminantes menos eficientes, apresentam rúmen e omaso menores, enquanto os pastejadores podem ter um consumo mais baixo se a forragem tem baixa qualidade em função de não serem capazes de selecionar as melhores partes da planta quanto a nutrientes. Os ramoneadores parecem ser adaptados a taxas de passagem de forragem mais rápidas digerindo principalmente o conteúdo celular e componentes da parede celular facilmente digestíveis. Em contraste, os pastejadores são adaptados ao consumo de gramíneas, plantas com alto conteúdo fermentável de parede celular que produz considerável energia sob condições de fermentação celulolítica.

Uma outra questão é se a eficiência metabólica varia entre os animais. O metabolismo intermediário entre os homeotermos é praticamente uniforme. As diferenças acontecem quanto a habilidade de aproveitar o alimento em digestão. Exemplos incluem a reciclagem de nitrogênio e a gliconeogênese em ruminantes. Outras variações podem acontecer ao nível de atividade gastrointestinal e alimentar, fatores que afetam o incremento calórico. Dietas ricas em fibra reduzem a eficiência através de um aumento no incremento calórico que é provavelmente uma função de aumento da alimentação e do tempo de ruminação. Os ramoneadores e os selecionadores de concentrado utilizam-se da ingestão de fibras para aumentar a taxa de passagem. Conclui-se, portanto, que a base para a eficiência das diferenças interespecíficas aparentes depende da capacidade gastrointestinal de fermentação e da proporção de dieta que é catabolizada nesta fermentação. Há também o fator de tamanho do animal. Os grandes animais são mais eficientes dentro das espécies porque são mais eficientes na utilização de energia embora não sejam excelentes selecionadores. Têm a vantagem de apresentar uma grande capacidade digestiva. A eficiência também é função do consumo de energia e da diluição para a manutenção das funções de manutenção (energia gasta para a extração de energia de substratos de baixa qualidade).

## Capítulo 4 – Tamanho corporal e Limitações de Ruminantes

### 1. Problemas quanto ao tamanho do animal

O tamanho do animal apresenta limites físicos. Organismos minúsculos geralmente são poiquilotérmicos. Pequenos animais homeotérmicos têm o problema da necessidade de uma produção de calor mínima que mantenha sua temperatura interna e este fator realmente limita o tamanho do animal homeotérmico. As bactérias ruminais são homeotérmicas por causa da regulação de seu ambiente pelo organismo animal. Assim existe maior relação com o ambiente favorável ao animal homeotérmico do que com o tamanho por si só. O lado oposto, o tamanho grande do animal, envolve a perda excessiva de calor e contrastes físicos de suporte e locomoção. Os grandes animais de hoje, com certeza, não têm o maior tamanho possível a eles que provavelmente foi atingido com os dinossauros.

Os limites potenciais para o crescimento resultam de várias funções animais que ao mesmo tempo não são diretamente proporcionais ao tamanho do animal. As funções não lineares tendem a ser geométricas e as funções lineares têm uma relação de força de 0,33 com a massa corporal. A produção de calor (taxa metabólica), por outro lado, é uma função bidimensional da superfície corporal; sua associação prática com a massa corporal é próxima de 0,75. Os órgãos sólidos do trato digestivo também têm uma relação direta com a massa corporal (confiança de 0,66). As funções proporcionais à taxa metabólica provavelmente não são influenciadas pelos pequenos tamanhos tanto quanto são as funções proporcionais à massa corporal. As funções relacionadas com a capacidade digestiva, por sua vez, relacionam-se tanto com o peso corporal quanto com o tamanho metabólico. A pressão exercida pela evolução eliminou limites esperados pelo tamanho. O comportamento de pastejo, por exemplo, não pode ser entendido literalmente como relação direta com o tamanho do animal.

A expressão convencional dos requerimentos animais assume que os requerimentos energéticos são proporcionais ao peso corporal elevado a 0,75, assumindo que as perdas de calor da superfície corporal são a principal função limitante. Esta expressão é válida para relações interespecíficas, entretanto, pode ser deficiente para comparações intraespecíficas como para espécies e categorias de sexo (Tabela 4.1, pág. 41). Apesar desta constatação, é uma prática comum utilizá-la para requerimentos energéticos e dados de consumo. Maior acurácia existiria com o controle do efeito do peso sobre os requisitos animais a partir de um modelo linear que incluísse o logaritmo do peso como covariável.

Limitações físicas baseadas em princípios físicos e químicos são vitais para o entendimento das funções biológicas, entretanto, não são muitas vezes utilizados no seu contexto próprio. A universalidade não deve, todavia, remontar observações de diferenças biológicas reais. Análises de relação da produção de calor com o tamanho corporal indicam que a força de inclinação intraespecífica não são maiores que 0,75, sendo em muitos instantes substancialmente menores. Qualquer força de inclinação menor que 1,0 significa que os pequenos animais requerem mais alimento por unidade de peso corporal para manutenção e funções gerais do que grandes animais. Esse efeito é ainda maior para pequenos animais jovens comparando com grandes animais adultos dentro das espécies. O problema é relevante no estudo dos ruminantes já que o tamanho e a capacidade do trato gastrointestinal são limitantes do consumo e da utilização de dietas forrageiras. Os pequenos animais apresentam ainda menor capacidade de digerir forragens de baixa qualidade em relação aos grandes animais. O tamanho corporal contrasta com a própria função ruminal.

Medidas de capacidade gastrointestinal produzem resultados diferentes dependendo daquilo que é medido e do método utilizado. Existem diversos tipos de medidas, medidas de volume ou de superfície de vários órgãos e pesos de órgãos versus volume entre eles. Medidas de superfície tendem a ser proporcional

ao tamanho metabólico. Pequenos ruminantes apresentam maior superfície papilar por unidade de área ruminal do que os grandes ruminantes, o que lhes permite a produção e o aproveitamento de mais altas taxas de ácidos graxos voláteis (AGVs) (Seção 4.4.4). Retroalimentação e retenção alimentar limitadas também limitam a capacidade digestiva (Cap. 23). Por essa razão, o volume gastrointestinal, o volume ruminal e as medidas de conteúdo ruminal tornam-se objetos de interesse. A figura 4.1 da pág. 41, coletânea de dados feita por Demment e Van Soest (1985), demonstra a sobreposição das regressões lineares de ruminantes e de não ruminantes. Os não ruminantes são classificados como fermentadores intestinais sem ruminação. Todos, entretanto, são similares na capacidade gastrointestinal.

O volume dos órgãos gastrointestinais pode ser calculado enchendo o órgão com água e o fixando em formalina para prevenir estiramento e depois medindo o volume ou peso do líquido; alternativamente, o conteúdo intestinal pode ser medido, pesando o órgão cheio e depois de lavado e retirado seu conteúdo. O peso do órgão é medido, mas lamentavelmente, a composição da ingesta é raramente medida. Lamentavelmente porque uma dieta variável pode induzir variações nas medidas.

Medidas de volume apresentam estimativas maiores do que as medidas de peso da ingesta porque consideram o espaço ocupado por gases. Por outro lado, medidas de ingesta podem não detectar variações devidas à alimentação, nível de consumo ou características dietéticas que podem representar variações consideráveis quando são feitas comparações interespecíficas. Ambos os tipos de medidas são afetadas por peculiaridades individuais.

## 2. Tamanhos dos ruminantes

Os ruminantes variam de 3 a 1000 kg em peso. Suas limitações comparativamente aos monogástricos devem ser consideradas em relação aos problemas de tamanho e suas respectivas estratégias alimentares. Os pequenos ruminantes são especializados na seleção de alimentos. Ao mesmo tempo não tinham grande capacidade de digestão. O inverso acontece com os grandes ruminantes. É bom lembrar que existem exceções para os dois casos. O comportamento alimentar não é linear.

## 3. Modelando limitações de tamanho

A equação de Brody (Kleiber, 1975),  $M = 70 \text{ wt}^{0.75}$ , inter-relaciona o metabolismo do jejum em quilocalorias por dia (M) e o peso vivo em kg (wt). O custo de manutenção atual é aproximadamente duas vezes este fator. A consequência imediata é que os pequenos ruminantes têm um custo por unidade de peso vivo maior que o dos grandes ruminantes. Para manter o mesmo status, a capacidade gastrointestinal em relação ao tamanho metabólico é proporcionalmente maior nos pequenos ruminantes. Se isso não ocorrer os pequenos ruminantes podem equilibrar o status nutricional com uma digestão mais rápida (taxa de passagem mais rápida) ou alimentando-se mais com concentrados.

A relação das capacidades do rúmen-retículo e omaso em relação ao tamanho do corpo também variam com o peso vivo. Conclui-se a partir daí que os pequenos ruminantes são limitados pelas capacidades ruminal e omasal. Para os herbívoros não ruminantes a influência vem dos volumes do intestino grosso, principalmente do ceco. A consequência dessa relação é a limitação do tamanho tanto de ruminantes quanto de não ruminantes. Assumindo que a taxa metabólica determina os requerimentos nutricionais e que o tamanho do intestino limita a capacidade de transformação dos alimentos em nutrientes, a resposta não linear do tamanho do intestino produz altas taxas de metabolismo nos pequenos animais em relação aos grandes.

Assumindo que o intestino é um espaço em que a massa ingerida flui como um líquido, o problema pode ser examinado usando um simples pool cinético. O tempo (T) que uma partícula passa na massa

gastrointestinal (Q) pode ser expresso como  $T = Q/F$  onde F é o consumo por unidade de tempo e Q é a massa de ingesta em kg de MS. Esta equação ignora, entretanto, a retenção seletiva; uma alternativa é considerar a retenção como uma expressão do volume da parede celular e de sua retroalimentação. A quantidade de matéria seca consumida (F) requerida para suprir os custos de manutenção é obtida dividindo-se a equação de retroalimentação ( $T = Q/F$ ) pela digestibilidade (D) já que  $M = FD$ . Assume-se que o custo de manutenção é duas vezes o metabolismo do jejum (70) e que existem 4400 kcal/kg de matéria seca. Assim temos:  $F = \frac{140 \text{ wt}^{0,75}}{4400D}$ ;  $T = \frac{Q}{F} = \frac{4400DC_{dm}Hwt}{140 \text{ wt}^{0,75}}$ , resultando em  $T = 31.4DC_{dm}FHwt^{0,25}$ .

A retroalimentação nada mais é do que a taxa de desaparecimento total dos resíduos alimentares no trato digestivo. A equação final negritada acima contém as variáveis que descrevem a adaptação evolutiva das características gastrointestinais às dietas. A retroalimentação pode ser aumentada, aumentando-se e velocidade da taxa de passagem ou da taxa de digestão. O aumento da velocidade de passagem resultará em perda de matéria potencialmente digestível requerendo uma dieta de alta qualidade. Estes aspectos representam aspectos contrastantes da adaptação das diferentes espécies animais. Aumentando o conteúdo fermentativo (H) ou o conteúdo de matéria seca ( $C_{dm}$ ) efetivamente há um aumento da capacidade gastrointestinal. O aumento no conteúdo de matéria seca trabalha contra os limites de pressão osmótica que as bactérias celulolíticas podem suportar. O efeito do peso vivo elevado a 0,25 favorece os grandes ruminantes com maiores retroalimentações e mais eficiente digestão sugerindo que baixos pesos vivos limitam os ruminantes caso a extração de energia a partir da celulose seja o principal objetivo. Ainda considerando a equação negritada pode-se constatar que modificando a força diferencial da equação (para mais ou para menos que 0,75) leva-se a um aumento da disparidade resultante do tamanho do animal levando a maiores limitações para os pequenos animais. Isso aconteceria principalmente se fossem considerados os respectivos coeficientes para animais jovens ou velhos e se fosse considerado também o sexo dos animais dentro das espécies. O fator de peso vivo elevado a 0,25 provavelmente é um valor mínimo (Tabela 4.1, pág. 41).

Illius e Gordon (1991) modelaram a relação entre tempo de retenção alimentar e peso vivo e chegaram a uma função elevada a 0,27. Este fator foi utilizado para comparar as diferenças comportamentais e digestivas entre ovinos e bovinos. Mais uma vez as equações levaram a crer que os pequenos ruminantes optam pela seleção alimentar e buscam as partes mais nutritivas das plantas. O aparelho digestivo destes animais está adaptado a taxas de passagens rápidas e a baixas digestibilidades. Este grupo inclui os ruminantes que pastejam, animais capazes de digerir gramíneas fibrosas em maior intensidade que a maioria dos não ruminantes de seu mesmo tamanho. Como eles gastam energia para a retenção seletiva e para a ruminação terminam sendo mais sensíveis a forragens de baixa qualidade que os eqüinos, elefantes e pandas. A ótima digestão dos carboidratos celulósicos pelos ruminantes depende da retenção seletiva no rúmen. A diminuição da retenção seletiva leva a perdas fecais de fibra potencialmente digestível. Perdas que são proporcionalmente maiores nos pequenos ruminantes. Acontece que com a retenção seletiva vem o problema da limitação por enchimento, mais severa em dietas de gramíneas de baixa qualidade. Isto se torna um problema para os pequenos ruminantes que têm requisitos de energia e de consumo mais altos em relação à sua capacidade gastrintestinal.

Animais com pesos vivos inferiores a 100kg parecem sofrer maiores limitações sobre a retenção, influenciadas pelo tamanho. Animais de 40 kg, por exemplo, encontram-se na condição em que a seletividade alimentar é a estratégia viável para aumentos na taxa de passagem. Abaixo de 40 kg, grande parte dos pequenos ruminantes é selecionador de concentrados (Fig. 4.3, pág 43). Inúmeros fatores que incluem o tamanho gastrintestinal, a capacidade de enchimento do rúmen, a tolerância à passagem de partículas maiores, a capacidade digestiva, a superfície absorptiva intestinal, a própria estratégia alimentar, a qualidade da forragem disponível e a capacidade gastrintestinal afetam a estratégia alimentar. A cabra preta bedoína utiliza o rúmen como reservatório de água. Esta capacidade faz com que este ruminante controle a taxa de passagem e diminua a extensão da digestão tornando-as aptas a competir com os grandes animais em eficiência digestiva e tolerância dietética.

A retroalimentação ruminal é função do consumo alimentar dividido pelo peso líquido da matéria seca do rúmen. A digestibilidade é limitada, portanto, pelo tempo de retenção (retroalimentação), assim que o contraste de 70% de digestibilidade, 17h de retenção e 15% de matéria seca ruminal torna a capacidade ruminal a principal variável livre. Assume-se que o consumo será dirigido pelos requisitos energéticos. Pequenos ruminantes apresentam proporcionalmente maior área de superfície de absorção possibilitando a fermentação de dietas de mais alta qualidade. No caso destes animais, o volume gastrointestinal parece ser mais limitante que a área de superfície do trato digestivo.

Os ruminantes selecionadores parecem não precisar de rumens repletos como os pastejadores. A figura 4.3 demonstra que espécies pastejadoras têm uma maior proporção de conteúdo fermentativo. Estas observações confirmam a especulação de que os pastejadores são limitados em tamanho pelo tamanho de seus rumens e pela qualidade da dieta. Os conteúdos de fermentação também variam dentro dos indivíduos e das espécies dependendo do apetite e das demandas fisiológicas por energia (p. ex., gestação, lactação e crescimento). Os valores de conteúdos de fermentação para bovinos variam de 10 a 17% do peso vivo. Em geral, quase todos os pequenos ruminantes são selecionadores alimentares e todos os que se alimentam de volumosos e de forragens são em sua maioria grandes ruminantes. Exceções existem, entretanto, um ruminante conhecido como elande tem grande peso corporal, mas são selecionadores.

#### 4. Capacidade digestiva

Diversos ensaios de digestão foram conduzidos com várias espécies para comparar os coeficientes de digestão e demonstrar a superioridade de umas espécies sobre outras (ovinos X bovinos) ou demonstrar a igual habilidade entre as espécies para constatar se dados oriundos de trabalhos com ovinos poderiam substituir os coeficientes de digestão de bovinos. Swift e Bratzler (1959) concluíram que os valores de digestão para bovinos e ovinos foram idênticos (estudos de digestão com ovinos seriam mais economicamente viáveis). Analisando uma base de dados maior, a conclusão foi que os ovinos poderiam ter coeficientes de digestão superiores aos dos bovinos em altas digestibilidades, entretanto poderiam ser inferiores em mais baixas digestibilidades. O ponto de intercessão entre as duas espécies foi de 66% de digestibilidade.

As digestibilidades aparentes são calculadas como perdas de matéria seca entre a boca e o ânus, entretanto as fezes contêm além dos alimentos não digeridos, produtos metabólicos e endógenos que não são parte do alimento. Matematicamente, a digestibilidade aparente é igual a digestibilidade verdadeira menos o componente endógeno metabólico (Cap. 22). Assim, diferenças na capacidade digestiva de bovinos e ovinos envolvem dois diferentes fatores biológicos: menores perdas metabólicas nos ovinos favorecendo altas digestibilidades em dietas de melhor qualidade e menor habilidade em digerir fibra, promovendo menores digestibilidades para ovinos alimentados com dietas de baixa qualidade. Assim, digestibilidades aparentes iguais entre as duas espécies necessariamente não indicam capacidades digestivas e metabólicas idênticas.

A capacidade de digerir a fibra de bovinos, ovinos e caprinos é oposta às respectivas habilidades de seleção alimentar. Os ruminantes mais seletivos tendem a utilizarem mal os carboidratos fibrosos e a utilizarem melhor o concentrado. Os pequenos animais de qualquer classe são usualmente menos aptos a digerir forragem. Os selecionadores de concentrado e os ramoneadores, apesar do tamanho, parecem ser menos aptos a utilizar a celulose. Hofmann (1989) observou que a atividade celulolítica no rúmen de selecionadores é mais baixa que em outros animais. Isto faz com que os pequenos rumens tenham uma menor retenção. Uma comparação de todos estes dados envolve o problema da variação da qualidade das dietas. Prins *et al.* (1983) resolveu isto pela mensuração da extensão máxima da digestão comparando a habilidade das espécies em utilizar a parte disponível da dieta. A ordem classificatória dos animais de acordo com a digestibilidade da proteína é muitas vezes diferente daquela da matéria seca ou da fibra. Isto provavelmente

reflete diferenças em perdas metabólicas e presumivelmente os pequenos ruminantes apresentam uma maior proporção de trato pós-ruminal em relação ao rúmen-retículo.

Foose (1982) apresentou dados de digestão comparativos entre 36 espécies de ruminantes e não ruminantes em diferentes estratégias alimentares. Estes dados mais outros de outras fontes estão representados na figura 4.5 (pág. 47). Eles mostram que a digestão da celulose, o carboidrato mais lentamente digerido, é altamente correlacionada com o tempo de retenção e essa associação é verdadeira para ruminantes e monogástricos. Maiores consumos promoveram taxas de passagem mais rápidas e menores digestibilidades. A retenção é intrinsecamente associada com a digestibilidade (Fig. 4.5). Observar coeficientes de digestibilidade separadamente de outros dados pode sobreestimar a capacidade de pequenos animais e selecionadores.

Um outro problema nos estudos de dietas de selecionadores alimentares é que eles podem deixar sobras de mais baixa digestibilidade e mais alta lignificação. Sendo assim, a dieta comida é melhor que a oferecida. Isto pode explicar alguns dados anômalos na literatura comparando caprinos com ovinos e bovinos. Resultados de estudos de capacidade digestiva de caprinos podem ser classificados em duas categorias: uma demonstra que os caprinos apresentam uma maior capacidade digestiva que ovinos ou bovinos; outra demonstra que os caprinos apresentam uma capacidade digestiva menor ou igual àquelas dos ovinos e bovinos. A maior parte dos ensaios que acreditam ter os caprinos uma maior capacidade digestiva não fizeram uma descrição adequada do controle do consumo ou mesmo realizaram a análise das sobras. Além disso, foram utilizadas forragens tropicais que permitem uma seleção muito grande por causa da ampla variação nutricional das plantas tropicais.

O balanço de digestibilidade aparente não determina se as espécies são diferentes por causa das perdas metabólicas ou por causa de uma habilidade inerente em digerir fibra (parede celular). Os resultados podem variar em função da qualidade da dieta. Os dados de ovinos sugerem que os pequenos animais são menos eficientes na digestão da fibra principalmente em dietas de mais baixa qualidade. Os dados demonstram a possibilidade das digestibilidades de ovinos e bovinos serem semelhantes em determinadas faixas de tamanho e que a desvantagem do pequeno tamanho somente é representativa em baixas digestibilidades. Os selecionadores de concentrado apresentam menores perdas metabólicas que as espécies que pastejam. Olubajo *et al.* (1974) não conseguiram obter dados completos de consumo de gramíneas tropicais por ovinos africanos. As sobras estiveram em torno de 60% da forragem oferecida, e a composição da forragem não foi correlacionada com sua digestibilidade *in vivo*. Em determinados casos como esse, a análise das sobras torna-se obrigatória para a acurácia dos resultados. A mera subtração do peso do alimento não comido em relação àquele oferecido é insuficiente. A tendência em muitos ensaios digestivos é restringir o consumo de maneira que não restem sobras. De qualquer maneira, a não correção do consumo em relação à composição das sobras a fim de se calcular o consumo verdadeiro pode resultar em uma série de anomalias nos resultados, incluindo o aumento nas digestibilidades aparentes da matéria seca e da fibra, melhor balanço nitrogenado e, mais rápida taxa de fermentação *in vitro*. Se o consumo de frações pobremente digestíveis é superestimado, as digestibilidades também serão.

**Tamanho corporal e qualidade da fibra** - A figura 4.7 (pág. 48) compila dados de uma série de trabalhos e analisa a relação do **tamanho do corpo e qualidade da fibra**. Esses dados indicam que celulose de mais baixa digestão proveniente de determinadas gramíneas é fator limitante para todas as espécies. Quando se fornece fibra de melhor qualidade, mesmo para animais com mais de 100 kg, o resultado é a melhor utilização dos carboidratos de parede celular. O tempo de retenção (tempo médio que os resíduos alimentares permanecem no trato digestivo) relaciona-se diretamente com o tamanho corporal tanto em ruminantes como em não ruminantes. Os pequenos ruminantes, entretanto, apresentam maior digestão da fibra que os não ruminantes de tamanho similar sendo mais visível esta diferença quando a celulose das gramíneas for de baixa digestibilidade e menos visível quando as dietas forem constituídas de hemicelulose de gramíneas e de celulose da alfafa que geralmente são carboidratos de mais rápida digestão. Estes carboidratos parecem limitar os animais com menos de 100 kg.

A habilidade dos animais classificados como pequenos selecionadores em digerir os carboidratos celulósicos pode ter relação com a inabilidade de retê-los, ou talvez pela inabilidade dos micróbios celulolíticos em se adaptar ao ambiente intestinal. Geralmente a sobrevivência de um microrganismo intestinal depende do tempo que ele foi gerado. Este tempo pode ter sido menor que o tempo de reciclagem de alimentos na câmara fermentativa do intestino (Cap. 16). A limitada retenção em pequenos animais requer um consumo relativo maior. A estratégia de fornecer material lignificado para obter conteúdo celular altamente digestível traria uma exaustiva digestiva de celulose para esses animais sem resultados promissores. Uma hipótese final é a de que há um nível de digestibilidade da dieta total que limita a função animal por causa dos requerimentos em energia digestível. Isto acontece em dietas com altas digestibilidades para pequenos animais e para a maioria dos selecionadores.

**Pequenos ruminantes** – Os dados de produção de ácidos graxos voláteis são mais altos em espécies de pequenos selecionadores de concentrado em relação aos grandes ruminantes (Fig. 4.8). Apesar de terem altas taxas fermentativas, os pequenos selecionadores não utilizam os AGVs produzidos em sua totalidade resultando em uma menor taxa de energia referente a eles (fig. 4.8, pág. 49) em comparação aos grandes animais, especialmente os pastejadores. A produção cecal de AGVs é maior nos não ruminantes sem fermentação pré-gástrica. Estes animais tendem a remover os carboidratos fermentáveis mais rapidamente. Interpretar que as características fermentativas são, em grande parte, representativas do comportamento alimentar e do tipo de dieta é assumir que as bactérias ruminais respondem à dieta e que a arquitetura e a ecologia gastrointestinais são menos responsáveis pela adaptação e seleção microbiana. Isto é consistente já que altas taxas de produção de AGV refletem a alta qualidade da dieta selecionada. Hofmann sugeriu que pequenos ruminantes seletivamente sobrepõem alimentos concentrados, como grãos e frutas, para compensar o baixo suprimento energético advindo dos AGVs. Este comportamento faz com que os pequenos ruminantes evitem perdas energéticas envolvidas na fermentação microbiana, assim como perdas de metano e calóricas e de partes indigestíveis dos micróbios. Os pequenos ramoneadores são intolerantes a dietas muito ricas em fibra. Esta característica força-os a consumir alimentos que induzam a compactação omasal sugerindo uma habilidade limitada à ruminação. Os pequenos ruminantes compensam a baixa capacidade digestiva evitando o consumo de ramos e de forragens de baixa qualidade. Os pequenos animais não utilizam a estratégia da utilização da celulose como a maioria dos ruminantes provavelmente por duas razões: a primeira pode ser porque eles são adaptados a compostos secundários via microflora que lhes permite uma maior seleção forrageira. Uma outra razão pode ser porque eles têm a capacidade de utilizar a pectina, presente em altas concentrações que servem de alimento para os pequenos ruminantes de florestas. O principal problema para os pequenos ruminantes é a ruminação e a taxa de passagem particular a eles; isto pode ser mensurado a partir de médias de um mecanismo de sobrepassagem especial (Hofmann, 1989).

**Grandes ruminantes** – As vantagens da ruminação podem diminuir com o aumento do tamanho dos animais porque os mecanismos de retenção podem, acima de um determinado tamanho do animal, prejudicar as extrações de energia da dieta. Isto não quer dizer que um animal muito grande necessariamente será um eficiente digestor de fibras simplesmente porque uma baixa taxa de extração (p. ex., baixa digestibilidade) não é um limitante permanente da função animal. Os búfalos realizam a digestão de forragens tropicais e de forragens de baixa qualidade mais eficientemente que os bovinos. O tamanho é responsável pela melhor digestão forrageira em búfalos. A taxa de alimentação também pode influenciar a eficiência aparente. Os pastejadores que apreendem os alimentos e depois ruminam, em uma digestão pulsante, podem ser menos eficientes que aquelas espécies que comem em taxas mais rápidas. O consumo pulsante pode ser menos desvantajoso para pastejadores de gramíneas temperadas porque as temperaturas mais frias podem tornar o incremento calórico mais tolerável. Raças de bovinos de clima temperado são menos seletivas que raças nativas de ambientes tropicais. Uma dieta selecionada sempre é mais digestível que uma que não é, mas isso não implica numa flora ruminal mais eficiente. As taxas de digestão são influenciadas pela composição química e física das substâncias estruturais das plantas. Os tipos de carboidratos presentes nas dietas determinam a distribuição de AGVs no rúmen. A eficiência digestiva, portanto, deve ser entendida à luz da habilidade do animal em selecionar alimentos e a partir da passagem eficiente de matéria não digerida. A

remoção da fibra de baixa qualidade tornará a taxa de digestão um fator pelo qual a matéria digerida rapidamente formará a maior parte da energia digestível, enquanto a passagem da fibra reduzirá a eficiência digestiva da matéria celulósica.

Enquanto os modelos matemáticos esclareceram os menores limites de tamanho, o problema dos mais altos limites permanece. O tempo de retenção aumenta com o tamanho corporal e a digestibilidade é função do tempo de retenção. A retenção também dependerá da qualidade da fibra dietética. Alimentos com fibra digestiva de baixa qualidade resultarão em um tempo de retenção maior que o necessário para a adequada eficiência digestiva. O limite máximo para a retenção é de quatro dias. A partir daí a atividade das bactérias metanogênicas que degradam o acetato pode representar sérias perdas de energia. Por causa dos maiores tempos de retenção, os grandes ruminantes podem extrair nutrientes digestíveis mais lentamente e, em função do maior volume gastrointestinal, podem ingerir volumosos, forragens fibrosas, sendo mais tolerantes a forragens e ramos de baixa qualidade. A magnitude dos requisitos metabólicos dos grandes herbívoros e o tamanho de suas bocas em relação às fontes alimentares disponíveis os limitam no momento de digerir dietas ricas em fibras não selecionadas por causa da dificuldade de ruminação. A ruminação é um processo essencial para a extração fermentativa de energia a partir da fibra retida. Se eles são capazes de ingerir uma quantidade de volumoso suficientemente grande, as baixas qualidades da dieta e de extração tornam-se toleráveis. Elefantes, rinocerontes e hipopótamos estão incluídos nesta categoria. A taxa de fermentação requerida para a manutenção é baixa em grandes animais e pode ser alcançada sem um processamento digestivo especial dos ramos e forragens de baixa qualidade. Por estas razões um limite máximo para o tamanho de ruminantes é 1000 kg.

## 5. Medindo a taxa digestiva

Os trabalhos têm sido direcionados para a melhoria da eficiência microbiana nos ruminantes baseada nos resultados obtidos pelo método do tempo zero de Hungate. Este procedimento mede não apenas a taxa de degradação celulolítica, mas também a produção de AGVs em tempos de fermentação mais curtos. Nestes tempos mais curtos percebe-se principalmente a degradação de carboidratos não estruturais provenientes da ingestão recente de alimentos ou da seleção por concentrados. Medir a taxa de digestão da parede celular é comparar as capacidades digestivas dos inóculos provenientes de diversas fontes alimentares, especialmente forragens padronizadas, disponíveis. A extensão de digestão da parede celular é medida, tanto *in vivo* quanto *in vitro*, em resíduos de parede celular que restaram de vários tempos de incubação. Curvas de digestão de forragens tropicais utilizadas como padrões de inóculos de bovinos de clima temperado alimentados com capim *timothy* demonstraram um *lag effect*. As taxas digestivas foram similares, mas presumivelmente as bactérias no rúmen de animais alimentados com *timothy* requerem um tempo maior para se adaptarem a substratos tropicais. Os resultados indicam que as taxas de digestão podem ser similares entre diferentes espécies animais que comem a mesma dieta. Isto não quer dizer, entretanto, que a digestibilidade da matéria seca será a mesma, porque o tamanho do rúmen e a retenção influenciam a extensão da digestão *in vivo*.

Os primeiros ensaios de digestão demonstraram que o concentrado tem um efeito negativo sobre a digestão da fibra. Esta depressão foi comumente associada com a diminuição da digestibilidade da fibra forrageira já que o concentrado sobrepassa com significativas fontes de fibra. Os experimentos de Colucci *et al.* (1982) indicaram que a depressão da digestibilidade em rações concentradas é devida primariamente a parede celular do concentrado e secundariamente ao amido. A depressão na digestibilidade da parede celular forrageira é um efeito menor que a contribuição advinda dos concentrados. A digestão de ambas as frações da parede celular é limitada pela competição entre as taxas de passagem e digestão. Os microrganismos parecem ser afetados por certos fatores externos. Muitas vezes a inabilidade de culturas mistas de organismos ruminais degradarem substratos é resultado do baixo pH, mas isto não é necessariamente o caso. É possível que os efeitos do pH no rúmen possam desempenhar um papel na indução dos *lag effects in vivo*. A

observação de que os substratos de parede celular são afetados por fontes de inóculos indica uma diferença fundamental na capacidade dos inóculos em digerir a parede celular que não pode ser explicada apenas baseando-se no substrato. As paredes celulares de concentrados são bem menos digeridas que as paredes celulares de forragens submetidas a inóculos de animais alimentados com concentrado. Este tipo de interação é importante em outras situações em que substratos diversos são comidos. Isto pode explicar porque determinadas espécies animais têm predileção por certas plantas em relação a outras.

A característica da fermentação microbiana ruminal parece ser largamente determinada pelo tipo de alimento comido e geralmente concorda com a capacidade digestiva esperada dos animais selecionadores como os veados. Quando compostos secundários estão presentes nos ramos, um ensaio de digestibilidade a partir de inóculos provenientes de animais alimentados com forragens possivelmente subestimar a digestibilidade que pode ser alcançada por animais adaptados. As taxas de fermentação e as características dos micróbios do rúmen não explicam porque certos animais são especialistas em determinadas dietas.

## 6. Capacidade de ruminação

O tempo gasto para a ruminação é geralmente proporcional ao consumo de parede celular. Animais com maiores apetites ruminam menos por grama de parede celular, resultando em um maior tamanho de partícula fecal. Isto pode ser uma resposta paralela adaptativa dos selecionadores de concentrado para consumir mais alimento evitando o limite de enchimento ruminal a partir da maior passagem e menor processamento da ingesta. Esta estratégia inevitavelmente resulta em mais baixa digestão da fibra. Os herbívoros não ruminantes certamente adquirem vantagens com este fator.

A possibilidade da baixa capacidade de ruminação e de enchimento prevenir os ruminantes de adquirir vantagens das dietas fibrosas ainda carece de mais pesquisas para um perfeito esclarecimento científico. Dados quantitativos para ruminantes são amplamente limitados para ovinos, bovinos e caprinos. Udén e Van Soest (1982b) alimentaram ovinos, caprinos, bovinos, eqüinos e coelhos baseando-se em dietas com fenos de gramíneas e descobriram tamanhos de partículas fecais maiores nos não ruminantes. Os pequenos animais passaram partículas fecais menores, sendo que os caprinos apresentaram partículas fecais maiores que as dos ovinos evidenciando a adaptação destas espécies de ruminantes ramoneadores. A produção de partículas fecais menores nos pequenos animais também é resultado da necessidade de passagem de partículas menores por orifícios também menores. Welch *et al.* (1982) demonstraram que existe uma relação linear entre o logaritmo da taxa de ruminação e o tamanho corporal, ilustrando que as taxas de ruminação relacionam o tamanho do rúmen ou do trato digestivo com o peso vivo dos animais. A taxa de ruminação parece ser um limitante do consumo alimentar. Animais mais jovens são mais limitados no consumo e capacidade de ruminação que os adultos. A taxa de ruminação também é um possível fator limitante nos pequenos ruminantes. Uma outra relação encontrada nestes trabalhos é da taxa de ruminação em relação aos requisitos energéticos. Pequenos ruminantes, por exemplo, ruminam mais por grama de alimento, entretanto apresentam maiores requisitos energéticos por unidade de tamanho corporal. Os gastos energéticos são maiores a fim de que a fibra seja bem quebrada a tamanhos diminutos de modo que essa fibra possa passar pelos diminutos sistemas de filtragem digestivos.

Os ruminantes ramoneadores parecem ser mais limitados que os herbívoros não ruminantes em sua capacidade de explorar a estratégia de alto consumo forrageiro e rápido trânsito para alcançar adequados consumos de dietas altamente fibrosas. Esta limitação comumente envolve características anatômicas requeridas para a adequada ruminação: o arranjo de dentes e do omaso. As pequenas capacidades de ruminação dos selecionadores de concentrado e dos pequenos animais de modo geral são comumente compensadas por fatores que levam em consideração o escape ruminal e a sobrepassagem. Do ponto de vista de Hofmann, o orifício retículo-omasal aberto é o “pescoço da garrafa” para a passagem e fluxo proveniente do retículo-rúmen. Este orifício e todos os outros estômagos abertos parecem ser proporcionalmente maiores

nos ruminantes selecionadores comparativamente aos pastejadores. O escape da ingesta através do orifício omasal pode variar em diferentes situações e nos diferentes ruminantes. A proporção de tempo gasto para a ruminação é provavelmente maior nos pastejadores em relação aos ramoneadores que têm de gastar mais tempo procurando por dietas de melhor qualidade.

## 7. Avaliação Integrada

A limitação da capacidade fermentativa poderia ser compensada por um maior conteúdo de matéria seca na dieta; isto permitiria que uma menor capacidade gastrointestinal contivesse mais matéria seca. Translocar mais altas quantidades de matéria seca ruminal pode ser uma forma de adaptação. Os limites para o conteúdo de matéria seca são estabelecidos por pressão osmótica e pH como resultado dos produtos de fermentação. Alternativas para vencer estes obstáculos seria o desenvolvimento de mais superfície epitelial e de sua capacidade absorptiva. Os pequenos ruminantes selecionadores parecem ter alcançado mais altas taxas de fermentação, em compensação seus requisitos energéticos são maiores. Dietas de mais baixa qualidade resultam em taxas de passagem mais rápidas requerendo um reduzido tempo de retenção e um consumo mais alto a fim de que sejam supridos os requisitos metabólicos. Este problema pode ser superado pelo fornecimento de dietas densamente calóricas.

O limite de peso vivo para a adequada capacidade fermentativa será maior para os animais pastejadores (consumidores de gramíneas) do que para os animais que se alimentam de ervas dicotiledôneas, por causa da diferenciação nutritiva entre as diferentes partes das plantas dicotiledôneas em oposição às gramíneas. Os pequenos pastejadores precisarão se alimentar seletivamente, um processo alimentar que é mais difícil com gramíneas menos diferenciadas nutritivamente. Uma alternativa seria admitir que os pequenos pastejadores podem seguir a estratégia dos eqüinos de mais altos consumos e mais baixas taxas de extração, embora no caso da retenção seletiva seria severamente diminuída essa estratégia. Outra alternativa seria o pastejo seletivo. Existem espécies de ruminantes e de não ruminantes que exploram ambas as alternativas. Adaptações similares ocorrem entre os ramoneadores. Os conteúdos de parede celular dos ramos são muitas vezes menores que os das gramíneas e forragens, entretanto contêm pouca parede celular digestível, assim a retenção (exceto como seu limite de consumo) deixa de ser um importante fator na utilização dos ramos arbustivos. Variável tolerância à passagem poderia ser um fator no dimorfismo sexual. As fêmeas têm requerimentos energéticos mais altos durante a gestação e lactação. A estratégia para o atendimento dos requisitos pode ser a alimentação seletiva e, talvez, a taxa de passagem mais rápida.

No caso das gramíneas tropicais, a mais baixa digestão é um fato. Por causa disso, o alto consumo, principalmente evidenciado nos grandes animais, e o pastejo seletivo são estratégias necessárias. As gramíneas tropicais raramente ultrapassam valores de 70% de digestibilidade e declinam para 40% ou menos quando atingem a maturidade. Em função dessa característica das gramíneas tropicais, os pequenos ruminantes tornam-se mais seletivos à medida que as forragens vão envelhecendo. Alternativamente, os selecionadores podem consumir gramíneas apenas enquanto estão jovens (alta qualidade) e depois procuram por ramos e galhos após a queda de qualidade das gramíneas. Este comportamento é característico dos veados em regiões temperadas.

A taxa em que a energia metabolizável deve ser absorvida por unidade de peso vivo para manutenção aumenta com a diminuição do tamanho do animal. Além disso, a taxa de fermentação e a produção de AGVs poderia ser um possível limite de adaptação à função ruminal. A taxa de fermentação é determinada consideravelmente pela composição dietética e pelo comportamento alimentar. A interpretação da figura 4.8<sup>a</sup> é que o pequeno antílope seleciona dietas de melhor qualidade e assim apresentam maiores taxas fermentativas. A quantidade de AGVs é inadequada como fonte de energia para estas pequenas espécies, entretanto o uso da estratégia da sobrepassagem melhora a disponibilidade energética. A produção de AGVs é menos eficiente que a digestão direta (não fermentativa) de carboidratos. Além disso, pode acontecer a

sobrepasse de fontes altamente energéticas como as gorduras por causa da infermentabilidade devido a alta densidade de ligações carbono-hidrogênio. Demment e Van Soest (1985) estimaram que a taxa de fermentação seria um limitante para animais com menos de 14 kg. Os dados da figura 4.8 sugerem, entretanto, que esta limitação pode ser representativa para animais de até 100 kg e que isso vai depender da dieta.

Os menores ruminantes selecionadores pesam entre 3 e 6 kg. A maioria dos pequenos herbívoros com menos de 3 kg tem fermentação pré-gástrica, mas não realizam ruminação. Estes animais praticam coprofagia, uma estratégia para vencer os limites dos pequenos tempos de retenção e fermentação. Estes animais desenvolveram também a digestão gástrica e a fermentação no intestino delgado. A ingestão direta providencia a energia dos conteúdos celulares sem perdas com a fermentação microbiana permitindo que a parede celular seja fermentada secundariamente no intestino delgado.

A densidade energética das dietas gera um limite teórico para a função homeotérmica por causa dos altos custos de manutenção de pequenos animais que normalmente demandam dietas altamente energéticas. A densidade limitante efetiva é o valor calórico da gordura. Pequenas espécies podem ter uma baixa taxa metabólica para reduzir este problema, entretanto baixas taxas metabólicas estão associadas com baixas taxas reprodutivas, que pode ser desvantajosa na competição interespecíficas. Os menores microrganismos que vivem em ambiente homeotérmico são as bactérias ruminais e sua temperatura metabólica é controlada pelo organismo do animal hospedeiro. O problema dos custos energéticos de manutenção para os organismos de tamanhos micrométricos está na adoção de taxas de crescimento e nascimento que dependem das taxas intrínsecas em que o substrato pode ser catabolizado.

O tempo que os ruminantes gastam para mastigar o bolo alimentar é proporcional à quantidade de parede celular na dieta. A taxa de ruminação (gramas de parede celular/min) é diretamente relacionada com o tamanho do animal. Um maior conteúdo de forragem com mais baixo conteúdo de parede celular pode ser ruminado em menos tempo. Welch (1982) descobriu que ruminantes não gastam mais do que 9-10 h/dia ruminando. Como os animais de pequeno porte requerem mais alimento por unidade de peso vivo, o conhecimento do conteúdo de parede celular da dieta dá margem ao cálculo do limite de consumo de um animal de tamanho conhecido. Em dietas para grandes ruminantes existe a necessidade do aumento da taxa de ruminação para que esses animais atinjam um adequado consumo para suas funções em manutenção. Forragens de melhor qualidade promoverão adequados consumos em menores pesos vivos. Pequenos ruminantes devem expandir sua capacidade de ruminação ao limite ou então adotar hábitos de seleção alimentar que evitem o consumo de parede celular. Os trabalhos de pesquisa revelam que a taxa de ruminação é mais limitante que a capacidade digestiva, taxa de fermentação ou mesmo o volume gastrointestinal. Udén e Van Soest (1982b) descobriram que as partículas fecais são maiores nos caprinos do que nos ovinos. Isto é consistente com a sugestão de Hofmann de que os pequenos ruminantes selecionadores podem sobrepassar mais material alimentar. Esta passagem sugere um omaso menos desenvolvido e uma retenção menos seletiva.

## **Capítulo 5 – Herbívoros Não Ruminantes**

### **1. Sequências de digestão**

Os ruminantes não são os únicos animais que exploram as plantas fibrosas; eles representam uma das inúmeras estratégias digestivas. Os herbívoros não ruminantes utilizam muitas das mesmas estratégias alimentares dos ruminantes, apenas com algumas diferenças anatômicas e, em alguns casos, com adaptações anatômicas na forma de fermentação pré-gástrica. Outro grupo de herbívoros não ruminantes não tem fermentação e consomem as plantas para adquirir proteínas, açúcares e amido. A taxonomia e a morfologia intestinal destes animais é muito semelhante a dos carnívoros. Como esta adaptação ocorreu ou porque outros carnívoros parecem incapazes de aproveitar as plantas ainda não é bem entendido.

Os carboidratos fibrosos devem ser digeridos simbioticamente pelos microrganismos intestinais em todos os grandes animais que não desenvolveram celulasas, hemicelulasas ou pectinases. Se a câmara de fermentação é pós-gástrica, o organismo animal primeiramente utiliza os carboidratos e proteínas disponíveis no alimento, entretanto, em comparação aos ruminantes, existem perdas pela não formação de proteínas e vitaminas sintetizadas por microrganismos, especialmente nos casos de dietas pobres em nutrientes. Seres humanos, cães e outros carnívoros possuem o ceco como um compartimento separado. Muitos herbívoros, incluindo o homem, possuem cecos saculados. A saculação provavelmente diminui a passagem dos sólidos fibrosos e torna mais eficiente a extração de energia fermentável.

O principal sítio de fermentação dos roedores e lagomorfos é o ceco. Muitos destes animais realizam a coprofagia para capturar vitaminas e proteínas microbianas. Os coelhos e as lebres de quem o ceco admite seletivamente apenas um material alimentar muito fino; a fibra grosseira é excluída e excretada nas fezes diárias. As fezes noturnas são reingeridas permitindo a recaptura de vitaminas e proteínas microbianas derivadas dos carboidratos mais fermentáveis. Coelhos e lebres provavelmente exploram tecidos vegetais que contenham pectina e outros carboidratos rapidamente fermentáveis não lignificados. A coprofagia pode ser vista como uma adaptação dos pequenos herbívoros, em que o efeito limitante da taxa de passagem é um problema especial. Esta estratégia permite que os pequenos herbívoros consumam fibra sem restringirem o consumo de energia, embora muitos carboidratos celulósicos potencialmente digestíveis sejam perdidos nas fezes.

Alguns animais possuem fermentação pré-gástrica sem ruminação. Este grupo inclui um grande espectro de mamíferos como os cangurus, hamsters, determinados macacos, hipopótamos e o pássaro hoatzin, além de outros animais. No hoatzin foram descobertas bactérias anaeróbicas e protozoários ciliados semelhantes àqueles existentes no rúmen. Destas discussões deve ser levado em consideração fato que a classificação dos animais em ruminantes e em não ruminantes é uma simplificação nos estudos. A capacidade de realizar a fermentação pré-gástrica existe em animais pastejadores e em animais selecionadores de alimentos (grupos de não ruminantes ou de ruminantes verdadeiros).

### **2. Anatomia dos Não Ruminantes**

Muito da fisiologia microbiana e da ecologia intestinal pode ser aplicada para a fermentação que acontece no trato inferior de não ruminantes. Os nutricionistas de não ruminantes subestimam a significância desta fermentação e os nutricionistas de ruminantes classificam a maioria dos não ruminantes como

“monogástricos” ou de “intestino simples”. Alguns tratos digestivos de não ruminantes são bastante complexos; outros são comparativamente simples. Existe uma ampla variação entre as espécies representando diferentes adaptações dietéticas. A fermentação intestinal como fonte de energia é importante para a maioria dos herbívoros que consomem fibra.

Os ruminantes representam os mais desenvolvidos e especializados herbívoros sob o ponto de vista da habilidade em utilizar a fibra e outros carboidratos indisponíveis para a digestão animal. Os não ruminantes exibem uma variedade de adaptações relativas às especializações dos herbívoros e à arquitetura intestinal. A classificação pela estratégia alimentar não segue a anatomia gastrointestinal. Os pastejadores, selecionadores e também alguns onívoros podem fazer parte de qualquer classe baseada na anatomia gastrointestinal. A fermentação pré-gástrica ocorre em diferentes grupos taxonômicos incluindo roedores, primatas, ungulatos, pássaros e talvez dinossauros, de diversos tamanhos e comportamentos alimentares (ver classificação Tabela 5.1, pág. 58). Os fermentadores de intestino delgado podem ser divididos naqueles que são principalmente fermentadores cecais e naqueles que são fermentadores de cólon, muitos dos quais têm alguma capacidade de fermentação cecal. Nos grandes herbívoros não ruminantes (cavalos, rinocerontes, elefantes, etc.) a digestão da fibra é mais importante no intestino grosso se comparado ao ceco. Todos estes animais têm cólons saculados. O cólon também é saculado em humanos e em outros primatas, sendo o ceco muito reduzido. O cólon saculado e o ceco relativamente pequeno podem representar uma adaptação do intestino grosso à fermentação.

Onívoros e carnívoros são classes onde a importância da fibra e da fermentação gastrointestinal foram ao longo dos anos enormemente ignorada. Estes animais não apresentam cólon saculado, nem capacidade cecal, a despeito de que cães e gatos são conhecidos por comerem algumas gramíneas. Um estudo de balanço digestivo em que farelo de cereais foram fornecidos a cães indicaram uma digestibilidade de 20% de fibras cereais indicando que alguma fermentação pode acontecer nestes animais além destes substratos serem rapidamente degradados. Anatomicamente os pandas entram neste grupo. A estratégia deles, entretanto, é o consumo de forragens sem muita fermentação.

A capacidade dos herbívoros não ruminantes em digerir carboidratos celulósicos está relacionada com o tamanho corporal assim como acontece com os ruminantes. Isso acontece porque a capacidade intestinal está relacionada com o peso vivo. Dentro de qualquer faixa de tamanho existe uma variação maior da capacidade fermentativa que excede aquela dos ruminantes. Isto ocorre por causa da ampla faixa de variação de proporção do volume intestinal destinado à fermentação, que pode ser visto em base de proporção que as respectivas câmaras digestivas formam com o peso vivo e com o trato digestivo (Tabelas 5.2 e 5.3, pág. 59). A importância comparativa da fermentação como medida digestiva é demonstrada pela proporção de digesta que reside nos compartimentos fermentativos em relação ao trato digestivo total. Os ruminantes não são os únicos animais com grandes proporções do trato digestivo especializados na fermentação. A capivara tem a capacidade digestiva de um ovino e é um verdadeiro pastejador. Suínos, coelhos e ratos têm uma capacidade menor. Os dois últimos são inferiores aos suínos em capacidade apenas em função do tamanho corporal. Seres humanos e cães especializaram menores proporções do trato digestivo para a fermentação microbiana, característica geral dos onívoros e carnívoros. Os dados, entretanto, ainda são limitados, diversas generalizações podem ser feitas.

Uma menor proporção do intestino especializada na fermentação é provavelmente refletida numa tolerância mais limitada a fibra dietética ou, alternativamente, uma diminuição da digestibilidade da fibra se o animal alimentar-se de mais fibra. Um maior consumo de fibra relativo a uma câmara de fermentação pequena induzirá uma retroalimentação mais rápida por preenchimento das saculações intestinais ou por mecanismos de fluxo-tampão (secção 23.5.3). Os humanos provavelmente têm uma capacidade digestiva maior para fibras que os cães, que não têm cólons saculados.

### 3. Digestão comparada: Não ruminantes

Os herbívoros não ruminantes são menos hábeis para digerir alimentos fibrosos do que os ruminantes, entretanto, existe variação nesta capacidade entre as espécies de não ruminantes. Para algumas espécies existe desconhecimento dos tempos de retenção. As diferenças entre as espécies parecem ser menores quando os herbívoros se alimentam de fibras não lignificadas e de alta qualidade (vegetais, frutas ou folhas). Os farelos são igualmente digeridos por todas as espécies, mas a celulose das forragens – particularmente fibras de gramíneas – é diminutamente digerida por pequenas espécies e por animais jovens. São fatores que influenciam estas variações de habilidade de utilização dos carboidratos, as adaptações dietéticas e os diferentes nichos ecológicos. O estudo destes fatores permite utilizar determinados animais como modelos para estudos doenças e uso de fibra dietética para seres humanos, assim como a identificação de espécies que convertam alimentos e forragens em alimentos para humanos de forma mais eficiente.

A capacidade celulolítica pode ser medida fornecendo-se a mesma dieta para um número adequado de animais e medindo os balanços de digestão. A interpretação dos resultados pode ser dificultada ao utilizar espécies que têm hábitos alimentares diferentes. Uma outra maneira de realizar esta avaliação é comparar a digestão *in vitro* (rúmen ou cecal) de substratos padrões utilizando inóculos de vários animais. A digestão de celulose e de hemicelulose em não ruminantes variam bastante. De maneira geral, os pequenos ruminantes são menos aptos a digerir celulose. Maiores digestibilidades são percebidas em pequenos herbívoros como os preás e hamsters. Esta excepcional capacidade pode ser resultado de uma adequada seleção alimentar ou de uma especializada retenção seletiva da celulose disponível no trato gastrointestinal. A digestibilidade da alfafa em humanos é baixa, entretanto, a habilidade em digerir farelo de trigo somente é menor que a dos ruminantes. Os humanos digerem facilmente vegetais rapidamente fermentáveis.

Outra maneira de avaliar as digestibilidades de não ruminantes é compará-los quanto a proporção lignina:celulose nas dietas como fator limitante da extensão da digestão. A figura 5.4 (pág. 62) compara bem as espécies quanto a digestibilidade da parede celular influenciada pela presença de lignina. Alguns não ruminantes, como a capivara, são bem próximos aos valores de ruminantes como ovinos e bovinos. A maior parte dos não ruminantes, entretanto, tem valores menores que a curva dos ruminantes. Alguns carboidratos potencialmente fermentáveis são perdidos nas fezes. Essa quantidade é maior para animais com menores capacidades de retenção e intestinais. A mais baixa capacidade fermentativa dos não ruminantes não prejudica o fato de serem animais pastejadores, principalmente porque os seus tratos digestivos não contêm mecanismos de filtragem que promovam a retenção de fibra e a diminuição do consumo. Os grandes herbívoros (cavalos e elefantes) resolvem o problema aumentando o consumo já que eles apresentam menores taxas de extração digestiva. O tamanho das partículas oferece um indício desta estratégia nutricional.

### 4. Fermentação intestinal nos não-ruminantes

Existem não ruminantes fermentadores pré-gástricos e fermentadores de intestino delgado. Os últimos são divididos em fermentadores cecais e de cólon. As fermentações nestes animais têm muitas similaridades com a fermentação ruminal principalmente em relação às espécies microbianas e os produtos microbianos.

A fermentação pré-gástrica requer pouca acidez e tamponamento da porção secretora não ácida do abomaso. A condição para que isso aconteça é um volume de consumo adequado para que a retroalimentação seja longa o bastante para aportar bactérias fermentadoras de carboidratos. Os carboidratos mais rapidamente fermentáveis como a sacarose, as pectinas e alguns amidos são convertidos a ácido láctico. Este tipo de fermentação poderia ocorrer nos herbívoros incapazes de digerir celulose desde que haja um maior tempo de

retenção. Organismos produtores de ácido láctico na boca e no trato superior de herbívoros monogástricos superam seus limites atacando a eles mesmos no revestimento da mucosa.

Os substratos fermentáveis no intestino grosso e ceco incluem qualquer carboidrato que escapou ou que está chegando proveniente do trato superior. No caso dos ruminantes, pouco substrato fermentável chega no trato digestivo inferior em função da mais lenta digestão de carboidratos e, portanto, chegam pequenas quantidades de material que escapam da fermentação ruminal e alguma mucina secretada, saliva e mucopolissacarídeos. Em não ruminantes que consomem pouca fibra (humanos, por exemplo), os mucopolissacarídeos devem constituir o principal substrato para os fermentadores do cólon. Os ruminantes recebem menos carboidratos fermentáveis do que os não ruminantes no intestino grosso. Isto acontece porque o rúmen remove uma fração maior de fibra dietética.

Os maiores sítios de fermentação e de produção de AGVs nos não ruminantes são o ceco e o intestino grosso de modo geral (Fig. 5.5, pág. 64). Os principais organismos do trato inferior de humanos incluem os gêneros descobertos em humanos e requerem nutricionalmente (para a maioria deles) o mesmo que os microrganismos ruminais similares a eles. A similaridade é tão grande que culturas *in vitro* de organismos fecais e do cólon de seres humanos crescem muito bem em fluido ruminal. O ambiente do trato fermentativo inferior é mais constante e menos influenciado por pulsos dietéticos do que o rúmen. Proteínas alimentares e componentes dietéticos facilmente digestíveis não chegam neste ambiente. Como conseqüência, o pH do intestino grosso permanece neutro, mesmo em considerável produção de AGVs. O pH cecal só diminui se grandes quantidades de carboidratos rapidamente fermentáveis, resistentes à digestão do trato digestivo superior, chegarem neste ambiente e ultrapassarem a capacidade tamponante. As galactanas (tipos de carboidratos presentes no feijão) e a intolerância a lactose em humanos (deficiência de lactase) podem levar a queda do pH do trato inferior. Um problema similar pode acontecer com a sacarose em bezerros pré-ruminantes (não possuem sacarase).

As proporções de AGVs são similares àquelas do rúmen. Em suínos e eqüinos, o nível de propionato aumenta quando altos níveis de amido são fornecidos à dieta (Tabela 5.5, pág. 65). Isto indica que algum amido chega no intestino grosso de não ruminantes.

Quando a secreção salivar, que ajuda como tamponante ruminal, está ausente, a regulação do pH depende do trânsito de ácidos livres através da parede intestinal e da secreção de bases no lúmen intestinal. Como no rúmen, os ácidos graxos são absorvidos como ácidos livres, embora em pH cecal somente uma pequena proporção esteja na forma livre. A difusão de íons sódio e uréia no intestino oferecem tamponamento e nitrogênio para a fermentação, respectivamente. A uréia é rapidamente hidrolisada a bicarbonato de amônia suportando sua utilização. Os carboidratos fermentáveis promovem o crescimento microbiano, e os requerimentos de nitrogênio são atendidos pelos micróbios a partir da quebra da amônia na forma de células microbianas. É neste contexto que o papel da fibra em aumentar o nitrogênio fecal metabólico seria entendido (Seção 18.10). Os mucopolissacarídeos são secretados em vários sítios no intestino e são fermentados no ceco e cólon. Este material contém glicosaminas, que podem liberar amônia na fermentação contribuindo com o componente microbiano do nitrogênio fecal metabólico. A hidrólise da uréia produz bicarbonato de amônio, que pode atuar como tamponante. O trabalho do fígado convertendo amônia em uréia, excretando-o depois via rins, é um processo que gasta energia, associado com dietas altamente protéicas. A toxicidade potencial da amônia nesta situação constitui uma teoria de carcinogênese no intestino grosso de humanos que pode ter conexão com o consumo excessivo de proteínas e a falta de fibra ou de outros carboidratos fermentáveis na dieta.

Assim como acontece no rúmen, muitos fatores afetam a ecologia do trato digestivo inferior. O tamanho das partículas em dietas fibrosas influencia a taxa de passagem e a retroalimentação microbiana. Em contraste com o rúmen, uma retroalimentação mais rápida é promovida por fibras grosseiras; o conseqüente incremento no nitrogênio fecal deve-se ao aumento do produto microbiano (Tabela 5.6, pág. 66). Partículas de tamanhos mais finos reduzem o volume de ingesta, diminuindo a taxa de passagem. Note que consumos iguais de farelos finos e grosseiros induzem diferentes excreções de nitrogênio fecal. Diferentemente dos ruminantes, os não ruminantes não possuem filtros. A conseqüência direta é que partículas finas aumentam a

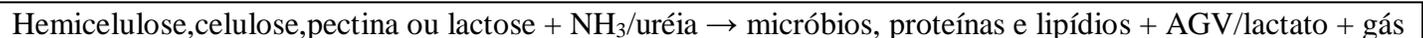
densidade da ingesta e a retenção, justamente o oposto daquilo que ocorre nos ruminantes. Alguns não ruminantes coprófagos têm passagens mais rápidas de fibras do que de líquidos. Finas partículas alimentares promovem mais rápida passagem de fibra através do rúmen. O oposto acontece no intestino grosso de humanos. Em humanos o conteúdo de água das fezes de dietas finamente moídas é reduzido; esta é a principal causa de constipação em seres humanos.

As taxas de passagem de líquido e partículas variam entre as espécies animais. Em geral, os ruminantes têm taxas de passagem de partículas mais lentas do que de líquidos (Tabela 5.7, pág. 66). Os não ruminantes apresentam variáveis situações. Os coelhos passam partículas mais rapidamente do que líquidos, entretanto existe pouca separação de líquidos e partículas em humanos e em outros não ruminantes. Existe uma tendência para maiores retenções de partículas nos grandes animais. O trânsito também varia entre as espécies animais proporcionalmente ao trato digestivo. Os carnívoros tipicamente possuem pequenos intestinos e reduzidas capacidades fermentativas. O comprimento do trato é proporcionalmente maior em relação ao volume em muitos herbívoros. Assim o trânsito através do estômago, intestinos, ceco e cólon pode variar em relação à média do tempo de retenção. Características detalhadas de fluxo podem ser obtidas por marcadores radioopacos (Clemens e Stevens, 1980) ou por abate e medida de cada segmento do trato digestivo (Vidal *et al.*, 1969).

O ceco tem características de fermentação similares às do cólon, mas diferem no sentido que a ingesta sai do saco cego pela rota de entrada. Esta característica faz com que o ceco seja um ambiente que retenha frações de alimento selecionadas. O esvaziamento do ceco é pulsante todos os dias ou de dois em dois dias. É difícil calcular a taxa de passagem nestas condições porque o esvaziamento pode impedir o cálculo com marcadores (Fig. 5.6, pág. 67). Os coelhos e lebres realizam coprofagia com as fezes noturnas (cecotrófes) resultantes de retenções no ceco de ingestas seletivamente finas. Por causa dessa seletiva reingestão é difícil calcular a retenção. A capacidade do ceco em relação à do cólon varia entre as espécies animais. Os fermentadores de intestino delgado têm cecos reduzidos em relação aos dos pequenos roedores.

## 5. Utilização de produtos de fermentação do trato digestivo inferior

Os produtos de fermentação incluem AGVs, particularmente acético, propiônico, butírico, isobutírico e isovalérico. Estes são produzidos a partir de gases, CO<sub>2</sub>, metano, hidrogênio e bactérias intestinais normais. O processo pode ser expresso pela seguinte equação:



A equação demonstra que substratos e produtos alternativos podem afetar a ecologia e a saúde do cólon. Ela é a mesma nos ruminantes. A diferença nutricional é que as bactérias que contêm proteínas são indisponíveis no trato digestivo inferior porque o principal sítio de digestão foi anterior ao intestino grosso. Assim, em não ruminantes, a fermentação da fibra no intestino delgado promove perdas de nitrogênio fecal na forma de células microbianas. Os AGVs são normalmente absorvidos no sangue diretamente através da parede do cólon na forma de ácidos livres, assim liberando a acidez e mantendo o pH do cólon acima de 6, conforme requisitam as bactérias que digerem fibras. Este processo acontece em humanos, suínos, eqüinos e cães. A água fecal, por sua vez, é controlada pela capacidade de captar água dos sólidos e pela pressão osmótica, sendo os AGVs fatores que influenciam bastante neste aspecto em função de serem amplamente absorvidos. As concentrações de AGVs variam nas fezes humanas e provavelmente refletem o balanço entre as taxas de produção e absorção. Geralmente, mais altas concentrações indicam maiores absorções líquidas.

Fermentações muito rápidas (causadas pela lactose e galactanas) resultam em rápidas produções de gás e de ácidos. Ácidos em excesso, particularmente o ácido láctico, ultrapassam o mecanismo tamponante e fazem o pH do cólon ficar abaixo de 6, causando diarreia e grande desconforto. As bactérias normais são

também afetadas já que as bactérias que digerem fibra não toleram baixo pH. Se o consumo de fibra está em baixa concentração, o balanço da equação torna-se alterado em relação ao substrato, ou seja:

Proteínas, mucinas → AGV + NH<sub>3</sub> e amins + pequenas quantidades de micróbios + gás

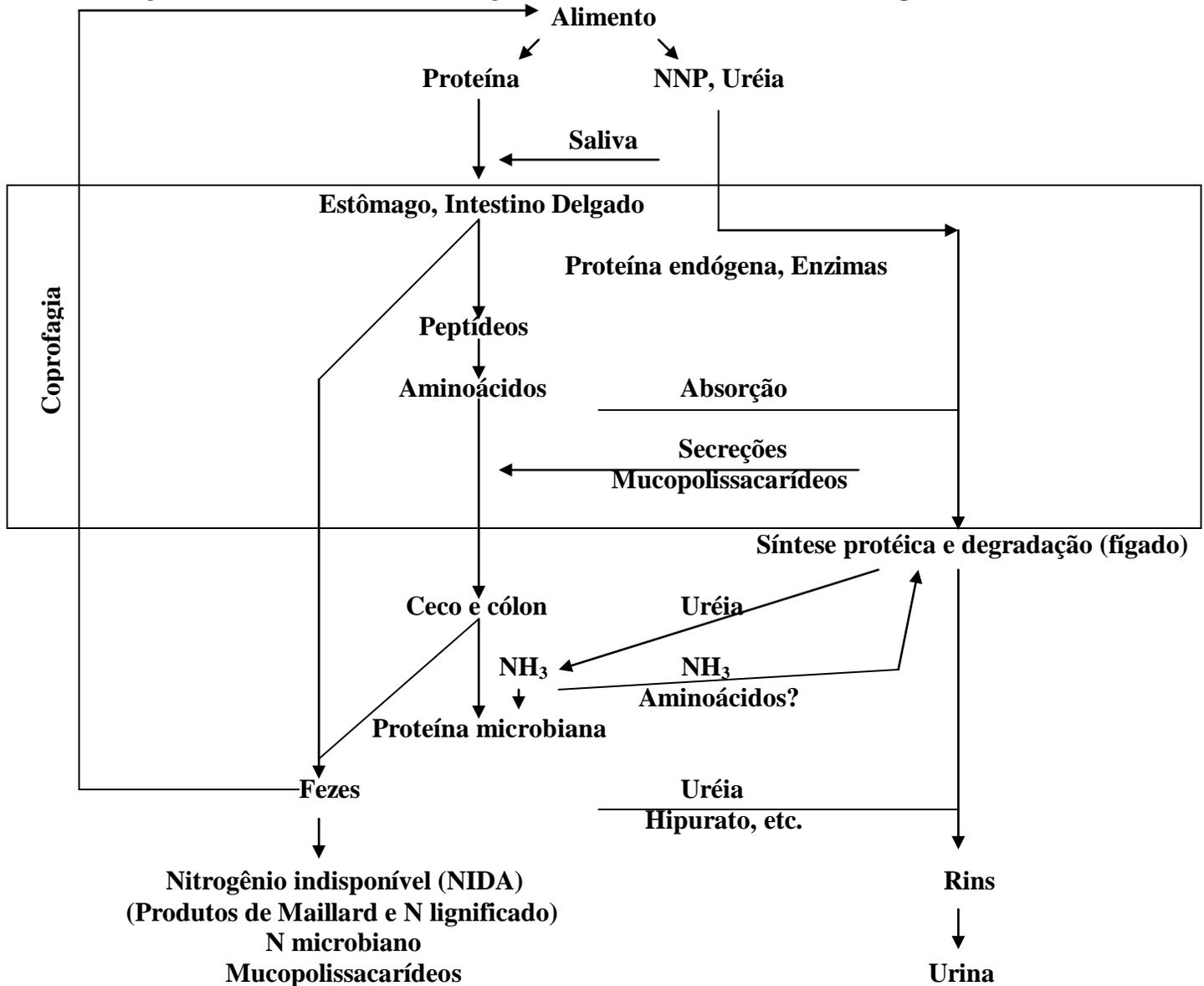
Por causa da deficiência de carboidratos, as bactérias facultativas deixam passar as proteínas e as mucinas secretadas pelo intestino delgado. A consequência é que as bactérias não necessitarão de uréia porque o suprimento de nitrogênio excede suas necessidades. O resultado final é a putrefação com a produção excessiva de produtos deaminados e excessiva amônia. O crescimento microbiano é ineficiente e produtos finais putrefativos se acumulam afetando significativamente a natureza das fezes. Este processo está associado também com a longa retenção e tempos de trânsito. Este fenômeno constitui uma das supostas causas para o câncer de cólon intestinal.

Estimativas da contribuição energética dos AGVs em espécies não ruminantes indicam que os AGVs formam uma parte significativa da energia dietética (Tabela 5.8, pág. 68). Quanto mais carboidratos chegarem ao trato inferior, maior será a contribuição dos AGVs. O principal sítio de desaparecimento de carboidratos de parede celular em eqüinos e na maior parte dos ungulados é o intestino grosso (Tab. 5.8). A absorção de AGVs a partir do intestino grosso é semelhante àquela que acontece no rúmen, apesar do rúmen absorver acetato e propionato mais rapidamente (Fig. 5.9, pág. 69). Parece haver algum metabolismo de AGVs na mucosa intestinal, particularmente butirato.

A fermentação microbiana é uma importante faceta do balanço de nitrogênio em todos os animais. Os carboidratos fibrosos fermentáveis que os alimentam elevam os requisitos de amônia dos microrganismos para suportarem seu crescimento. Esta amônia é principalmente proveniente da uréia secretada pela parede intestinal, cólon, ceco ou rúmen. O aumento das perdas fecais de material microbiano às custas da uréia urinária justifica o fato do balanço de aminoácidos ter pouca significância. O efeito da fermentação sobre o balanço nitrogenado é maior em espécies com maior capacidade fermentativa e de menor importância em espécies com menor capacidade fermentativa e mais rápido trânsito. Existem também consideráveis desaparecimentos de nitrogênio no trato inferior. Pouca proteína verdadeira disponível encontra-se nas fezes de ruminantes; sua quantidade em não ruminantes é possivelmente maior. Provavelmente muita proteína microbiana é perdida nas fezes e a coprofagia é o principal meio de recapturá-la. A utilização da proteína microbiana do trato inferior como nitrogênio não protéico é provavelmente mais importante em baixos consumos de proteína.

Uma maneira de considerar a questão da absorção de aminoácidos no cólon é medir a proporção de matéria microbiana que contamina o nitrogênio fecal metabólico em resposta à fibra dietética adicionada. A resposta pode ser comparada com produções microbianas de carboidratos fermentados. As perdas esperadas de massa celular microbiana intestinal são aproximadamente iguais àsquelas esperadas do balanço fermentativo se as fontes dietéticas são o único substrato. Alguma utilização de nitrogênio poderia ser considerada baseando-se na contribuição significativa dos mucopolissacarídeos endógenos à fermentação. Os cavalos sobrevivem em pastagens de mais baixa qualidade (menos de 6% de proteína) utilizando-se de artifícios como a prática da coprofagia ou então aumentando o consumo e as taxas de passagem.

Figura 5.10. Metabolismo de nitrogênio em não ruminantes (modificado por Slade, 1970).



## 6. Estratégias de pastejo dos não ruminantes

Herbívoros em pastejo não são um grupo uniforme. Eles utilizam pelo menos três estratégias nutricionais. A estratégia dos grandes ruminantes é a retenção alimentar que permite uma grande fermentação pré-gástrica e uma máxima extração de energia a partir de carboidratos celulósicos. Os não ruminantes aumentam o consumo de volumosos às custas de uma eficiente ação fermentativa. O consumo destes animais é muito maior que o consumo de ruminantes em pastejo. Os pandas, os elefantes e os gansos utilizam as gramíneas com baixa eficiência. Acredita-se que os dinossauros teriam este mesmo comportamento. A grande vantagem é que estes animais não possuem filtros que diminuiriam a taxa de passagem.

A estratégia digestiva dos elefantes baseia-se na mais rápida passagem e em altos consumos com a ingestão de alimentos com menores digestibilidades, além de menores taxas de extração em relação aos

outros herbívoros. Hackenberger (1987) descobriu que os elefantes africanos, além de maiores, têm tempos de retenção menores e mais baixa habilidade digestiva do que as espécies asiáticas. Os pandas alimentam-se principalmente de bambu podendo alimentar-se também de ovos de pássaros, de pequenos roedores, de carne (se for oferecida a eles) e de frutas. O panda vermelho alimenta-se de grandes quantidades de bambu provavelmente realizando rápida passagem do alimento com conseqüente baixa digestibilidade e pouca utilização da fibra. Mais pesquisas são requeridas, entretanto, para comprovar esta afirmativa. As pesquisas de Dierenfeld (1982) indicaram altos consumos de FDN, mais alto em machos do que em fêmeas pandas. A digestibilidade da fibra é baixa e a hemicelulose é o único carboidrato estrutural que contribui com o metabolismo energético dos pandas. Apesar das baixas digestibilidades, os consumos diários de proteína e de energia estão acima dos requisitos de manutenção. O bambu é a única planta da família das gramíneas que apresenta teor de proteína bruta alto nas folhas (acima de 15%) mesmo sendo o FDN de 80%. Em cativeiro a digestibilidade do bambu aumenta indicando a estratégia do mais alto consumo para o panda selvagem. O panda gigante apresenta um sistema digestivo semelhante ao dos carnívoros, pequeno e não saculado. A rápida taxa de passagem não favorece a fermentação e a digestibilidade da celulose é quase zero. Os pandas constituem a mais extrema adaptação ao alto consumo e baixa extração.

## 7. Estratégias alimentares dos primatas

Os mamíferos da ordem dos primatas são de interesse na discussão dos ruminantes porque eles têm significado na evolução paralela dos herbívoros, particularmente dos ungulados. Além disso, o papel da fibra na nutrição humana é de grande interesse por causa da relação entre a dieta e determinadas doenças. Aplicar os princípios de fermentação ruminal para o cólon dos humanos é de particular relevância.

As estratégias alimentares dos primatas variam de hábitos insetívoros a onívoros, frugívoros e folívoros. A evolução das sociedades humanas aconteceu mais rapidamente do que a evolução de seu metabolismo e de seu aparelho digestivo. Associado a isso, nas civilizações modernas, adveio também as dietas pobres em fibras, ricas em carne e em gorduras. A maior parte da dieta natural dos primatas não é esta. Baseia-se principalmente em dietas ricamente fibrosas. Os gorilas são folívoros, os orangotangos são frugívoros, os chimpanzés são frugívoros podendo ocasionalmente ser carnívoros, os bambus são onívoros podendo comer uma ampla variedade de plantas. Estes últimos comem 50% ou mais de FDN. Os colobinos africanos possuem uma fermentação pré-gástrica semelhante a do rúmen. Neles, a capacidade fermentativa pode suprir a maior parte da energia sob a forma de AGVs, entretanto dados de passagem ou de digestão estão disponíveis para confirmar isso. Parece que alguns primatas avançados possuem estratégias alimentares semelhantes às dos pequenos ruminantes.

Os trabalhos de digestão com primatas foram conduzidos principalmente com macacos *howler* e com chimpanzés. Animais pesando de 3-8 kg digeriram 75% de celulose e 81% de hemicelulose nas frutas e 33% de celulose e 36% de hemicelulose nas folhas. Não houve associação entre o tamanho corporal e a capacidade digestiva, entretanto, o consumo de fibra (FDN) foi de 3-7% do peso vivo. Outros dados de pesquisa com chimpanzés demonstraram que eles digerem relativamente mais fibra do que os humanos e os suínos. Os humanos digerem mais fibra do que os suínos, entretanto, o seu consumo é menor. As digestibilidades da celulose e da hemicelulose são significativamente correlacionados com os tempos de retenção médios dos chimpanzés e humanos. Outros trabalhos demonstraram que a proporção de intestino destinada para a fermentação é maior nos outros hominídeos do que no ser humano. Isto indica que os ancestrais dos humanos foram decididamente herbívoros.

Atualmente, falar em fibra para seres humanos é sinônimo de saúde particularmente em função da criação dessa relação por Burkitt (1973) e Trowell (1975). Por muito tempo a fibra foi considerada pelos nutricionistas humanos e de monogástricos como um índice negativo de qualidade. Além da contribuição como remédio natural para constipação, nenhuma outra vantagem era lhe credenciada. Foi através de estudos

epidemiológicos de populações humanas africanas em comparação com europeus que se alimentavam com dietas baixas em fibra que Burkitt (1973) e Trowell (1975) fizeram esta constatação. A retirada total de produtos de origem animal das dietas humanas não é a solução. A melhor alternativa segundo os pesquisadores seria a substituição de parte da gordura, da proteína animal e de outras fontes nutricionais animais por componentes fibrosos dietéticos. A fibra exerce benefícios sobre a taxa de passagem da digesta, sobre as bactérias do cólon, promove ligações físicas por frações fibrosas indigestíveis e influi na composição das fezes. A fibra dietética aumenta a frequência do movimento intestinal e a suavidade da passagem do alimento por associar-se com o conteúdo em água, que reduz a pressão intracolônica, diminuindo o stress do cólon e conseqüentes doenças associadas a esse stress. Além disso, favorece a atividade normal dos microrganismos intestinais.

Anderson (1985) tratou a diabetes com fibra dietética e foi capaz de reduzir ou eliminar a dependência de insulina por muitos pacientes, além de promover alguma capacidade insulínica no pâncreas. A fibra pode diminuir a taxa de absorção de açúcares, diminuindo assim a demanda por insulina. Um outro fator que reduz a necessidade por insulina é a fermentação da fibra no cólon. Os ácidos propiônico e isobutírico estão entre os principais produtos fermentativos. Sendo absorvidos, entram na circulação sanguínea, são metabolizados pelo fígado em produtos gliconeogênicos que dispensam a insulina para sua indução metabólica. A hipótese de que a fibra evita o câncer de cólon intestinal baseia-se em estudos feitos com ratos em que as hipóteses ainda precisam ser melhor estudadas e comprovadas: 1) frações de lignina e talvez de pectina e gomas sequestram o colesterol e outras substâncias potencialmente convertidas em carcinógenos e causam sua perda nas fezes; 2) o tempo de trânsito é diminuído e assim o contato com mutagênicos é diminuído; 3) a fibra reduz o estresse e a retroalimentação celular na parede do cólon; 4) a fibra fermentável promove o crescimento de bactérias benéficas à saúde em detrimento daquelas patogênicas que podem ser convertidas em carcinógenos; 5) compostos fenólicos na lignina protegem o DNA de alterações. Em relação às doenças do coração as hipóteses são bem semelhantes a estas do cólon intestinal. A hipótese que envolve a ligação do colesterol com os lipídios é bem concisa; o que é menos claro é como a fermentação pode estar envolvida. A fibra dietética pode também prevenir diverticulites (precursoras do câncer de cólon) por aumentar o conteúdo de água e reduzir a firmeza das fezes. As variações nos tipos de fibras influenciam de diversas maneiras sobre o aumento do conteúdo de água: algumas mais e outras menos.

As respostas microbianas podem ser altamente variáveis. Menores respostas microbianas a farelos finos e celulose de madeira pode ser resultado de efeitos quimiostáticos em que o aumento da passagem e a retroalimentação colônica influenciam a eficiência microbiana. A eficiência aumenta porque o rápido trânsito causa o surgimento de populações microbianas mais jovens, com menos mortes e maior reciclagem de nutrientes, resultando em mais AGVs e poucos micróbios. Fibras provenientes de farelos grosseiros também promovem perdas de amido do íleo terminal. A fibra grosseira insolúvel é mais efetiva no combate à constipação. Estas observações não diminuem a importância das propriedades físicas da fibra em promover respostas colônicas. A capacidade de reter água promove respostas fecais, entretanto, um alto grau de fermentação pode prejudicar esta capacidade, já que a capacidade de hidratação e as trocas catiônicas são fatores que possivelmente promovem a fermentabilidade. As gomas também se comportam com a mesma variabilidade que pode ser vista com as fontes menos solúveis de fibra dietética. Um contraste, porém, existe para a pectina. Mesmo sendo um carboidrato estrutural, este nutriente é completamente fermentável e não promove o aumento da velocidade de trânsito intestinal.

Alguns trabalhos de pesquisas com humanos evidenciam a importância da fibra para o controle e redução do peso na interpretação de que o nível de fibra alimentar causa menor eficiência calórica. A otimização do consumo de fibra em suínos, em cima de um controle de baixa fibra dietética, aumentou a eficiência de crescimento e o ganho de peso. Existe uma evidência que sugere que o aumento da quantidade de fibra dietética resulta em diminuição do consumo e perda de peso e que a fibra ajuda as pessoas a se conscientizarem da redução do consumo e assim perderem peso.

Um problema para a determinação da influência da fibra sobre o balanço energético é estimar a contribuição da fibra na forma de AGVs para a energia da dieta. As companhias alimentares americanas

calcularam o valor calórico dos alimentos altamente fibrosos a partir do valor da energia bruta e do conteúdo de fibra bruta dos mesmos. Eles estimaram as calorias disponíveis a partir da seguinte fórmula: (Energia bruta do alimento intacto[kcal/g]) – (fibra bruta [g] x energia bruta estimada da fibra [kcal/g]). Este método baseia-se no aceite de que a fibra não produz calorias a partir da fermentação. Já que a FB subestima a fibra dietética, os valores obtidos desta maneira são similares àqueles publicados pela USDA. A subestimativa do conteúdo de fibra dos alimentos foi largamente contrabalançada pela contribuição dos AGVs da fermentação fibrosa, entretanto, resultou em estimativas calóricas similares àquelas obtidas de estudos metabólicos. Miles *et al.* (1988) descobriram que a energia advinda dos AGVs pode ser perdida em aumentos da gordura fecal e perdas de nitrogênio em altos consumos de fibras. Os valores de calorias totais podem ser sobreestimados aos da USDA. A FDA sugeriu recentemente a substituição da fibra dietética nos mesmos cálculos. Esta mudança levou a subestimativa do valor calórico dos alimentos altamente fibrosos.

O valor calórico da fibra nos alimentos depende de sua fermentabilidade. Fibras altamente fermentáveis (digestíveis) como a pectina das frutas e vegetais promove mais calorias que os farelos de cereais, que são mais lignificados e menos fermentáveis. A verdadeira absorção de calorias na forma de AGVs no cólon é muitas vezes maior que o observado, mas este efeito é contrabalançado por grandes perdas fecais endógenas, que podem variar com o tipo de fibra dietética.

## 8. Requerimentos de fibra

Os ruminantes geralmente requerem adequada fibra dietética para suas funções normais do rúmen. Efeitos positivos também foram observados para não ruminantes. A ótima quantidade de fibra para humanos é de 40g/dia, que pode corresponder a aproximadamente 10% do consumo de matéria seca dietético.

Acima de um certo nível (6-12% de FDN na dieta total), a fibra não altera o uso da energia digerida e pode inclusive aumentá-la. Alimentar com mais fibra pode resultar em perdas na eficiência digestiva da maioria das espécies (Figura 5.14, pág. 75). Além disso, a fibra dietética altera a composição corporal. Suínos alimentados com fibra são mais descarnados, têm menos gordura, têm maior capacidade intestinal e mais larga mucosa intestinal, provavelmente estimulada pelo aumento na produção de AGVs. O butirato é metabolizado pelas mucosas cecal e colônica assim como acontece na parede ruminal, estimulando assim o crescimento da mucosa. O aumento do consumo de fibra fermentável resulta em maior proporção de energia advinda dos AGVs, seguindo-se em contrapartida de maior gliconeogênese a partir do propionato e aumento do metabolismo do butirato pela mucosa do cólon. A ineficiência calórica dos ruminantes é associada com dietas altamente fibrosas e altas taxas de acetato em relação ao propionato dentre os produtos fermentativos taxas de acetato em relação ao propionato dentre os produtos fermentativos.

A questão final seria: aumentar o consumo de fibra e de AGVs associados induzem a uma maior ineficiência calórica e poderia ser a base para o controle de peso em humanos? Analisando a figura 5.14 (pág.75) percebe-se que um moderado aumento no consumo de fibra será compensado pelo aumento do consumo alimentar, sem redução do consumo calórico líquido, a menos que a capacidade intestinal torne-se um limitante. Isto provavelmente envolveria um consumo de fibra tão alto para o normal que a maioria das pessoas não aceitariam. Esse aumento do consumo de fibras pode levar ao que acontece com os ruminantes: a produção de acetato é ineficiente relativo ao uso do ATP e, além disso, podem ocorrer maiores perdas de lipídios endógenos. Este é um aspecto dos estudos de ruminantes que precisa ser entendido e aplicado na nutrição de não ruminantes e na nutrição de humanos.

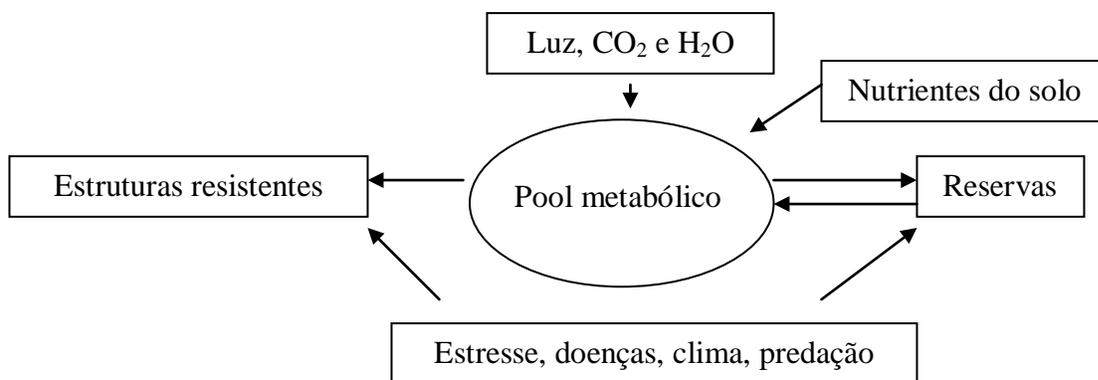
## Capítulo 6 – Planta, Animal e Ambiente

### 1. Fatores afetando as plantas

Solo, clima, animais e doenças influenciam o crescimento das plantas e sua composição. As plantas obtêm a energia do sol e usam para fixar o carbono em suas estruturas celulares. A distribuição do carbono e da energia nas diferentes partes da planta é enormemente afetada por fatores ambientais externos e, assim, o valor nutritivo e a qualidade da forragem são conseqüências destas condições.

As duas principais estratégias de sobrevivência empregadas pelas plantas são relevantes para sua qualidade nutritiva: armazenamento de nutrientes e defesa contra ameaças externas. As reservas de nutrientes são essenciais para a sobrevivência em períodos frios ou secos e para suportar a rebrota depois de situações climáticas adversas, desfolhação, pastejo ou corte. As substâncias de reserva são, de modo geral, altamente digestíveis. Por outro lado, os compostos de defesa – incluindo lignina, cutina, fenóis, terpenóides e alcalóides – são necessários para resistir ao vento, às doenças e à desfolhação e suas presenças geralmente reduzem o valor nutritivo das plantas forrageiras. As substâncias resistentes são na maioria das vezes indisponíveis até mesmo para as próprias plantas e assim são sintetizadas às custas do pool metabólico e das reservas (Fig. 6.1, pág. 77). Estresse, clima, doenças e herbívoros restringem a deposição de reservas e promovem sua mobilização. Ao mesmo tempo, a deposição de estruturas resistentes como a lignina e a parede celular é também restrita. Fatores ambientais podem ser divididos naqueles que alteram as reservas e aqueles que promovem o desenvolvimento de estruturas resistentes (Fig. 6.2, pág. 78). O valor nutritivo da forragem é primeiramente determinado por sua composição; conseqüentemente, a seqüência de relações de causa-efeito constitui-se de uma interação entre ambiente, resposta da planta, composição e valor nutritivo.

**Figura 6.1. Relação dos componentes da planta e fatores ambientais**

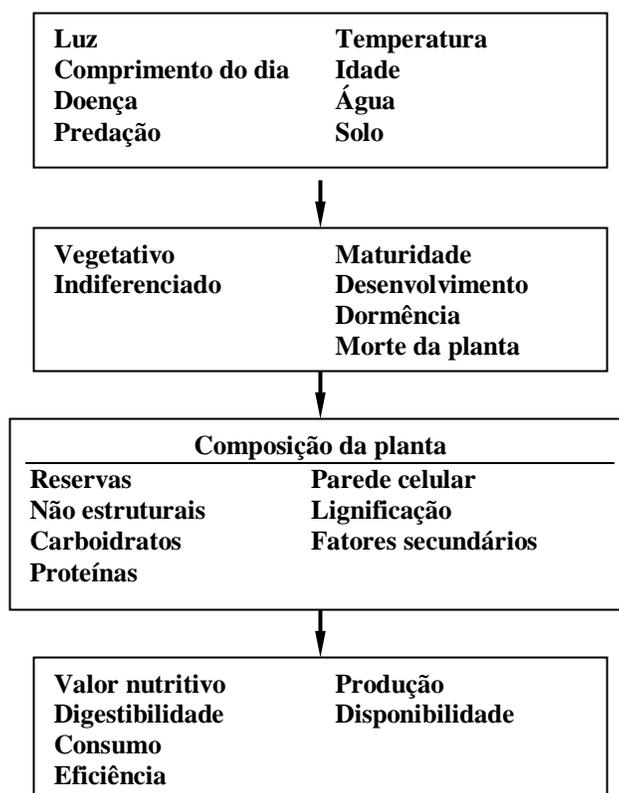


Uma planta precisa ter reservas para sobreviver a períodos de estresse. Se a parte aérea permanece vegetativa, as reservas devem ser utilizadas para manter a qualidade dos tecidos. Se o tecido morre ocorre a senescência e as reservas são transferidas para os órgãos de armazenamento ou sementes deixando para trás a matéria morta com alto conteúdo de parede celular. As plantas anuais armazenam a energia disponível nas sementes e as plantas perenes armazenam nas raízes, galhos mais baixos ou camadas cambiais. A digestibilidade da parede celular pode permanecer alta se as reservas foram formadas às custas do desenvolvimento da parede celular e da lignificação. Muitas vezes as plantas de regiões áridas fenam “em pé” retardando a deterioração da matéria morta através de processos bióticos.

Os fatores ambientais que estimulam o crescimento das plantas promovem o uso de reservas e o desenvolvimento dos tecidos aéreos. O desenvolvimento das plantas envolve a maturação e o valor nutritivo das plantas eventualmente declina através da deposição do carbono fotossintético na matéria estrutural. A maturação das plantas forrageiras, o acúmulo de parede celular estrutural dilui o *pool* metabólico representado pelo conteúdo celular (Fig. 6.1, pág. 77).

As plantas se adaptaram aos ambientes onde existem através de processos seletivos que podem ser resumidos em fatores comuns de sobrevivência em particulares condições ecológicas. A maior parte das forragens domesticadas originaram-se de condições que envolviam a interação com animais em pastejo. Plantas e animais em pastejo ou ramoneio, entretanto, são interdependentes. O valor nutritivo das plantas é essencial para a sobrevivência dos animais em pastejo. As plantas, em contrapartida, dependem dos animais para manter o ambiente de pastejo, disseminar suas sementes e reciclar os nutrientes do sistema. As plantas existem não para alimentar os animais, mas para que elas mesmas sobrevivam. A evolução dos sistemas de pastejo, entretanto, envolve a seleção de plantas de mais alta qualidade como vantagem para sua própria sobrevivência. As plantas que adotaram a estratégia da simbiose com os animais em oposição às estratégias de defesa contra eles necessitaram manter reservas para a rebrota depois do pastejo evitando excessivas deposições de energia nos processos de lignificação.

Fig. 6.2. Relações causa-efeito entre os fatores ambientais e valor nutritivo. Os fatores positivos estão do lado esquerdo e os fatores negativos do lado direito.



## 2. Diferenças entre as espécies e morfologia das plantas

Nem todas as espécies forrageiras têm a mesma digestibilidade quando crescem sob condições idênticas. A digestibilidade das hastes de leguminosas é menor que da maioria das gramíneas em qualquer estágio de crescimento; e as digestibilidades das respectivas espécies de gramíneas também variam. O capim pangola declina menos em digestibilidade do que a maior parte das outras gramíneas tropicais e permanece no estágio vegetativo em contraste com outras como o colômbio. Adicionalmente, as leguminosas tropicais apresentam maior conteúdo em lignina e em proteína e menor conteúdo em parede celular do que as gramíneas tropicais, e maior conteúdo de parede celular e de lignina do que as leguminosas temperadas. Os valores de lignina são elevados pela presença de taninos na maioria das leguminosas tropicais.

Com o avançar da idade, as forragens diminuem a proporção de folhas em relação às hastes. As hastes são muitas vezes de qualidade inferior comparativamente com as folhas em forragens maduras. Apesar desta constatação, não se pode generalizar. A qualidade das hastes comparativamente com a das folhas depende da função destas estruturas em cada espécie vegetal. O declínio na qualidade normalmente está associado com a deposição de tecidos estruturais lignificados. Na alfafa, por exemplo, as hastes funcionam como órgãos estruturais e as folhas como órgãos metabólicos. Nas gramíneas, por outro lado, as folhas possuem função estrutural através das nervuras lignificadas. O resultado, em termos de valor nutritivo, é que as folhas de alfafa mantêm a qualidade com o avançar da idade (Fig. 6.3, pág.78). Em algumas gramíneas (timothy e cana-de-açúcar), as hastes são órgãos de reserva. Chega a ponto das hastes apresentarem uma maior valor nutritivo que as folhas destas gramíneas, particularmente nos estádios iniciais de crescimento (Fig. 6.4, pág. 79). A relação folha : haste, portanto, deve ser utilizada como índice de qualidade forrageira.

## 3. Ambiente e composição forrageira

A composição química das plantas e conseqüentemente o seu valor nutritivo resultam da distribuição das fontes fotossintéticas nos vários tecidos vegetais. O valor nutritivo dos vegetais depende diretamente da disponibilidade do conteúdo celular distribuído na parte aérea da planta e da estrutura de parede celular que tem a sua disponibilidade em interdependência com o grau de lignificação. Essa porção lignificada indisponibiliza a energia mobilizada para sua criação. Outra forma de indisponibilizar a energia são as sementes. Assim, a distribuição das fontes nutritivas envolve (1) a diluição da estrutura da parede celular aérea com reservas metabólicas e armazenagem de sementes, (2) a distribuição de reservas entre as raízes e partes aéreas, e (3) o grau de lignificação da estrutura da parede celular. Estes conceitos são importantes para o entendimento dos efeitos que o clima e as estações climáticas exercem sobre as plantas. Os efeitos do clima e das estações sobre o valor nutritivo das forragens causam diferenças regionais na composição vegetal e no valor nutritivo. Esta última associação – composição e valor nutritivo – é a base para vários sistemas de predição de digestibilidade. As equações gerais baseadas no valor fibroso, entretanto, não levam em consideração as diferenças regionais ou as diferenças na qualidade forrageira nas diferentes regiões. É preciso conhecer, uma a uma, as variáveis ambientais que afetam a composição das forragens. Em ordem decrescente de importância podemos citar a temperatura, luminosidade, água, fertilização e solo. Doenças e outros estresses sobre a planta também influenciam na composição.

Quanto maior a temperatura ambiental, menor é a digestibilidade. Isso acontece devido ao aumento da lignificação da parede celular. Altas temperaturas também promovem mais rápida atividade metabólica que deprecia o *pool* de metabólitos no conteúdo celular. Os produtos fotossintéticos são assim mais rapidamente convertidos em componentes estruturais. Esta atividade diminui os nitratos, proteínas e carboidratos solúveis e aumenta os componentes estruturais de parede celular. As atividades enzimáticas em associação com a biossíntese de lignina são também aumentadas pelo aumento de temperatura. Os efeitos

gerais de temperatura parecem uniformes para todas as espécies vegetais, embora os efeitos quantitativos de temperatura sobre a qualidade forrageira possam variar com as partes da planta e mesmo entre as espécies. O maior efeito da temperatura sobre o desenvolvimento da planta é o acúmulo de matéria estrutural. As plantas que permanecem em seu estágio vegetativo ou por causa da baixa temperatura ambiental durante o crescimento ou por causa de características genéticas, são quase sempre menos lignificadas do que as plantas que desenvolveram o estágio de florescimento sob similares condições ambientais. Com a alfafa acontece algo curioso. As folhas desta planta forrageira não têm função estrutural, portanto, as folhas apresentam pouca variação em função da temperatura ambiente. Com a elevação da temperatura ocorre a lignificação das hastes. A digestibilidade da alfafa provavelmente declinará em função do processo de maturação ser mais rápido, a menos que haja um contrabalanço pelo aumento da proporção de folhas em relação às hastes.

Em gramíneas tropicais, tanto a qualidade das folhas quanto das hastes declinam com o aumento da temperatura. A qualidade da folha declina particularmente como resultado da lignificação das nervuras, que contêm a principal porção de lignina nas folhas das gramíneas. Altas temperaturas promovem maiores disparidades de qualidade entre as partes da planta, um fator de maior vantagem para a seleção alimentar em condições tropicais. Existe uma tendência de que as forragens de estações quentes apresentem menores taxas fermentativas. Os efeitos quantitativos das temperaturas sobre a digestibilidade das gramíneas são calculados plotando a digestibilidade versus a temperatura (todos os outros fatores são controlados). Uma regressão parcial obtida por Deinum *et al.* (1968) mostraram um declínio de meia a uma unidade de digestibilidade por cada unidade de grau Celsius aumentada, desde que luminosidade, maturidade e fertilização tenham sido controladas. Minson e McLeod (1970) obtiveram, por sua vez, um valor correspondente de 1,14 quando eles compararam o crescimento de forragens em ambientes diferentes (Fig. 6.6, pág. 81). Este último valor pode apresentar um significado prático maior, pois compara forragens tropicais e temperadas, incluindo os efeitos associativos de comprimentos de dias em latitudes diferentes.

O efeito da luminosidade, fonte de energia para a maioria das plantas, é exercido diretamente sobre o metabolismo através da fotossíntese. Diversos parâmetros são também envolvidos neste estudo incluindo a luminosidade total recebida, a intensidade luminosa e o comprimento do dia. A luminosidade total disponível estabelece o maior limite de energia para o uso da planta. A eficiência fotossintética é baixa; somente de 1-3% da luz total recebida é atualmente fixada pelo processo fotossintético. O produto final da fotossíntese é a glicose. A luz adicional promove o acúmulo de açúcares e o metabolismo geral do nitrogênio. O nitrato requer a energia fotossintética para sua redução a amônia e conseqüente síntese de aminoácidos. Quanto maior for a luminosidade total, menores serão os níveis de nitrato. Os componentes da parede celular diminuem com o aumento da luz, provavelmente por causa da diluição pela formação de carboidratos não estruturais, aminoácidos e ácidos orgânicos. A intensidade luminosa é influenciada pela incidência angular do sol, que diminui com a latitude; a intensidade luminosa é maior no equador e menor nos pólos. A luminosidade total líquida é o produto do comprimento do dia e da incidência solar.

A nublosidade e o sombreamento, que afetam a quantidade de luz que as plantas recebem, tendem a diminuir o valor nutritivo forrageiro. O acúmulo de nitratos nas forragens é máximo sob o frio, ambientes nublados, que reduzem a fotossíntese e a conversão de nitratos em aminoácidos. A umidade por si só promove o crescimento do vegetal e conseqüente menor qualidade forrageira. Nublosidade e umidade interagem produzindo forragens de mais baixa qualidade associadas com climas úmidos.

Poucos estudos têm sido conduzidos para verificar os efeitos do fotoperíodo sobre a qualidade forrageira e digestibilidade. Dias mais curtos provavelmente reduzem a qualidade forrageira porque os nutrientes são metabolizados, mas não são produzidos. Estes efeitos são sentidos principalmente nas altas latitudes, assim a interação do fotoperíodo com outros fatores climáticos deve ser considerada. O crescimento forrageiro praticamente só acontece no verão, quando os dias são mais longos e as noites mais curtas. As plantas tropicais, por sua vez, estão menos sujeitas a períodos de escuro mais longos e variáveis, entretanto, elas são mais sensíveis a pequenas mudanças no comprimento dos dias. Esta sensibilidade é percebida por respostas adaptativas e fisiológicas, como o florescimento. As forragens tropicais apresentam uma menor

qualidade comparativamente às forragens temperadas em parte por causa das adaptações metabólicas associadas com o comprimento dos dias e mais altas temperaturas durante o crescimento.

A fig. 6.7 (pág. 82) compara as digestibilidades de gramíneas forrageiras que crescem em estações experimentais de diferentes latitudes. A figura mostra as máximas digestibilidades nos cortes iniciais e as mais baixas digestibilidades na maturidade. As menores digestibilidades em plantas maduras resultam dos efeitos ambientais acumulados durante o crescimento e maturação. O nível de digestibilidade relaciona-se com a latitude e reflete uma relação inversa com a temperatura ambiental e com o comprimento do dia. Dias mais longos e baixas temperaturas associam-se com mais altas latitudes e provavelmente interagem com o aumento ou decréscimo do valor forrageiro com a idade. Como estes fatores agem como que se contrabalançassem, a temperatura será dominante em latitudes temperadas e tropicais e geralmente em regiões com climas continentais. O comprimento do dia será o fator mais importante em altas latitudes e em regiões de climas marítimos temperados.

Digestibilidades máximas de gramíneas temperadas mostram poucas variações com a latitude porque uma vez terminado o frio, crescimento ininterrupto pode começar. Forragens tropicais declinam em digestibilidade com o decréscimo da latitude por causa das condições mais quentes que promovem o crescimento, usualmente depois do período seco. O mesmo fator promove a mais baixa digestibilidade do segundo corte em regiões temperadas.

A água é outro fator importante. O estresse hídrico retarda o crescimento da planta e a maturidade da planta. A conseqüência direta é a queda na produção de matéria seca embora possa haver uma melhoria da digestibilidade. Os estudos que comprovaram esta melhoria de digestibilidade foram conduzidos de maneira a retirar os efeitos da temperatura e da luminosidade. É sabido que em um dia nublado, por exemplo, a interação que existe entre a umidade e a nublosidade podem se combinar e diminuir a qualidade forrageira. Plantas perenes adaptadas a regiões desérticas podem ao invés de utilizar a estratégia de dormência, transportar os nutrientes para as raízes deixando a parte aérea com pouco valor nutritivo. Acontece que a maior parte das plantas de regiões áridas é anual e, portanto, dependem das sementes para sua sobrevivência. As folhas e hastes são menos lignificadas já que estas plantas precisam crescer rapidamente e reproduzirem-se em um curto período, sem investimentos energéticos em rotas irreversíveis. Os cereais mobilizam reservas para os grãos fazendo com que a palha tenha um baixo valor nutritivo. A falta de água retarda o desenvolvimento das sementes e a lignificação fazendo com que a palha tenha um valor nutritivo mais alto.

A maioria dos arbustos particularmente de regiões tropicais mantém suas folhagens verdes. O fato de serem leguminosas e possuírem raízes profundas contribui para isso mesmo face ao prolongamento da época seca. Estes arbustos apresentam defesas contra os herbívoros e contra a desfolhação. Estas defesas são representadas por espinhos e, em poucas espécies, pela silicificação, entretanto são mais comumente representadas por compostos secundários como os taninos e alcalóides, substâncias que são energeticamente mais baratas que a lignificação pesada ou a cutinização. Estes compostos não reduzem a digestibilidade em muitos ruminantes, já que a sua toxidez muitas vezes é maior para o animal do que para os microrganismos ruminais, uma vantagem para os ruminantes selecionadores que podem modificar as substâncias secundárias através da saliva ou através da fermentação ruminal.

Quanto à fertilização, o nitrogênio é o que mais efeito causa na composição do vegetal em relação aos outros minerais presentes nos fertilizantes; o nitrogênio aumenta o conteúdo em proteína e a produção. Os aminoácidos e proteínas são sintetizados a partir de açúcares, e assim um aumento no suprimento de nitrogênio reduz o conteúdo de açúcares. Esta situação é estimulada principalmente pelas altas temperaturas e retardada nas baixas temperaturas, onde o nitrato pode se acumular e assim os açúcares permanecem intactos. As proteínas e os produtos nitrogenados acumulam-se principalmente no conteúdo celular diluindo assim a parede celular e aumentando a digestibilidade da planta forrageira. Isto pode ser desfeito pelo aumento da lignificação da parede celular. Qualquer acréscimo na fração nitrogenada requer uma depressão compensatória nos componentes não nitrogenados, especialmente os açúcares. Mudanças na digestibilidade dependem do balanço de fatores compensatórios. A redução na parede celular é benéfica nutricionalmente, enquanto a lignificação é um fator negativo que pode ser cancelado por mudanças na parede celular. O

balanço destes fatores é indubitavelmente influenciado pela temperatura, luminosidade e suprimento hídrico. O estresse hídrico, como mencionado, aumenta a digestibilidade, mas reduz a eficiência de uso mineral. Em média, a fertilização nitrogenada tende a reduzir a digestibilidade, embora ligeiramente. Alguns fertilizantes estimulam o mais rápido desenvolvimento e aumentam a produção vegetal às custas da redução da qualidade. Esta redução na qualidade, predita pela teoria, não acontece sempre porque a maior parte dos macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg e S) é retida dentro dos conteúdos celulares da planta, aumentando a sua digestibilidade. Os elementos catiônicos (K, Mg, Ca) aumentam a capacidade tamponante das forragens e são quase sempre associados com algum ânion (ácido orgânico ou nitrato) para manter o balanço iônico nas células vegetais. O excesso de potássio, antagonista do magnésio, é normalmente associado em gramíneas com níveis excessivos dos ânions aconitato ou nitrato. O magnésio é uma parte da molécula da clorofila, necessário para a fotossíntese. Nas condições em que o magnésio é um nutriente limitante pode haver limitação da fotossíntese sendo a produção de açúcares diminuída e ocorrendo a diminuição da digestibilidade.

Um outro fator que interfere a composição forrageira é o solo. Diferentes balanços de elementos minerais influenciam o crescimento e a composição vegetal. Assim, os efeitos do solo são similares aos da fertilização. Os efeitos do solo podem ser vistos sob dois aspectos: o acúmulo dos minerais na planta e a influência dos minerais na planta em sua produção de matéria orgânica, composição e digestibilidade. Os elementos minerais no solo dependem das rochas e dos minerais de que são derivados e do grau de intemperismo aos quais foram submetidos. Solos muito antigos normalmente apresentam poucos elementos solúveis tornando-se ácidos e ricos em óxidos de alumínio e de ferro que podem ser tóxicos para as plantas. Este processo é acelerado nos climas mais úmidos e mais quentes. Em ambientes muito úmidos, os nutrientes minerais são quase totalmente lixiviados permanecendo largamente nos tecidos dos vegetais que para continuarem crescendo necessitam da morte de outros vegetais e da reciclagem. O homem tem alterado esta situação através da fertilização. Plantas forrageiras que crescem no mesmo clima em solos diferentes podem ter composições diferentes com a mesma idade. A fertilização idêntica não garante a igualdade da nutrição das plantas porque os microclimas, a lixiviação e a disponibilidade de sílica podem ter efeitos consideráveis sobre as plantas forrageiras. Solos que sofreram fortes intempéries, pobres em sílica e em outros minerais produzem plantas com mais altas digestibilidades do que solos que não sofreram intempéries. Muitas vezes, a mais baixa produção está associada com mais altas digestibilidades porque as deficiências nos nutrientes do solo restringem o desenvolvimento da planta.

Perdas físicas de folhas e hastes impõem a necessidade de mobilização de reservas vegetais para formar novas folhas que reativem a capacidade fotossintética. Uma vez que este processo precede a formação de tecidos lignificados, o efeito da desfolhação sobre a qualidade é sempre positivo. Sob o ponto de vista da planta a remoção de tecidos vegetais é indiferente, se foi por fogo ou por corte ou por pastejo, exceto a seleção feita por pequenos herbívoros em remover partes de maior valor nutritivo. Portanto, a melhoria da qualidade forrageira é função da rebrota do vegetal por fatores adversos que promovem a desfolhação, incluindo a ação de insetos. Dentro de certos limites, isto é benéfico porque aumenta a digestibilidade da planta que rebrotou.

Plantas doentes têm seu crescimento impedido. A falta de crescimento e de lignificação melhora a digestibilidade, por outro lado, as concentrações de isoflavonas e de taninos aumentam. Alguns destes compostos são inibidores da ação de fungos, de microrganismos ou mesmo de animais. Malebeck e Balph (1987) descreveram aumentos nos compostos secundários em arbustos superpastejados.

#### **4. Interações ambientais e os vegetais**

Dentre as variáveis climáticas, a luminosidade e a temperatura são as mais importantes, seguidas pela umidade (Tab. 6.3, pág. 84). Isto é mais perceptível nas características cíclicas sazonais de regiões

temperadas. A estação de crescimento começa no verão com progressivos aumentos de temperatura e crescentes quantidades de luz até o equinócio do verão. As maiores temperaturas ocorrem no verão depois que os comprimentos dos dias tornam-se mais curtos. A estação de crescimento nas regiões temperadas pode ser dividida em três períodos: verão, quando a luminosidade e a temperatura são positivamente associadas com a idade das plantas; verão, quando a temperatura se estabiliza e o nível de luminosidade diminui e as plantas amadurecem; e o outono, quando tanto a luminosidade quanto a temperatura diminuem com a idade da planta. Luminosidade, temperatura e maturidade da planta têm efeitos distintos sobre a composição da planta e estes efeitos variam e interagem de acordo com a estação. Ao mesmo tempo, fertilização, água e predação também devem ser consideradas (Tab. 6.3, pág. 84).

A consequência das interações climáticas dentro das estações do ano reflete-se em mudanças nos constituintes químicos das forragens maduras. No verão temperado, onde a luminosidade e a temperatura são crescentes, o resultado é uma relação adequada entre produção de carboidratos e lignina após o primeiro corte. No verão, o segundo corte já demonstra diferenças comportamentais quanto à composição. Ocorre uma variação no grau de associação da fibra (predominantemente celulose) com a digestibilidade. No final do verão e início do outono, a temperatura, o comprimento dos dias e a luminosidade total diminuem. Isto é suficiente para a melhoria da qualidade da forragem com o avançar da idade. Os aumentos do *pool* metabólico e do conteúdo celular são parcialmente responsáveis por essa melhoria; além disso, a lignificação após a nova rebrota diminui com as temperaturas mais baixas do outono.

O estágio de crescimento em termos de desenvolvimento da planta é um importante meio de descrição da qualidade forrageira e a idade da planta tem sido utilizada para este propósito. Idade e maturidade, entretanto, nem sempre são sinônimos. Nas plantas, a maturidade constitui no desenvolvimento morfológico e no aparecimento do ciclo reprodutivo. Isto pode depender de sinais específicos, como por exemplo, o fotoperíodo ou a temperatura. A idade da planta é o período desde o início da rebrota no verão seguindo o inverno ou o crescimento após o corte. As plantas forrageiras que permanecem no estágio vegetativo podem ser descritas apenas em termos de idade ou de altura do pasto. Qualquer distinção entre idade e maturidade torna-se difícil. Temperatura, luminosidade e água aceleram o processo de maturação; corte mecânico, pastejo e doenças retardam. Estes fatores, positivos e negativos, podem ser separados naqueles que podem causar variação nas respostas da planta em um dado sítio (intemperismo, água, temperatura e manejo) e naqueles que variam geograficamente (luminosidade, comprimento do dia, solo e clima). Estes últimos podem causar variações nas plantas forrageiras em diferentes locais.

Agronomicamente é feita a generalização de que o avançar da idade declina a qualidade forrageira. Esta relação pode ser modificada por respostas individuais da planta e por fatores ambientais. A variação na composição da planta em iguais estádios fisiológicos e etários pode ocorrer em consequência de diferenças genótípicas entre as plantas forrageiras, bem como de respostas fisiológicas individuais resultantes de fatores ambientais que influenciam a composição, sem afetar o estágio fisiológico de desenvolvimento. O problema é construir um modelo adequado que integre os fatores climáticos e ambientais com a composição e digestibilidade. Um adequado modelo foi descrito por Fick e Onstad (1988).

A associação entre a idade e a maturidade levou a aplicação da idade de corte como sendo um critério para a qualidade de plantas forrageiras. O declínio geral no valor nutritivo com a idade pode ser mais bem exemplificado nos primeiros cortes de feno de regiões temperadas. Produções ótimas de material digestível acontecem mais tardiamente em regiões mais elevadas. O principal fator que influencia é a data de início da estação de crescimento da primavera. A data de corte, entretanto, apresenta falhas na determinação da qualidade nutritiva das plantas forrageiras. O segundo corte, por exemplo, resulta em digestibilidades mais baixas das plantas em relação ao primeiro corte, embora estejam em mesmas idades cronológica e fisiológica. As mais altas temperaturas promovem a lignificação e o mais rápido desenvolvimento fisiológico diminuindo o valor nutritivo com o avançar da idade. Durante o outono, as forragens podem aumentar em digestibilidade com o aumento da idade pelo favorecimento ambiental.

**Os trópicos** – A maioria das generalizações sobre a qualidade e composição das forragens derivam de estudos em regiões temperadas com as quatro estações bem definidas. As regiões tropicais não apresentam

variação no comprimento dos dias, apresentam altas temperaturas e ausência quase completa de inverno. Regiões próximas ao equador exibem dois períodos secos e dois períodos chuvosos (chuvas curtas e chuvas longas), resultado dos movimentos de translação. Nos trópicos o crescimento das plantas pode ser ou não contínuo dependendo da disponibilidade de umidade. Nas latitudes temperadas, o crescimento se inicia com o término do frio. Nas regiões tropicais, o crescimento começa nas mais altas temperaturas, usualmente após o corte ou quando a chuva finaliza uma época de estiagem. A digestibilidade máxima diminui com a latitude abaixo de 30 graus, onde a interrupção do crescimento é causada não pelo frio, mas pela falta d'água. Além disso, as forragens tropicais apresentam maiores problemas com doenças e predação do que as plantas temperadas. Espera-se, portanto, que as plantas de clima tropical tenham baixos valores nutritivos e altas proporções de estruturas de proteção para ajudar a prevenir a predação. Fatores adicionais como noites quentes, que promovem a respiração, e o crescimento em altas temperaturas, que aumentam a lignificação, além do fato da maioria das gramíneas tropicais serem do tipo C<sub>4</sub> contribuem para que o valor nutritivo destas plantas seja mais baixo.

Diversos trabalhos demonstraram que as forragens tropicais apresentam digestibilidades mais baixas, em torno de 15 unidades (Fig. 6.10, pág. 86). A mais baixa qualidade das forragens tropicais deve-se à maior proporção de parede celular e à maior lignificação. A disponibilidade de proteínas e de frações solúveis parece igual à das forragens temperadas (Combellas *et al.*, 1971). Existem também importantes variações na qualidade das diferentes espécies de plantas forrageiras tropicais. Sob condições de crescimento similares, a qualidade do Pangola foi inicialmente a mais baixa, mas também declinou mais lentamente com o avançar da idade. A ordem de declínio de qualidade descrita por Arroyo-Aguilu *et al.* (1975) foi napier > congo > estrela > guiné > Pangola em 30-60 dias de idade. As gramíneas mais produtivas são altamente responsáveis pela fertilização nitrogenada, que tende a diminuir a digestibilidade e o conteúdo de carboidratos solúveis e aumentar o conteúdo de proteína bruta. Muitas gramíneas tropicais apresentam alto conteúdo em hemicelulose dando uma falsa impressão de qualidade das gramíneas tropicais pela elevação dos valores de extrativos não nitrogenados (ENN). A digestibilidade das gramíneas tropicais é difícil de ser predita a partir de sua composição fibrosa, pela falta de associação entre a celulose e a lignina entre as espécies de gramíneas. A relação inversa entre fibra bruta (composta principalmente de celulose) e digestibilidade nas gramíneas temperadas não se aplicam para plantas tropicais. De maneira geral, portanto, todos os valores de fibra predizem fracamente o valor nutritivo de forragens tropicais. Outra característica das gramíneas tropicais é a ampla faixa de qualidade possível dentro de um mesmo estande experimental. Isto oferece oportunidades de seleção para animais pastejadores e ramoneadores. Em animais estabulados, as sobras chegam a 60%. A necessidade de seleção é maior em pequenos ruminantes como caprinos e ovinos que não podem comer tudo o que a eles é oferecido. Nestes animais, pequenos refugos indicariam subnutrição.

As leguminosas tropicais não têm sido importantes forragens a despeito de sua ampla distribuição. As leguminosas tropicais, assim como as temperadas, são ricas em proteína e pobres em parede celular, mas não têm altas digestibilidades se compararmos com as gramíneas tropicais. Além disso, as leguminosas tropicais são mais altas em lignina do que as temperadas e muitas delas contêm taninos e alcalóides. As diferenças entre leguminosas tropicais e temperadas não são tão marcantes quanto são para as gramíneas. Todas as leguminosas tropicais são plantas do tipo C<sub>3</sub>, enquanto a maior parte das gramíneas tropicais são plantas C<sub>4</sub>.

As grandes limitações dos ambientes tropicais foram evidenciadas quando houve a introdução de bovinos europeus, que são menos seletivos em seus hábitos alimentares e têm requisitos nutricionais muito altos. O desejo é que os trópicos úmidos ajudem a solucionar o problema da fome no mundo, mas a ausência de forragens de alta qualidade permanece como um obstáculo. Existem três possíveis soluções: manejo, tratamento químico e melhoramento vegetal. O manejo pode ajudar no sentido de ajudar na produção de forragens de qualidade, além do uso adequado de subprodutos concentrados, como por exemplo, o uso do melaço. O tratamento químico é caro e os resultados são variáveis. O melhoramento genético seria mais barato em longo prazo, entretanto, tem recebido pouca atenção.

Nos ambientes polares, os verões são curtos com luminosidade contínua. Existem poucas áreas agricultáveis como os vales do Alasca e algumas partes do nordeste da Escandinávia. A cevada é o principal

cereal cultivado e algumas gramíneas como a *brome smooth*. Não existem leguminosas. As plantas perenes que crescem sob estas condições armazenam nutrientes para o longo e escuro inverno. Os três grupos nativos de ruminantes do ártico são os mauses, as renas e o caribu que são grandes alimentadores intermediários. O alimento destes animais provém de gramíneas, arbustos e líquens no período do inverno. A qualidade da forragem é alta (digestibilidades não inferiores a 60%), mas de baixa disponibilidade no senso agrônômico. As coníferas árticas crescem muito lentamente e, além disso, são riquíssimas em compostos secundários e, portanto, não se constituem efetivas fontes forrageiras. Os líquens são a principal fonte forrageira. Os ruminantes árticos desenvolvem uma adaptação de 1 semana para elaborar enzimas capazes de quebrar o líquen, uma espécie de  $\beta$  glucano. Não existem compostos secundários. A digestibilidade do líquen por fluido ruminal não adaptado é da ordem de 15%, com fluido adaptado, os caribus tiveram digestibilidade de 80%.

## 5. Plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>

Os primeiros compostos estáveis da fotossíntese nas gramíneas C<sub>4</sub> são compostos de quatro carbonos, enquanto os das plantas C<sub>3</sub> são compostos de três carbonos, daí foi que surgiu a classificação de plantas do tipo C<sub>3</sub> e plantas do tipo C<sub>4</sub>. A diferença é significativa porque as plantas C<sub>4</sub> são fotossinteticamente mais eficientes. As plantas tropicais C<sub>4</sub> exibem maiores concentrações de peso seco, entretanto, com baixo valor nutritivo. As plantas C<sub>4</sub> possuem poucas células mesófilas entre os feixes vasculares. Estas células não são lignificadas, portanto, sua presença influencia a qualidade. A generalização de que as plantas C<sub>4</sub> têm um menor valor nutritivo que as plantas C<sub>3</sub> nem sempre é verdadeira. Milho que cresce em regiões temperadas apresenta maior valor nutritivo que o milho que cresce em regiões tropicais. Além disso, o milho é uma gramínea C<sub>4</sub> que vem sendo melhorada em seu valor nutritivo por manipulação genética. Este pode ser o caminho para a melhoria do valor nutritivo de plantas tropicais. Existem plantas C<sub>4</sub> adaptadas ao frio, principalmente em áreas temperadas de zonas temperadas que têm alta luminosidade total.

A fosfoenolpiruvato carboxilase, a principal enzima que fixa o CO<sub>2</sub> em plantas C<sub>4</sub>, requer temperaturas entre 30-35°C, enquanto a difosforibulose carboxilase, a enzima análoga das plantas C<sub>3</sub>, requer temperaturas entre 20-25°C. As plantas C<sub>4</sub> adaptaram-se às condições tropicais, onde a baixa respiração em altas temperaturas e em longos períodos de escuro conservam energia. Esta vantagem pode ser perdida em temperaturas baixas e em maiores comprimentos dos dias com menores intensidades luminosas. A maioria das gramíneas tropicais é do tipo C<sub>4</sub> e todas as leguminosas, incluindo as tropicais, e a maioria das gramíneas perenes temperadas são plantas do tipo C<sub>3</sub>. Quando há consorciação de gramíneas e leguminosas pode haver problemas quando o interesse é a melhoria de qualidade dos pastos. Em condições de pastejo intensivo, as gramíneas podem rebrotar mais que as leguminosas e estas últimas podem não sobreviver.

**Tabela 6.6. Características de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>**

C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>
Compostos C <sub>3</sub> são os primeiros produtos fotossintéticos estáveis	Compostos C <sub>4</sub> são os primeiros produtos fotossintéticos estáveis
Ribulose fosfato carboxilase é a principal enzima do primeiro passo da fixação do CO <sub>2</sub>	Fosfoenolpiruvato carboxilase é a principal enzima carboxilante
Baixas temperaturas (20-25°C) são ótimas para a atividade desta enzima	Altas temperaturas (30-35°C) são ótimas para a atividade desta enzima
Primeira reserva fotossintética é distribuída entre as células mesófilas	Primeira reserva fotossintética é concentrada nos feixes de células da bainha
Apresentam aproximadamente de 10-15 células	Apresentam apenas 2-3 células mesófilas entre os

mesófilas entre os feixes vasculares	feixes vasculares
Lenta translocação de compostos fotossintéticos das folhas	Rápida translocação de compostos fotossintéticos das folhas
Sem reservas de amido (gramíneas somente); sem cloroplastos dimórficos	Armazenagem de amido em grandes cloroplastos dimórficos
Relativamente baixo acúmulo de peso seco	Relativamente alto acúmulo de peso seco
Alta transpiração	Baixa transpiração
Alta fotorespiração (1-3 vezes a respiração da noite)	Baixa fotorespiração (praticamente zero)
Baixas taxas de trocas líquidas de CO <sub>2</sub> (15-30 mg/dm <sup>2</sup> /h)	Altas taxas de trocas líquidas de CO <sub>2</sub> (40-50 mg/dm <sup>2</sup> /h)
Baixa saturação à luz (7000 <i>footcandles</i> )	Alta saturação à luz (10000 <i>footcandles</i> )

## 6. Melhoramento genético

Com o advento da avaliação de plantas a partir de pequenas amostras de material vegetal, os melhoristas vegetais têm trabalhado para produzir forragens com alta produção aliada à alta qualidade com largos esforços no desenvolvimento de melhor adaptabilidade, produção e resistência às doenças. Cuidado deve ser tomado, todavia, porque a seleção pela alta produção e resistência às doenças pode desenvolver vegetais com baixo valor nutritivo. Plantas que apresentam um melhor valor alimentar podem apresentar menor capacidade de sobrevivência e assim requererem maior trato para sua manutenção e cultivo. Selecionar cultivares para altas resistências e produção não necessariamente quer dizer a produção de plantas com inferior qualidade nutricional. Estatisticamente é possível produzir vegetais combinando estas duas características. Melhorar o valor nutritivo implica em aumentar a digestibilidade, reduzir a lignificação, modificar a morfologia da planta e reduzir a quantidade de compostos secundários potencialmente tóxicos. O valor nutritivo é, portanto, um complexo fenômeno que envolve uma grande diversidade de genes.

As leguminosas são caracterizadas por alto conteúdo protéico e de lignina e baixo conteúdo de parede celular em relação às gramíneas. A quantidade de gramíneas consumidas por herbívoros é grande e, portanto, a ingestão de compostos secundários também. É importante destacar, todavia, que eles podem não estar presentes em todas as espécies de leguminosas. Níveis moderados de taninos podem aumentar o fluxo protéico, já que somente têm toxicidade em altos níveis. Além disso, os taninos estimulam as plantas a produzirem e nem todos os alcalóides e taninos são tóxicos. Ensaios biológicos, portanto, são necessários para examinar os efeitos de cada substância. A pesquisa com cultivares de alfafa com baixo tanino criou plantas que se prostram facilmente já que a lignina está relacionada com o componente estrutural destas plantas. A idéia, portanto, deve ser descobrir variedades mais digestíveis que não sejam menos adaptadas ao ambiente. Aumentar o conteúdo protéico das leguminosas pelo aumento na proporção de folhas também não parece ser o melhor caminho. Esse aumento pode ser desnecessário para os microrganismos ruminantes; entretanto, esforços devem ser direcionados para prover de proteínas os não ruminantes.

As gramíneas, por sua vez, são caracterizadas por alto conteúdo de parede celular e baixo conteúdo de lignina seguido de um mais baixo consumo alimentar voluntário em relação à digestibilidade. A lignificação afeta uma maior proporção de material digestível disponível nas gramíneas do que nas leguminosas por causa do maior conteúdo em parede celular. As gramíneas podem apresentar compostos secundários como os cianidos (sorgo e capim sudão), alcalóides endófitos (*fescue*) e alcalóides indolealquilaminos (*Phalaris*). Menos FDN seria interessante para as gramíneas, entretanto as pesquisas têm encontrado dificuldades para esta diminuição. Diminuir a lignificação ou aumentar a taxa de digestão deram resultados mais eficientes. Um exemplo é a variedade *coast-cross* do capim bermuda, que tem mais baixa produção, entretanto resulta em maior produtividade animal que a variedade padrão. O mesmo se aplica para a variedade mutante da

planta de milho com nervura marrom. “Melhorar” variedades de gramíneas pode desenvolver vegetais mais susceptíveis às doenças e a estresses ambientais, além de uma mais baixa produção.

Palhas de cereais também têm sido melhoradas no sentido de aumentar a proporção de energia fotossintética na forma de grãos às custas do caule. A palha é uma importante fonte de alimento para os animais no Terceiro Mundo. Diminuindo o tamanho da planta reduz-se a área do caule e assim aumenta-se a relação folha:caule. É lógico que o efeito sobre o valor nutritivo depende da relativa qualidade de folhas e de caules, que varia entre as espécies de cereais. O caule da cevada tende a ser de menor qualidade que as suas folhas, assim a digestibilidade tem sido melhorada nas variedades mais curtas. Com o arroz, acontece o contrário, as folhas exibem mais silicificação que as hastes, então o reverso pode ser a solução. Trigo e triticale são semelhantes à cevada, embora a cevada seja maior que o trigo e sua palha seja em média mais digestível. A qualidade da folha e da haste, bem como as suas proporções, é afetada por fatores ambientais, dos quais o mais importante é a umidade. A aridez aumenta a relação folha:caule por favorecer o encurtamento da planta que termina retendo carboidratos solúveis no caule ou nas folhas principalmente porque não formam sementes viáveis.

O milho, o sorgo e determinados milhetos usualmente diferem de outros cereais por apresentar caules que servem como reservatórios de carboidratos solúveis. Estas plantas do tipo  $C_4$  sofreram modificações desde os seus ancestrais e isto é o que permite a sobrevivência em climas temperados. A qualidade da folha e do caule do milho é enormemente influenciada pela temperatura. O diâmetro do caule, que influencia a relação de células parenquimatosas contendo carboidratos com o córtex vascular lignificado, está associado com a digestibilidade. Isto pode ser particularmente importante para o sorgo. A bainha da folha, que contém lignina e sílica, é uma camada de proteção. Por exemplo, a silicificação da bainha da folha parece ser um fator de proteção mais importante que a lignina para proteger a planta do milho de ataques. A bainha protege o caule, e assim a composição de uma relativa pequena parte da planta pode representar um mais alto valor nutritivo do caule. Assim, a resistência a doenças não necessariamente deve ser associada à lignificação.

O milho de nervura marrom foi descoberto na coleção de milhos mexicanos da Universidade de Purdue. A significância do material solúvel colorido na nervura central das folhas (principal reservatório de lignina no milho) não foi investigado, até que a característica fosse associada a baixos níveis de lignina e altos conteúdos de material polifenólico solúvel. Este tipo de mutação tem sido descoberta ou induzida no sorgo e no milheto (Cherney *et al.*, 1988). O gene do milho de nervura marrom pode ser útil nos países tropicais onde a lignificação é um grave problema. As plantas que sofrem esta mutação apresentam a lignina menos polimerizada e uma considerável quantidade de substâncias polifenólicas solúveis nas nervuras centrais, que não afetam a digestibilidade assim como a lignina normal faz. As paredes celulares são mais digestíveis e fermentam numa velocidade mais rápida. Por outro lado, as plantas podem ser menores e mais sujeitas a doenças. O gene do milho de nervura marrom contribuiu na Europa para a melhoria do valor nutritivo das silagens de milho. As diferenças entre os híbridos de milho americanos e europeus são de mais de 12 unidades de digestibilidade.

## Capítulo 7 – Animais de livre pastejo

A sobrevivência, o crescimento e a produtividade de animais de livre pastejo dependem de fatores externos como o suprimento de nutrientes forrageiros, a composição, a distribuição espacial e as características temporais e do próprio animal – seu comportamento, requerimentos e interação com a forragem. Neste contexto o animal é livre para expressar suas escolhas, preferências e seu comportamento. As pesquisas de pastagens e de manejo foram amplamente revisadas por Wheeler (1987).

A relação planta-animal faz parte de um amplo sistema ecológico em que o fluxo de energia fotossintética passa da planta para o herbívoro e deste retorna para o solo na forma de fezes e urina. A decomposição da matéria orgânica por fungos e bactérias libera nutrientes minerais que são reutilizados pelas plantas. Os nutrientes também são supridos pela quebra das rochas nos processos de intemperismo. As plantas suprem os animais de energia, proteínas, vitaminas e minerais, requerendo apenas fontes minerais e CO<sub>2</sub> para a fotossíntese e para seu próprio crescimento. A reciclagem de fontes minerais é vital para o sistema. Para ocorrer a alteração deste balanço basta remover do ciclo algum produto animal ou vegetal. A base para a fertilização e suplementação mineral é a necessidade de correção deste frágil balanço suprindo deficiências inerentes ao sistema. A queda no provimento destas fontes reduz a produtividade a limites supridos apenas pelos intemperismos geoquímicos e pela reciclagem biológica.

Os produtores rurais removem os convertedores secundários (insetos, predadores) para maximizar a recuperação dos animais ou das plantas. Eles restringem também o sistema a uma única espécie forrageira para pastejo. Sob estas condições, a regulação da densidade dos herbívoros é necessária para balancear a produção de forragem para evitar o superpastejo. A restrição de espécies de herbívoros faz com que a forragem seja subutilizada.

O principal problema nos estudos de pastejo é a mudança. Nada permanece igual de um dia para o outro. Em experimentos de alimentação a dieta é mantida constante o tanto quanto possível na tentativa de monitorar o *status* do animal. Um determinado grau de imprecisão pode existir nestes tipos de experimentos. As soluções são possíveis apenas quando são seguidas determinadas metodologias nos experimentos de pastejo e no caso da produção animal, contrastes econômicos também devem ser considerados.

Animais em livre pastejo são bastante influenciados em suas escolhas alimentares. Espécies vegetais disponíveis, diferenciação morfológica em qualidade dentro das espécies e densidade vegetal são alguns fatores que determinam a quantidade de matéria nutritiva por unidade de área. Um componente adicional é a densidade animal que determina a pressão de pastejo. Aumentando-se a pressão de pastejo, diminuem a seletividade animal e a quantidade de alimento por animal.

O pastejo e o ramoneio não podem ser entendidos isoladamente como dois extremos. Nos sistemas intensivos de pastejo, a despeito de estarem sendo fornecidas pastagens com alta disponibilidade e alta qualidade, impõe-se um limite na característica do herbívoro em selecionar forragens. As condições de campo são diferentes, pois oferecem tanto plantas diferenciadas quanto ampla variedade de espécies vegetais. Os ramoneadores arbóreos possuem um leque maior de seleção mesmo estando a disponibilidade e o valor nutritivo mais baixos. Modelos matemáticos podem integrar estes complexos fatores para um adequado balanço dos efeitos compostos de diversos parâmetros. Esses modelos são interessantes porque permitem avaliar o efeito total de um complexo grupo de fatores e prever informações limitadas. A falha destes modelos é a possibilidade de não considerar as relações causa-efeito e outras teorias alternativas (Cap. 23).

## 1. Capacidade de suporte

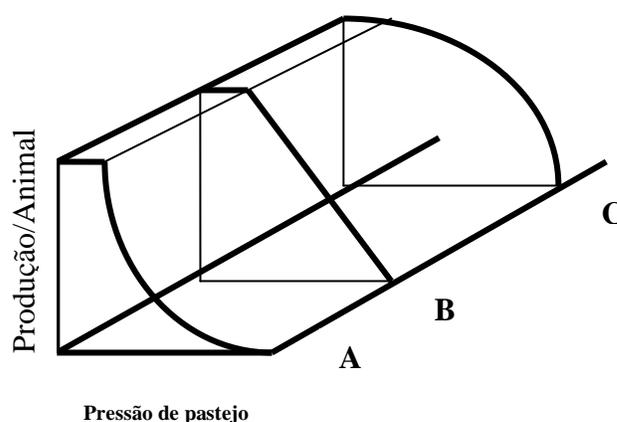
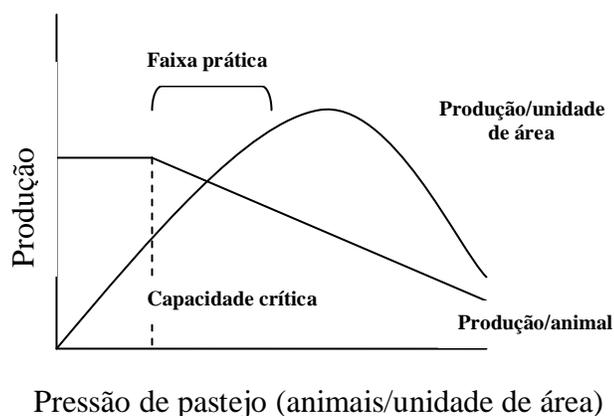
Como a pastagem responde à pressão de pastejo, medir a capacidade de suporte torna-se essencial por titular a capacidade de pastejo em função do número de animais. *Pressão ou intensidade de pastejo* é o número de animais por unidade de área. A resposta do animal à intensidade de pressão de pastejo depende de complexos fatores que são descritos na Fig. 7.2 (pág. 94). O subpastejo (baixa pressão de pastejo) resulta no crescimento e maturação da forragem a um ponto que a resposta animal pode ser reduzida pela baixa qualidade forrageira e reduzido consumo de nutrientes digestíveis. Um aumento na pressão de pastejo levaria a um aumento da produção animal por área até um certo ponto. Depois deste ponto a inclusão de animais levaria a um vertiginoso declínio produtivo. O ponto de máxima produção animal é o que designamos *capacidade de suporte*. Este nível está geralmente além das pressões de pastejo mais econômicas indicadas pelos parênteses da Fig. 7.2. Note que a produção animal máxima total ocorre em uma pressão de pastejo bem acima da produção máxima por animal. Estes níveis de pressão de pastejo são característicos em muitas situações na África e na Ásia e menos característicos na América do Sul. A capacidade de suporte varia continuamente entre as estações, assim o manejo deve decidir o balanço próprio entre animais e pastagens. Esta operação requer cuidadoso manejo porque considerável atenção deve ser dada aos efeitos do clima corrente e outros eventos contemporâneos sobre a disponibilidade de futuros nutrientes digestíveis. O manejo também deve considerar o ótimo nível econômico de produção e a probabilidade de riscos. Manter o balanço em alta capacidade de suporte traz consigo o risco de queda na produção forrageira se houver falta de chuva ou se acontecerem outros fatores que evitem o crescimento normal do vegetal. Por causa disso, a maior parte dos manejadores de pastagens prefere trabalhar com reservas alimentares e com uma capacidade de suporte abaixo da máxima e com ótima produção animal.

O retorno econômico ideal e menores riscos ocorrem na faixa de pastejo prático como indicado pela Fig. 7.2. Se o pastejo em contrapartida está demasiadamente baixo, o resultado é a supermaturação da forragem. Existem evidências de que o subpastejo em condições tropicais úmidas reduz a produção animal individual. Pastejo muito próximo da capacidade máxima também causa redução na produção animal individual. Os manejos de pressão de pastejo variam pelo mundo. A maior parte dos sistemas estudados são os da Austrália e Nova Zelândia. Os sistemas de manejo da América Latina baseiam-se no subpastejo e os da África no superpastejo. Na América do Norte, Europa e parte da Ásia, a forragem é cortada e levada ao animal – um sistema de pastejo quase inexistente.

A Fig. 7.3 (pág. 95) representa possíveis relações de pressão de pastejo e produção. Se a produção e a qualidade da pastagem não são afetadas pela pressão animal, a função seguirá como a curva A. Esta curva pode representar pontos instantâneos no tempo, mas ela diminui em acurácia quando o pastejo produz efeitos prolongados sobre a composição e qualidade da pastagem. Alguns resultados sugerem um declínio linear como a curva B (Hart, 1978) e um declínio curvilíneo como a curva C (Connolly, 1976). Uma forma sigmóide (não exibida) também foi sugerida (Conniffe *et al.*, 1970).

Fig. 7.2. Produção animal em função da pressão de pastejo

Fig. 7.3. Relações propostas entre o ganho de peso do animal e a pressão de pastejo



Não existe atualmente um método satisfatório que determine a quantidade de forragem atualmente disponível para pastejo. Estimativas são feitas a partir de medidas agrônomicas, simulações de pastejo e análises químicas. O capítulo 8 discute o assunto com mais detalhes; aqui a discussão será em termos de capacidade de suporte influenciando a produção animal.

Um dos métodos para medir-se a capacidade de suporte é o sistema *put-and-take*. Os animais são divididos em dois grupos: (1) animais controle que ficam na pastagem permanentemente e tem o desempenho produtivo registrado e (2) animais que são colocados e retirados conforme a necessidade de manutenção da forragem em um ótimo estado. A capacidade de suporte é o número de animais por unidade de área que pode ser mantido em um estado de boa nutrição em qualquer época. A produção nutritiva da pastagem é expressa em termos do produto animal. Um problema deste sistema é que ele não tem flexibilidade nas situações em que o número de animais tem de ser constante ou nos casos que requerem suplementação. A remoção e o retorno dos animais imitam as situações em que fontes externas de alimento são administradas ou a habilidade de vender ou comprar em períodos inconvenientes. O sistema *put-and-take* é assim uma boa ferramenta de pesquisa, mas não um sistema de manejo.

Um método alternativo, menos conveniente para a experimentação, é a suplementação alimentar para um número fixo de animais em uma área fixa. Este sistema é o principal sistema de manejo utilizado pelas fazendas de produção de leite. Uma dificuldade para este sistema é que a pressão de pastejo é reduzida pela suplementação, particularmente nos casos de pastagens de baixa qualidade em que os animais cessam o pastejo e apenas comem o suplemento. De qualquer maneira a resposta animal varia diretamente com o nível de suplementação de acordo com a qualidade da pastagem.

O objetivo de ambos os sistemas, entretanto é obter alguma estimativa dos nutrientes recebidos pelos animais em pastejo e a conversão destes em produto animal. O sistema *put-and-take* tem a vantagem da simplicidade, mas a suplementação torna-se necessária em casos de alta resposta animal ou em pastagens de baixa qualidade. O problema torna-se mais complicado e os resultados são mais detalhados quando atenção é dada para o valor nutritivo das pastagens na forma de nutrientes digestíveis totais (NDT) ou de energia líquida (EL). Nesta situação, a energia para manutenção tem sido estimada e um valor arbitrário é tomado para os suplementos e suas eficiências.

Na avaliação do manejo de pastagens é importante restringir o estudo de nutrientes limitantes, particularmente energia e proteína. O conhecimento dos níveis de proteína para ruminantes é complicado porque o nível de nitrogênio das forragens se modifica em função do conteúdo de energia e interage com a função ruminal. A manutenção do nitrogênio e outros nutrientes em níveis superiores aos requeridos (via suplementos ou fertilização) tende a ocupar os limites de produção em qualidade e suprimento forrageiro. Um adequado nível de nitrogênio é conseguido quando os animais estão crescendo e engordando. Se o nitrogênio é suprido na dieta suplementar, os animais podem comer mais suplemento e menos forragem, particularmente se a forragem for pobre em energia.

## 2. Produtividade animal

O objetivo principal no manejo de pastagens é determinar o ótimo balanço entre animais e pastagem. A produção forrageira pode ser afetada pela densidade vegetal e sombreamento por sobreposição de material que podem reduzir a capacidade fotossintética. Estas situações estão associadas com subpastejo e podem ser controladas pelo corte, embora a forragem possa ser desperdiçada.

O índice de área foliar, área foliar total por unidade de área territorial, é o principal fator que influencia a resposta das plantas forrageiras ao pastejo. O subpastejo resulta em crescimento excessivo e sombreamento por senescência foliar, que reduz a fotossíntese e aumenta a respiração. A ótima pressão de pastejo aumenta a efetividade do índice de área foliar, e mais altas pressões resultam em excessiva desfolhação e em decréscimo da produção forrageira. A mais alta produção forrageira não é necessariamente consistente com o máximo de energia alimentar por unidade de área. A predação em excesso muitas vezes melhora a digestibilidade porque plantas estressadas limitam a lignificação e investem em estruturas de parede celular (Cap. 6).

A resposta produtiva animal por unidade de área reflete a produção de material forrageiro digestível. O ponto máximo de produção forrageira não é o mesmo da produção animal, uma vez que pequenas produções de forragem de alta qualidade produzem melhores respostas animais. Parte da resposta forrageira é consequência da reciclagem de nutrientes oriundos da urina e fezes de animais, mas esta distribuição, muitas vezes esporádica, nem sempre é eficiente para a reciclagem de nutrientes necessários para a planta. A reduzida produção animal no superpastejo deve-se à excessiva desfolhação, redução da capacidade fotossintética (índice de área foliar). Em contraposição, a morte de espécies vegetais desejáveis pode ocorrer também em baixas pressões de pastejo caso haja mistura de plantas de qualidades diferentes. Se os animais têm de se deslocar muito para obter alimento, o custo de manutenção aumenta e o consumo é reduzido (Hogan *et al.*, 1987).

O nordeste da Europa e a América do Norte utilizam o sistema do pastejo zero, ou seja, a forragem é cortada e fornecida aos animais ou então é armazenada. Este manejo permite o melhor controle do consumo e da qualidade alimentar. O custo de manutenção animal neste caso é menor do que dos animais em pastejo (principalmente devido ao menor deslocamento). Isto permite a aplicação de conhecimentos de utilização de carboidratos e proteínas em rações totais (TMR) em níveis adequados para a otimização da função ruminal. A aplicação destes princípios com animais suplementados a pasto torna-se mais complicada. Nos trópicos úmidos a adoção deste sistema não trouxe resultados satisfatórios, mesmo fornecendo forragens que tiveram seu corte efetuado no ponto ideal quanto ao valor nutritivo, particularmente em função da maior proporção de hastes nas plantas tropicais. Em livre pastejo, a seleção resultou em mais alta resposta animal.

## 3. Comportamento de herbívoros em pastejo

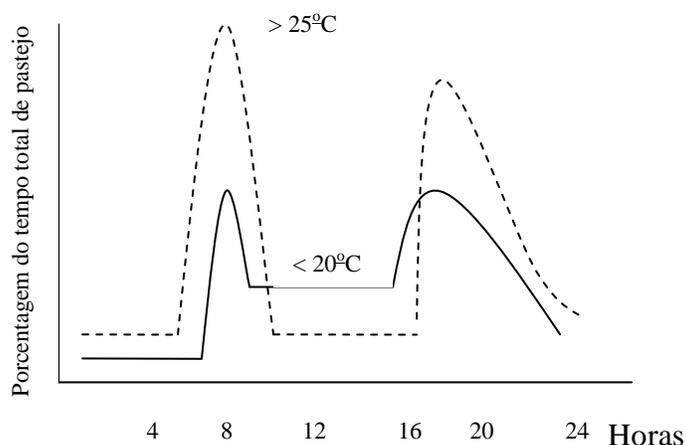
Os animais revelam suas preferências e certos caprichos quando podem escolher seu próprio alimento. Essa escolha, entretanto, depende da diversidade forrageira. A seleção é diminuída em altas pressões de pastejo e quando há uniformidade do pasto. As gramíneas vegetativas temperadas são as menos diferenciadas; folhas e hastes muitas vezes apresentam a mesma digestibilidade. Em estandes experimentais com apenas uma espécie de gramínea sob alta taxa de lotação por um ou dois dias também não resulta em seleção. Forragens tropicais, forragens amadurecidas e pastos com espécies misturadas oferecem amplas possibilidades de seleção (escolha de folhas, hastes e espécies de plantas com diferentes qualidades e palatabilidades). Situações extremas oferecem problemas especiais. Estudos de pastejo com ovinos realizados

na Escócia resultaram no consumo exclusivo e conseqüente eliminação de determinadas espécies vegetais de melhor valor nutricional, enquanto outras espécies de pior qualidade nem foram pastejadas.

Os caprichos de comportamento alimentar são usualmente percebidos em menores taxas de lotação. Pode acontecer de determinadas áreas serem pastejadas até o chão e outras áreas adjacentes com a mesma forragem crescerem até a maturidade (Fig. 7.4, pág. 96). Pode acontecer das áreas superpastejadas apresentarem um maior teor de nitrogênio ou mesmo apresentarem melhor palatabilidade, melhores odor e tato e talvez o animal faça um controle seletivo para evitar a reciclagem de parasitas internos. A morfologia da planta influencia o comportamento de pastejo e o consumo. O tamanho da folha e sua distribuição são importantes para as plantas com hastes altamente lignificadas. Assim, a morfologia determina a apreensão aleatória e o consumo pode ser reduzido pela preferência por folhas e desprezo de hastes. O tamanho do bocado é também um fator importante, já que o tamanho da planta, a morfologia e a habilidade do animal em selecionar alimentos determinam o adequado consumo. Um outro fator importante é a densidade ou disponibilidade forrageira. Sob condições de pastejo é mais econômico energeticamente o pastejo da forragem disponível do que o deslocamento para outras áreas. O sistema de pastejo é também ditado pelo movimento dos rebanhos, que em contrapartida depende do suprimento de água. Conseqüentemente, o superpastejo pode ocorrer em áreas próximas às fontes de água.

Os ruminantes apresentam consumo diurno definido e realizam ruminação (Fig. 7.5, pág. 97). Geralmente, bovinos e ovinos pastejam pela manhã e à tarde e ruminam principalmente à noite, além de que pode ocorrer ruminação por volta do meio dia. Estes modelos de consumo intermitente são mais característicos de espécies que pastejam em clima temperado (R. E. McDowell, 1972). A Fig. 7.6 (pág. 97) mostra que o maior pastejo para vacas lactantes em pastagens de alta qualidade acontece aos 20°C. Aos 25°C os maiores consumos acontecem quando a ordenha da manhã é completada antes das 6 horas. A ordenha da tarde deveria ser mais cedo, em torno das 14 e 16 horas permitindo que as vacas retornem ao pastejo por pelo menos mais duas horas antes de escurecer. Pastagens de baixa qualidade aumentam o tempo gasto com o pastejo e ruminação e, assim podem limitar o consumo.

Figura 7.6. Contrastes em modelos de pastejo de vacas em lactação em pastagens de boa qualidade em dois regimes de temperatura



#### 4. Variação entre as espécies animais

O comportamento alimentar varia entre os tipos de pastejo. As preferências de pastejo de bovinos e ovinos coincidem em 70%. As preferências de bovinos coincidem muito menos com as de caprinos e assemelha-se em apenas 5% com as preferências de espécies selecionadoras como os veados. Espécies com grandes semelhanças competem por alimentos, especialmente se o superpastejo ocorre. Por outro lado, se as espécies possuem hábitos de pastejo bem distintos, estas espécies podem se complementar no comportamento alimentar. A combinação delas em uma mesma pastagem leva a melhor utilização forrageira. Se o superpastejo acontece nestas condições, entretanto, plantas indesejáveis podem se tornar dominantes.

Várias espécies animais pastando em uma mesma área levam ao aumento da produção por área comparado com o pastejo de uma única espécie animal. As espécies animais não comem a mesma forragem, assim, a complementação resulta na melhor utilização forrageira. Além disso, os efeitos da predação levam à melhoria do valor nutritivo forrageiro. Os campos são muitas vezes caracterizados por diversidade de plantas e herbívoros. Comparados com os não ruminantes, os ruminantes são consumidores menos seletivos de espécies vegetais. As bactérias ruminais podem agir como tamponantes pela detoxificação de muitas substâncias potencialmente danosas; elas também provêm um suprimento mais constante de aminoácidos e vitaminas para o animal. Os herbívoros não ruminantes necessitam de seleção vegetal mais cuidadosa para terem o mesmo resultado produtivo. Problemas podem ocorrer com a ingestão de plantas potencialmente tóxicas principalmente sob condições de estresse nutricional e escassez de forragens, quando espécies menos desejáveis são consumidas em quantidades suficientes para induzir problemas (Culvenor, 1987).

Ovinos e bovinos apesar de semelhantes nas preferências possuem habilidades que evitam a competição. Habilidades estas que ainda são subestimadas. Alguns trabalhos na Irlanda demonstraram que os ovinos pastam nas áreas adubadas por bovinos fazendo com que pastos de *ryegrass* respondam com alto valor nutritivo. Além disso, a adição de dois ou mais ovinos por ha em área manejada para bovinos de leite em taxa de lotação ótima não reduziu a produção de leite. O pastejo em conjunto de caprinos e bovinos trouxe resultados benéficos no controle de ervas daninhas e de arbustos incipientes, além de promover a redução de parasitas internos.

#### 5. Manejo de pastagens

A otimização da produção animal depende da manutenção de adequada capacidade de suporte e de alterações da densidade animal para manter este balanço. Isto representa a tomada de decisões diariamente baseada na condição da forragem, número de animais e outros fatores. Isto pode ser feito cortando o excesso de forragem nas épocas de picos de produção e armazenando-as para uso nas épocas de escassez alimentar ou, alternativamente, vendendo animais antes do período que a produção forrageira decline ou haja necessidade de suplementação durante os períodos de escassez. Os manejadores buscam minimizar os períodos de excesso e escassez de forragens (Fig. 7.7, pág. 98). O objetivo deste manejo é reduzir os custos a partir da diminuição dos dias de pastejo por unidade de produto gerado. A produtividade é medida como a resposta produtiva acima dos custos de manutenção animal.

O pastejo intensivo que produz o máximo retorno econômico é diferente daquele que produz a máxima produção por área. Geralmente, altos investimentos levam a um maior ganho por animal do que por unidade de área. Poucos animais representam menores riscos de déficits no suprimento alimentar. A melhoria da pastagem ou a suplementação alimentar devem ser viáveis economicamente à medida que também aumentam a produtividade animal.

A produção de leite é mais laboriosa e mais cara economicamente do que a produção de carne ou de lã. Ela demanda mais alto consumo animal e mais alta qualidade forrageira. A qualidade alimentar é a

principal razão pela qual a produção leiteira tem mais êxito nos países de clima temperado. Além do alto valor protéico, as leguminosas forrageiras temperadas são superiores nutricionalmente às gramíneas pelo menor conteúdo de parede celular, um fator primário para a eficiência alimentar e consumo voluntário.

O pastejo rotacionado é preferido ao pastejo contínuo porque a pressão de pastejo é mais fácil de ser controlada e menos forragem é perdida; entretanto, o pastejo contínuo pode ser tão ou mais eficiente se for adequadamente manejado. É importante considerar o tipo e a quantidade de forragem necessária para suprir os requisitos nutricionais de uma determinada categoria animal. Os bovinos de leite apresentam os mais rígidos requerimentos, seguidos proximamente de ovelhas gestantes; bovinos de corte em lactação apresentam baixos requerimentos e bovinos adultos de corte os menores requerimentos. O nível de digestibilidade (limitante da produção) diminui na mesma ordem.

Vacas leiteiras em lactação e ovelhas gestantes podem não ser capazes de obter todos os seus requisitos energéticos a partir da dieta e assim podem desenvolver problemas metabólicos como a cetose e outros estresses nutricionais. As relativas capacidades de plantas forrageiras de suprirem os requisitos animais estão representadas na Fig. 7.8 (pág. 99). As leguminosas são superiores às gramíneas porque apresentam mais alto conteúdo protéico e maior consumo animal. É importante destacar que qualquer forragem que cresce em clima temperado é geralmente superior em qualidades às forragens que crescem em climas mais quentes.

Animais confinados em piquetes são forçados a consumir toda a forragem disponível antes de serem transferidos para o próximo piquete. Permite-se à área pastada a recuperação e a rebrota antes do próximo ciclo de pastejo. Este método de manejo favorece o crescimento ereto e facilita a desfolhação. O consumo principalmente da parte aérea reduz severamente o índice de área foliar. Além disso, a manutenção da ótima produtividade forrageira requer da planta a tolerância a periódicas desfolhações. Se a produção animal é favorecida pelo pastejo de remoção ou pelo pastejo rotacionado isto vai depender da produção total e da qualidade forrageira. O material de melhor qualidade é comido primeiro, sendo o material de pior qualidade deixado para depois. Isto produz um modelo cíclico em que os animais giram de piquete em piquete. O pastejo rotacionado em forragens de climas tropicais produz piores resultados em relação ao pastejo contínuo em adequada taxa de lotação. Os dois sistemas funcionam melhor em sistemas de manejo intensivo de forragens de alta qualidade em condições de clima temperado.

Um sistema mais simples realizado na Irlanda combina o pastejo contínuo com variáveis restrições de determinadas áreas de pastejo para balancear as taxas de lotação com a capacidade de suporte. Este sistema requer cercas móveis para regular a pressão de pastejo de acordo com a variação da produção forrageira. Áreas não pastejadas são resguardadas para o corte como silagem ou feno de modo a fornecer alimentos nos períodos de baixa produtividade forrageira.

A melhoria das pastagens no sentido de maximizar sua produção requer a adição de elementos minerais que são limitantes da produção animal e vegetal. Os mais importantes suplementos para plantas são o nitrogênio, o fósforo, o potássio e o cálcio na forma de calcário (para corrigir a acidez do solo). Destes fatores nutricionais, o nitrogênio é o mais importante. Os outros elementos são discutidos no Cap. 9.

O nitrogênio promove a produção e aumenta o conteúdo de proteína bruta do pasto. Em muitas espécies de gramíneas o crescimento total é mais representativo do que o aumento no conteúdo de proteína bruta. Isto acontece porque o crescimento é tão intenso que a diluição da matéria orgânica limita os níveis de proteína bruta em forragens maduras a níveis mais baixos, não muito diferentes das forragens não fertilizadas. Assim, a resposta seqüencial ao nitrogênio é muito alta no início. A melhoria é bem evidente. Com o avançar da maturidade vegetal, as respostas são menores e mais moderadas.

A quantidade de nitrogênio requerido para o crescimento e reprodução das bactérias ruminais é geralmente menor que o nível de nitrogênio de gramíneas que terão máxima produção. Aumentando os níveis de nitrogênio a partir da fertilização, aumenta-se a proteína bruta solúvel, particularmente o nitrogênio não protéico (NNP). Ao mesmo tempo, os níveis de carboidratos solúveis são diminuídos por causa do aumento da síntese protéica que ocorre às custas da glicose, produto primário da fotossíntese. O resultado é que as pastagens fertilizadas com nitrogênio tendem a ser bastante altas em nitrogênio solúvel e bastante baixas em

carboidratos rapidamente fermentáveis que seriam necessários para a eficiente função ruminal. Este problema é mais sério nas pastagens tropicais e de estações quentes, que são inerentemente mais baixas em carboidratos solúveis. O nitrogênio forrageiro (Seção 18.2) consiste de NNP e de proteína, relativamente solúveis no estado fresco, promovendo rápida fermentação. Ruminantes alimentados com pastagens provavelmente dependem da proteína microbiana como sua principal fonte nitrogenada já que o escape ruminal é baixo. Além disso, o nitrogênio se perde quando administrado em níveis que maximizam a produção forrageira porque o nível de nitrogênio na forragem está acima dos requisitos microbianos. Do ponto de vista dos custos energéticos, uma alternativa é utilizar as leguminosas como meio de maximizar a utilização do nitrogênio fixado. O uso de leguminosas não superará o problema da solubilidade protéica, entretanto, as espécies pobres em tanino serão mais bem utilizadas. Os taninos são estruturas de dupla camada que podem ser mais vantajosas para espécies animais com adaptações salivares.

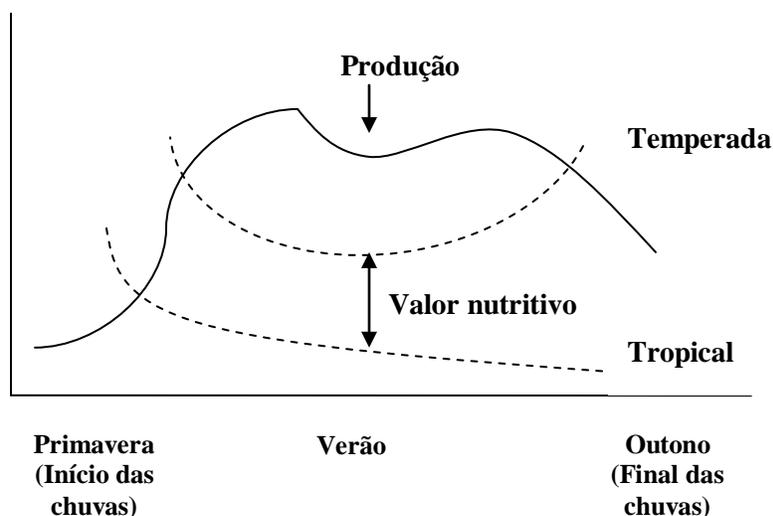
Por causa das limitadas taxas fermentativas da parede celular e da escassez de carboidratos nas palhas e forragens tropicais, a produção microbiana não é alta e o requerimento ruminal é de aproximadamente 12 unidades de proteína bruta, dos quais 5 podem ser obtidos da saliva e da difusão ruminal. A proporção de carboidratos solúveis em relação a proteína bruta é crítica e os desbalanceamentos resultam em alta amônia ruminal e perda de nitrogênio, facilmente produzidos por fertilização e pela introdução de leguminosas (Fig. 7.9, pág. 100).

## 6. Condições tropicais

O ambiente tropical não responde igualmente em produtividade vegetal ao ambiente temperado. Por essa razão, a produção animal nos trópicos é mais complicada. A produção animal baseia-se principalmente no pastejo sem suplementação particularmente na América Latina, Austrália e algumas partes da África. As áreas de pastejo sofrem a falta de métodos conservacionistas e uma série de problemas de ordem nutricional discutidos no Cap. 2 e ilustrados na Fig. 7.10 (pág. 101).

A produção e a qualidade forrageira variam ao longo do ano. As principais variáveis são água, nutrientes para a planta, temperatura e luminosidade, que em contrapartida determinam a resposta vegetal e a maturidade. Como conseqüência, a capacidade de suporte não é constante, apesar do manejo. Curvas sazonais variam com as regiões climáticas geográficas (Fig. 7.11, pág. 101). Tanto nas regiões de clima temperado quanto nas regiões de clima tropical, é preciso se preocupar com a sazonalidade na produção que nas regiões temperadas correspondem ao frio e nas regiões tropicais à escassez de chuvas. Nas condições de escassez de forragens faz-se necessário balancear o número de animais em relação à disponibilidade de forragem. Alguns ramoneadores ou alimentadores intermediários nos trópicos podem evitar perdas de peso sazonais. Determinadas cabras da Nicarágua, por exemplo, não perdem peso porque se alimentam de arbustos de raízes profundas e de árvores que permanecem verdes na época seca. Os caprinos podem sobreviver neste tipo de alimentação por causa da destreza na extração de folhas existentes em ramos espinhosos de leguminosas arbustivas, além de, em determinadas ocasiões, terem o hábito de subir em pequenas árvores.

Fig. 7.11. Curva padrão de produção sazonal e valor nutritivo de forragens tropicais e temperadas



As tradições sociais e étnicas e os diversos ambientes levaram ao desenvolvimento de diferentes técnicas de manejo de animais e de pastagens nos trópicos. Os rebanhos seminômades de regiões áridas apresentam problemas próprios relacionados com o superpastejo. A água muitas vezes é o fator limitante e a pressão de pastejo (superpastejo) está relacionada com as distâncias que os animais têm de percorrer para atenderem as necessidades hídricas e depois retornarem às áreas de pastejo. Bovinos podem passar três dias sem ingerir água. Isto faz com que ocorra o superpastejo nas áreas próximas às aguadas e subutilização forrageira nas áreas mais distantes.

A agricultura de cortes e queimadas tem sido prática comum nas áreas de florestas desde os tempos mais antigos por influência das comunidades indígenas. A continuidade deste tipo de agricultura itinerante depende da reciclagem de nutrientes do solo e de programas de reflorestamento que quase nunca são executados. Para incrementar a produção animal nos trópicos é preciso pensar em se trabalhar com subprodutos regionais como o melaço, a mandioca, leguminosas arbóreas e resíduos de bananeiras como suplementos alimentares. Por outro lado, estes produtos também introduzem problemas no balanço de nutrientes, particularmente no balanço nitrogênio-carboidratos com respeito à proteína.

Na América Latina, as pressões de pastejo são geralmente abaixo da capacidade de suporte das pastagens. A consequência direta é o acúmulo de material amadurecido. Manejos adequados requerem o corte e a eliminação de material subpastejado, incluindo ervas daninhas e forragem “passada”. McDowell comentou que os cortes variam conforme a situação e as espécies vegetais existentes na área. Caso não sejam respeitadas as características das plantas forrageiras, o corte pode vir a representar danos mais comprometedores da produção do que propriamente benéficos. Pastos superpastejados de Pangola, Estrela, Capim Gordura ou misturas de Kudzu e Capim Gordura não necessitam de corte porque os animais ao pastarem já realizam pisoteio suficiente para estimular a rebrota, desde que haja suficiente umidade. Se é possível fazer o corte mecânico, ele é bem vindo ocasionalmente para o controle de ervas daninhas e para manter as parcelas subpastejadas recortadas de modo a não haver redução da palatabilidade.

As plantas  $C_3$  (gramíneas e leguminosas) não competem bem com as gramíneas  $C_4$ . Pressões de pastejo que otimizem o uso de gramíneas tropicais podem resultar em perdas de leguminosas. Em oposição, reduzir a pressão de pastejo para atender as leguminosas pode resultar na supermaturação das gramíneas (D. Thomas e de Andrade, 1986). A alternativa é permitir o crescimento de leguminosas separadamente e fornecê-las como suplementação alimentar. As leguminosas podem ser cultivadas em campos fechados. Muitas delas têm portes arbóreos e raízes profundas que lhe permitem permanecerem verdes na estação seca. Os galhos são cortados e oferecidos como suplemento. Muitas vezes as folhas são separadas para produzir

um suplemento protéico. A prática é tão comum em algumas partes do mundo (Índia, por exemplo) que contribui para o desmatamento. Outra prática é o corredor agrícola. As leguminosas arbóreas são plantadas em linhas com aproximadamente 4m entre elas e consorciadamente é feito um cultivo agrícola que seja beneficiado pela troca de nutrientes com as leguminosas arbóreas que devem ser podadas para evitar sombreamento das plantas menores. As sobras e resíduos culturais tornam-se a base da alimentação animal.

As técnicas de preservação forrageira são amplamente utilizadas nos ambientes temperados (Cap. 14). O objetivo da conservação é disponibilizar forragem com qualidade nos períodos de escassez: inverno frio (regiões temperadas) e período seco (trópicos). A preservação nos trópicos deve superar os problemas de fermentação, mofos (fungos indesejáveis) e reações de Maillard (Seção 11.7) promovidas por altas temperaturas e intensa radiação solar. A estação chuvosa nas regiões tropicais pode ser problemática para a fenação uma vez que esse método só é possível de ser executado no fim do período chuvoso quando a forragem já amadureceu e tem baixo valor nutritivo. Além disso, as gramíneas tropicais oferecem algumas barreiras. As espécies mais produtivas (Capim guiné, napier etc.) possuem colmos espessos com baixo conteúdo em matéria seca (10-15%) e não são de fácil murchamento. Além disso, se foi realizada fertilização nitrogenada, a quantidade de carboidratos solúveis é escassa e a fermentação láctica normal é duvidosa. Este problema pode ser corrigido com o uso de aditivos às silagens, entretanto na maior parte dos países em desenvolvimento os produtos químicos, enzimas e culturas microbianas ainda são muito caros. O melaço permanece como o principal aditivo e o seu uso leva a um produto muito ácido com baixa matéria seca forrageira. Os silos normalmente são do tipo trincheira e de superfície. Em condições tropicais os silos devem ser cobertos para bloquear a radiação solar (lona preta), entretanto, o calor pode desencadear reações de Maillard.

A Austrália possui uma considerável área tropical e de desertos que têm problemas semelhantes àqueles vistos nos países tropicais menos desenvolvidos. A intensa pesquisa na área agrícola, entretanto, propiciou o desenvolvimento de modelos eficientes e perfeitamente aplicáveis às regiões tropicais. Os pesquisadores australianos desenvolveram leguminosas tropicais, muitas delas coletadas na América do Sul. Melhoraram geneticamente uma série de espécies vegetais além de desenvolver sistemas de manejo que foram introduzidos na América do Sul.

Os dados existentes de produção leiteira bovina nos trópicos revelam produções por animal diárias de 12-14kg com produções totais de 2000-3000kg em um período de lactação de aproximadamente 7-8 meses. Estes níveis podem se aproximar do máximo potencial genético de algumas raças, entretanto, a inclusão de mais energia dietética é necessária para animais produtos de cruzamentos zebu-europeus e raças com maior genética européia. Nos trópicos existem limitações para isso particularmente em função da digestibilidade das forragens, conteúdo em matéria seca, volume das gramíneas, conteúdo protéico e tipo de forragem (folha suave ou áspera). Um outro problema foi a introdução por muitos anos de raças bovinas de clima temperado, mais exigentes nutricional e climaticamente. Sob estas condições os rebanhos foram inibidos quanto a exacerbação de suas características fenotípicas e produtivas por não serem capazes de consumir conforme suas capacidades e requerimentos. O resultado direto foi a reduzida produção de leite (Fig. 7.15, pág. 104).

## 7. Suplementos alimentares

Suplementar com energia e proteína os animais em pastejo é uma maneira de superar a ausência de forragem disponível. A suplementação reduz a pressão de pastejo já que os animais obtêm uma parte dos seus requisitos a partir do suplemento. Quando os suplementos são fornecidos, faz-se necessário um aumento da taxa de lotação para evitar o subpastejo e o acúmulo de forragem amadurecida. Se a qualidade da pastagem é ruim o animal a rejeita e prefere os suplementos. Suplementação concentrada nos trópicos é controversa especialmente se estas fontes representarem altos custos. Alternativas são os subprodutos de alta qualidade, se disponíveis. A interação entre qualidade forrageira e suplementação concentrada muitas vezes

não é levada em consideração. Por causa desta interação, os animais que se alimentam de forragens de baixa qualidade nunca produzirão ao mesmo nível daqueles que ingerem forragens de excelente qualidade com menos concentrado, a não ser que os níveis de fibra sejam otimizados (Tabela 7.2 e Fig. 7.16, pág. 105). A implicação para forragens tropicais é que a suplementação é mais cara porque relativamente mais concentrado é necessário para otimizar os níveis de fibra enquanto a produção de leite ainda permanece inferior. A suplementação não é o caminho para sobrepor as limitações de forragens de baixa qualidade. A melhor solução seria o manejo de pastagens de melhor qualidade. A utilização de uréia ou amônia como suplementação de nitrogênio não protéico adicionado ao melaço de cana deve ser por si só suficiente para suprir 16% da proteína bruta equivalente. Além disso, atenção deve ser dada aos requisitos de enxofre neste caso. A relação enxofre:nitrogênio deve ser de aproximadamente 1:12 (Seção 9.15).

A suplementação de animais em pastejo deve levar em consideração a regulação tanto do consumo de suplementos quanto da quantidade de suplemento ótima para a fermentação ruminal e para o uso da forragem disponível. Animais leiteiros devem ser suplementados durante a ordenha. Embora isto permita a mais fácil regulação das quantidades, a ingestão ótima relativa à fermentação ruminal ainda não é alcançada porque os animais retornam à pastagem e não conseguem comer. Este problema ainda é mais sério em pastagens de baixa qualidade, resultando em resultados insatisfatórios quanto ao uso de suplementos.

Parte do problema com a suplementação é que os suplementos protéicos e de carboidratos não são correspondentes. Pastagens fertilizadas com nitrogênio são baixas em carboidratos solúveis disponíveis, particularmente em regiões de clima tropical, e assim as leguminosas forrageiras são utilizadas como fonte alternativa de nitrogênio. Gramíneas tropicais maduras e as não fertilizadas são também deficientes tanto em nitrogênio quanto em carboidratos solúveis. Estas dificuldades podem ser superadas com blocos de alimentos para serem lambidos em áreas de pastejo. Estes blocos são compostos de melaço, minerais e algumas vezes com uma fonte protéica. O consumo ilimitado destes blocos pode ser controlado com a adição de sal ou usando blocos endurecidos por cristalização. As limitações de uso de blocos é que eles devem alimentar em taxas razoáveis, não podem se desintegrar na chuva, mas também não podem ser excessivamente sólidos de maneira que impeçam a alimentação. No momento do preparo, o calor pode produzir produtos de Maillard indesejáveis na nutrição. Cimento muitas vezes é combinado com o melaço para trazer maior durabilidade, mas a quantidade deve ser cuidadosamente regulada. Outros componentes que podem ser incluídos nos blocos são proteínas protegidas, isoácidos e minerais traço. O uso de sistemas de suplementação como os blocos de melaço e os sistemas de avaliação forrageira empregando sacos de náilon têm sido realizados na Austrália e sendo adotados em outras regiões tropicais com sucesso variado.

Subprodutos vegetais oriundos da indústria alimentar são suplementos alimentares extremamente importantes. Muitas vezes eles são fontes mais baratas de energia e proteína que as fontes de cereais intactas. É importante destacar que estes subprodutos apresentam os mesmos defeitos que suas fontes vegetais e outros que podem surgir do seu processamento. Em muitos casos os nutrientes são removidos resultando em um produto alterado, como sementes onde se extraiu o óleo ou açúcares retirados da beterraba e cana-de-açúcar. Assim, os subprodutos variam em qualidade conforme a eficiência de extração de seus nutrientes. A Tab 7.3 (pág 106) lista alguns subprodutos alimentares e seus valores nutritivos.

Na América do Norte e em outros países desenvolvidos é feito o controle de qualidade dos resíduos. Na América Latina isto não é feito o que diminui a qualidade destes alimentos como concentrados para ruminantes, na medida em que são incluídas cascas indiscriminadamente sem falar nos riscos de adulterações que incluam taninos e sílica que poderiam ser detectados por análises rotineiras de verificação de qualidade.

Muitos subprodutos alimentares não contribuem com significativas quantidades de fibra efetiva digestível, embora possam ser importantes fontes de proteína e de energia e utilizados para o balanceamento de rações; a polpa cítrica, a polpa de beterraba, os grãos de cerveja são importantes alimentos que compõem este grupo. Alguns subprodutos são colocados nas rações baseados apenas na análise proximal dos mesmos sem considerar aspectos como o teor de lignina e de taninos ou a presença de produtos de Maillard que não são detectados nas análises proximais. Isto leva à sobrevalorização de alguns alimentos como resíduos do café e da uva (Tab. 7.3, pág. 106).

Os produtos das indústrias de extração de óleos e de condimentos pertencem a um grupo peculiar e variável. Eles incluem resíduos de cocos, cascas de nozes e sementes aromáticas de várias plantas. Geralmente apresentam baixa digestibilidade e pouca proteína disponível. Os compostos que inibem a digestibilidade da energia e da proteína não são completamente conhecidos, mas provavelmente incluem óleos voláteis que contribuem com o sabor.

Os resíduos de frutas constituem uma potencial fonte alimentar. Geralmente são ricos em pectina e açúcares, podendo apresentar altas digestibilidades desde que não contenham níveis altos de tanino (a maçã, a uva e os resíduos de oliva possuem altos níveis de tanino) (Nikolic e Jovanovic, 1986; Rebolé e Alvira, 1986; Nafzaoui e Vanbelle, 1986). Geralmente eles são baixos em proteína disponível. Algumas vezes, as frutas são filtradas para a obtenção de suco. O resíduo da filtragem pode constituir-se de cascas de grãos ou de frutas. Cascas de arroz são essencialmente indigestíveis. Outros resíduos de filtros podem conter alguma energia digestível. A polpa cítrica, a polpa de beterraba e os resíduos de tomate são todos bastante digestíveis, mas se sofrerem podem não ter proteína disponibilizada. Os materiais desta natureza devem ser avaliados quanto à disponibilidade protéica através da determinação do conteúdo de nitrogênio da fibra em detergente ácido. Os subprodutos da indústria de vinhos incluem as uvas e os talos de passas. Estes alimentos apresentam baixo valor alimentar devido aos altos conteúdos de lignina e tanino. As análises também são mais complexas por causa das excessivas quantidades de taninos, lignina e cutina nas cascas das sementes e talos.

Alimentos que possuem tanino tendem a ser subvalorados quando analisados por métodos de degradabilidade ruminal *in vitro* não modificados. A suplementação com adequada fonte de nitrogênio ou protéica pode superar esta limitação. Os taninos causam deficiências nitrogenadas em bactérias não adaptadas e assim inibem a digestão celulolítica. A adaptação aparentemente depende do sacrifício de algumas células ou da proteína inativar os taninos. As mucinas salivares podem desempenhar um papel similar nos ruminantes ramoneadores que consomem significativas quantidades de tanino. Estes animais regulam seletivamente suas taxas de ingestão para evitar taninos em excesso (Seção 13.3.5). Outra limitação na alimentação prática de alimentos com altos níveis de taninos é a quantidade que pode ser ingerida, já que existe um limite de tolerância ao tanino. A maior parte dos subprodutos de baixa qualidade podem ser fornecidos em baixo nível (5-10% da ração) sem efeitos negativos, entretanto, quantidades maiores podem ser contraproducentes. No avançar das pesquisas com subprodutos alimentares, faz-se necessário avaliar a fermentação ruminal dos mesmos e o desempenho animal.

## Capítulo 8 – Técnicas de avaliação forrageira

Uma variedade de técnicas indiretas tem sido desenvolvida para medir o valor nutritivo das pastagens e as quantidades comidas pelos animais. Estas técnicas são complexas por causa do controle do consumo animal e da coleta de fezes, mais difícil ainda em condições de pasto do que em animais estabulados.

### 1. Avaliação de pastagens

A produção total das pastagens não está disponível apenas para os herbívoros que pastam. Herbívoros selvagens, insetos e roedores competem com os ruminantes domésticos pelo consumo de forragens. Medir o consumo dos consumidores primários é difícil. Além disso, material forrageiro morto é decomposto por micróbios do solo. Este balanço toma cerca de 50% da produção total disponível para o pastejo e ramoneio de animais domésticos. Alguns autores comentam que as espécies competidoras ou complementares utilizam apenas as forragens que não são alimento para os animais domésticos e, assim, promoveriam a melhoria da qualidade forrageira em virtude de contribuírem com o aumento da pressão de pastejo. Esta colocação, entretanto, ainda é controversa. A produção forrageira total é superior àquela determinada por medidas de produto animal.

Produção e qualidade forrageiras podem ser estimadas observando a densidade vegetal, por meio de técnicas de amostragem e análises laboratoriais das plantas e por medidas de capacidade de suporte (número de animais que podem ser mantidos em uma dada área; veja Tab. 8.1). Nenhum destes métodos isoladamente, entretanto, é capaz de descrever quantitativamente a relação nutricional entre plantas e animais. A capacidade de suporte e a produtividade animal, por exemplo, dependem do consumo de matéria vegetal digestível e da eficiência animal.

Avaliar o conteúdo de energia líquida da forragem disponível é mais difícil nos campos com pastagens nativas do que em condições de alimentação para animais estabulados ou sob condições de pastejo em pastagens cultivadas. Em ambientes com grandes variações, como no caso dos campos com pastagens nativas, muitos outros fatores influenciam a eficiência alimentar. Calor, luminosidade e umidade interferem tanto no crescimento vegetal quanto no crescimento animal. O uso da energia pelo animal é afetado por suas atividades de pastejo e por suas necessidades de controle térmico. Nenhum método que efetivamente separe e avalie estes fatores foi desenvolvido. Medidas de consumo forrageiro e de digestibilidade incluem variações remanescentes no desempenho animal considerando como eficiência. Em geral, os requisitos de manutenção de animais em livre pastejo são estimados em 140-170% dos requisitos para animais estabulados. A determinação direta dos custos de manutenção de animais em livre pastejo através de aparelhos que medem a respiração pode superestimar os valores em função dos custos energéticos gastos pelo animal para carregar o aparelho. A principal crítica aos sistemas que consideram os nutrientes digestíveis totais (NDT) estimados ou a produção de energia líquida por acre ( $4047\text{m}^2$ ) por meio da produção animal é que eles possuem o erro inerente da conversão da eficiência de uma função animal a um número (NDT, por exemplo) que nada mais é que uma função da disponibilidade de nutrientes da planta.

Tabela 8.1. Métodos de avaliação de pastagens

Fator		Método
Produção forrageira		Gaiolas, corte rente, retirada forrageira/animal/há
Qualidade forrageira	Composição	Análises químicas
	Digestibilidade	Fístula esofagiana, digestibilidades <i>in vitro</i> e <i>in situ</i>
	Consumo	Bolsas coletoras de fezes, amostragem alimentar, marcadores
Produção animal	Capacidade de suporte	Taxa de lotação, entrada e saída de animais ( <i>put-and-take</i> ), produção/ha
	Eficiência	Aparelhos portáteis respiratórios

## 2. Amostragem

*Gaiolas* → O mais simples ensaio de produção forrageira é a produção de matéria seca, mas medir a produção em condições de pastejo é bastante complexo. A produção de pastagens pode ser estimada pelo corte rente de faixas de áreas selecionadas aleatoriamente protegidas pelo uso de gaiolas móveis. Alguns procedimentos citados por McDowell (1972) são os seguintes:

1. A matéria seca de forragem disponível (lb/acre) =  $85(H) - 190$ , onde H é a soma de quatro medidas de altura em polegadas tomadas em quatro esquinas de um pedaço de compensado de cor clara (luminoso) medindo aproximadamente 25 in.<sup>2</sup> deixado em um piquete da gramínea. Assumindo as quatro alturas medidas no total de 50 in.,  $85 \times 50 - 190 = 4060$  lb de MS/acre (4540 kg/ha). Se os animais que irão pastejar o piquete requerem 11 kg de MS/dia, o piquete teoricamente suprirá suas necessidades por 413 dias; entretanto, o cálculo dos requerimentos dos animais seriam maiores cerca de 30% por causa das perdas (danos causados pelo pisoteio, por exemplo). Outra maneira de encarar o cálculo é dizer que por um período de 28 dias, o piquete suportará 11 cabeças/ha, ou aproximadamente 0,86 animais anualmente.
2. A forragem disponível pode também ser estimada como a matéria seca por unidade de área = peso da forragem fresca de quadrantes X conteúdo em matéria seca. Este sistema envolve amostras que foram cortadas de áreas medidas e selecionadas aleatoriamente na parcela e posteriormente pesadas.
3. O pastejo simulado é estimado pelo arrancar manual da pastagem simulando o consumo animal. A extensão da colheita é determinada pela altura que o operador espera que o animal paste no piquete. Se uma área designada é utilizada (1m<sup>2</sup> de área enjaulada), uma estimativa da matéria seca que os animais poderiam consumir pode ser feita como no item 2. O pastejo simulado é um pouco superior aos outros métodos porque estima o que os animais provavelmente consumiriam.

Para que estas estimativas sejam de valor prático devem existir estimativas correspondentes de qualidade forrageira. A qualidade da forragem varia enormemente com a idade da planta, estação e a porção da planta que é efetivamente consumida. Do ponto de vista prático, as melhores determinações de quanto estes animais estão ou não sendo bem alimentados baseiam-se na observação de quais partes da planta o animal ingere em um dado momento. Em pastagens jovens, eles consomem primeiro as pontas (brotos), a porção mais jovem e succulenta da planta, depois consomem as folhas maduras, e depois, se a taxa de lotação for alta o bastante de modo que o pastejo seja mais rápido que a taxa de crescimento, as hastes superiores e as folhas mais velhas (aquelas que perderam o brilho da cor verde) são apreendidas. A digestibilidade logicamente é maior no início do pastejo.

Os sistemas de gaiolas não se adaptam às condições de sistemas de ramoneio. O corte rente somente de áreas protegidas elimina qualquer efeito do animal sobre as plantas. Áreas de pisoteio e onde os animais defecam e urinam influenciam bastante o crescimento das plantas. Além disso, as gaiolas podem produzir erros como os efeitos de borda, onde as plantas mais altas recebem mais luminosidade do que as menores. O corte rente de forragens em altura relativamente uniforme pode não refletir a seleção alimentar praticada pelos animais. Um outro aspecto é que a seleção é maior nas pastagens temperadas e é quase totalmente eliminada em altas taxas de lotação. Isto não é verdade, entretanto, em situações de ramoneio e sob algumas condições de pastejo nos trópicos, onde as forragens altamente diferenciadas contêm partes com baixo nutritivo que não são ordinariamente comidas. O pastejo intensivo por faixas pode eliminar estes erros de medições no sistema de gaiolas, entretanto, pode também não representar o mais apropriado ou eficiente método de manejo sob o ponto de vista prático.

*Quadrantes* → Os quadrantes são similares às gaiolas exceto pelo fato de que as áreas dos quadrados são avaliadas em aleatoriedade estatística relativa a área do campo. Este método tem vantagens onde na área da pastagem também existem árvores e arbustos sendo que grandes áreas são necessárias para um estudo apropriado.

*Ensaio de transecção (Transect Survey)* → Os ecologistas desenvolveram este método para catalogar as espécies vegetais disponíveis baseado na densidade e ocorrência vegetal. Linhas são sorteadas ao longo do terreno para serem avaliadas. Todas as plantas que ocorrem nestas linhas e em alguns metros ao longo de suas laterais são registradas. A vantagem deste método é que ele pode ser aplicável às situações de ramoneio, entretanto, pode superestimar a forragem disponível em situações de pastagens nativas mistas, já que determinadas plantas presentes podem não ser consumidas pelos animais. Além disso, aquelas que são consumidas podem também ser amplamente diferentes quanto ao valor nutritivo.

*Corte rente (Clipping)* → O ensaio de consumo forrageiro requer um procedimento amostral que mimetize a seletividade animal. Várias técnicas são empregadas. Uma metodologia é seguir o animal em pastejo e cortar um material fisicamente comparável àquele selecionado pelo animal. Este é o procedimento menos estressante para o animal, mas isto requer que o animal seja suficientemente domesticado a fim de que o observador possa perceber as partes selecionadas por este animal em uma determinada área. Este é talvez o melhor sistema para identificar as espécies vegetais e partes escolhidas. Uma alternativa para o corte manual é cortar uma faixa que represente uma seção cruzada do campo, entretanto, este procedimento representa o que é comido apenas quando aplicado para pastagens uniformes. O corte rente manual seletivo é usado para avaliar vegetações mistas, incluindo arbustos e é um dos procedimentos menos laboriosos. McCammon-Feldman (1980) comparou os métodos *Transect survey* e o *Clipping* e concluiu que a acurácia foi maior para o segundo método por haver detectado as preferências vegetais de caprinos. Na área estudada, das 100 espécies vegetais existentes, os caprinos tinham o seu consumo representado em 80% por apenas 3 espécies. O consumo pode ser estimado a partir da coleta total de fezes combinada com análises de marcadores internos (lignina, por exemplo) em relação ao material cortado que representa a dieta (Seção 8.4.1).

*Fistulação* → Um enfoque mais direto para medir o consumo alimentar são os ensaios com material vegetal que se tem certeza que o animal consome. Isto pode ser feito através de fístulas ruminais ou esofagianas ou por análises fecais (McManus, 1981; Chenost, 1986). As técnicas de fistulação são bastante estressantes para o animal e isto pode afetar os resultados. Estes procedimentos são bastante laboriosos e requerem considerável destreza e perícia. Uma fístula esofagiana é formada pela transecção cirúrgica do esôfago inserindo aí uma cânula. Durante a amostragem, a cânula é substituída por um mecanismo de coleta enquanto o animal pasta. A amostragem via fístula ruminal requer a remoção do conteúdo ruminal em um recipiente antes do animal começar a pastar. Depois do pastejo, amostras de ingesta são coletadas e o conteúdo ruminal é devolvido. Este método é menos sofisticado, entretanto, é laborioso. A fístula esofagiana requer cuidados

constantes e manutenção. Amostras obtidas tanto por fístula esofágica quanto por esvaziamento e amostragem ruminais são contaminadas com saliva, que contém minerais e componentes orgânicos. Assim, a composição química das amostras de forragem não reflete exatamente a forragem consumida. A correção para essa contaminação não é simples e muitas vezes é ignorada. Os mucopolissacarídeos na saliva também interferem na determinação de lignina elevando os valores destas (Theurer, 1970). Geralmente, é mais difícil identificar espécies vegetais e partes das plantas depois delas serem consumidas.

*Análises fecais* → É possível identificar espécies vegetais e partes de plantas em resíduos fecais. Este procedimento consome muito tempo e requer especial treinamento. O método pode proporcionar dados valiosos e pode também ser aplicado a conteúdos ruminais e materiais esofágicos. É difícil, entretanto, relatar a composição química da forragem original ingerida. A composição fecal refletirá as quantidades de tecidos lignificados presentes, entretanto não diz nada sobre a quantidade e qualidade dos componentes mais digestíveis que não estão representados nas fezes.

### 3. Estimando digestibilidade e consumo

O consumo de animais e a digestibilidade das forragens em ensaios de pastejo são obtidos a partir de estimativas. A relação utilizada nesta estimativa é:  $F_i = P_r/R_a$  (8.1) onde o consumo ( $F_i$ ) é igual ao resíduo fecal ( $P_r$ ) dividido pela indigestibilidade aparente ( $R_a$ ). A indigestibilidade aparente pode ser estimada através de marcadores internos tais como nitrogênio fecal ou cromógenos. Os cromógenos trabalham bem apenas com pastos verdes uniformes, onde as concentrações de pigmentos são altas e amostras representativas de consumo seletivo são obtidas. O nitrogênio fecal é principalmente de origem microbiana e sua quantidade depende do estado nutricional do animal. O seu uso requer que um padrão seja estabelecido para o corte da forragem em ensaios de confinamento e coleta total de fezes; usualmente, uma equação de regressão é desenvolvida para relacionar a digestibilidade com o nitrogênio fecal. Trabalhos que discutem o uso de marcadores internos: Bartiaux-Thill e Oger (1986), Wofford *et al.* (1985) e Bruckental *et al.* (1987).

Uma alternativa é o uso de fístulas esofágicas (McManus, 1981; Chenost, 1986). O uso da proporção de lignina nas amostras esofágicas em relação àquela contida nas fezes pode não ser bem feita em função de contaminações com saliva nas amostras esofágicas (Theurer, 1970). Se a digestibilidade é determinada por métodos *in vitro*, os indicadores internos (nitrogênio fecal, por exemplo) podem ser utilizados para estimativas de consumo (Chenost, 1985). Para este propósito é necessário conhecer ou ser capaz de estimar-se a produção total de nitrogênio fecal, que é função do consumo. Usualmente, a relação é calculada a partir de médias de equações de regressão. O nitrogênio fecal provavelmente estima com mais acurácia a digestibilidade do que o consumo (Cordova *et al.*, 1978).

A produção fecal total pode ser medida por meio de bolsas amarradas ao animal. A técnica da bolsa tem a desvantagem do aumento dos requerimentos para o trabalho assim como possíveis efeitos prejudiciais de um peso sobre o animal e conseqüentemente sobre seus hábitos de pastejo. Este último é mais sério em pastagens de baixa densidade onde a distância percorrida pode afetar o consumo. Portanto, é muito mais fácil o uso da técnica dos marcadores para estimar a produção fecal.

Os marcadores externos são mais comumente utilizados para estimar a excreção fecal (Seção 8.4.2). A administração diária de óxido crômico ( $Cr_2O_3$ ) em taxa controlada de liberação é um destes métodos. Supondo a recuperação total do marcador nas fezes, o conhecimento de sua quantidade e concentração em uma amostra representativa de fezes permitirá a estimativa da produção fecal total. Esta técnica depende da amostragem de maneira que a variação diurna na concentração fecal não contribua para o erro. Medir a produção fecal diurna pode proporcionar informações para o estabelecimento de um adequado horário amostral.

Várias técnicas existem para a amostragem fecal. Um método é coletar amostra de fezes diretamente do reto. Este método não trabalha bem quando o óxido crômico pulverizado é o marcador utilizado porque o pó tende a se mover com o líquido mais do que com a fase particulada. Este método tem sido melhorado a partir do uso de óxido crômico impregnado em papel ou em preparações mordentadas, que dão uma melhor regulação ao modelo de excreção. Uma alternativa é preparar cápsulas de óxido crômico que se desintegram em taxa constante no rúmen e assim a amostragem fecal em determinados momentos supera as variações da curva de excreção fecal diurna (Langlands, 1975; Raleigh *et al.*, 1980).

Um outro procedimento é a coleta de amostras deixadas no campo. Excreções animais individuais podem ser identificadas se *pellets* plásticos coloridos são administrados com óxido crômico (Minson *et al.*, 1960). Este método trabalha melhor em ambientes secos onde a contaminação das amostras é mínima e uma relativa completa recuperação das fezes é obtida. Dispositivos telemétricos são utilizados para registrar o número de bocados e mastigações (Penning, 1983). Penning e Hooper (1985) mediram o consumo de forragens a curto prazo através da pesagem dos animais.

#### 4. Marcadores

Os marcadores são utilizados quando há dificuldade na coleta total de fezes, particularmente em estudos de pastejo. O marcador é mantido em um certo nível de maneira que a proporção de produção fecal torne-se uma estimativa da indigestibilidade. Existem três tipos de marcadores neste contexto: os internos que já estão contidos na dieta, como a lignina, por exemplo; os criados matematicamente como o nitrogênio fecal; e os marcadores externos (Seção 8.4.2).

A relação matemática de indicadores indigestíveis e não absorvíveis é essencialmente uma das concentrações relativas de acordo com o grau de digestão; os resíduos indigestíveis tornam-se proporcionalmente concentrados nas fezes. Da equação 8.1, se X é indigestível e  $R_{xa}$  é a unidade, então as concentrações de X no alimento ( $C_{xi}$ ) e nas fezes ( $C_{xr}$ ) são:  $R_a = C_{xi}/C_{xr}$  (8.2). O mesmo acontece para a matéria metabólica já que  $M_i = R_a C_{mr}$ , onde  $R_a = M_i/C_{mi}$  (8.3).

No caso de um componente indigestível como a lignina ou um marcador adicionado, por exemplo, as concentrações das substâncias referência nos alimentos e nas fezes são necessárias. No caso de um constituinte metabólico como o nitrogênio fecal, entretanto, o  $M_i$  constante deve ser derivado de ensaios de digestão de coletas totais. A digestibilidade é uma função linear da concentração fecal correspondente. Uma equação para estimar a digestibilidade é obtida plotando a digestibilidade versus o conteúdo fecal, um processo aplicável a qualquer constituinte fecal indigestível, metabólico ou vice versa. A relação direta entre digestibilidade e concentração fecal é curvilínea. Na prática, a calibração do nitrogênio fecal é uma regressão da digestibilidade sobre uma função das concentrações de nitrogênio fecal. A precisão e a acurácia na estimativa da digestibilidade diminuem com a variabilidade nas medições dos indicadores, entretanto esta variação não criará tendência para valores mais altos ou mais baixos a menos que haja um problema com a recuperação. A pouca recuperação do marcador resulta na subestimativa do coeficiente de digestibilidade. Isto pode ser corrigido a partir de um coeficiente de correção para a digestibilidade do marcador obtido de ensaios de coletas totais. Esta correção é possível nos casos de ingredientes alimentares naturais como a lignina, mas não nos casos de substâncias metabólicas ou marcadores metálicos pesados adicionados como o óxido crômico, onde ele pode vir a mascarar a técnica.

É essencial que o marcador seja recuperável, já que a passagem é função do fluxo de resíduos indigestíveis. Se nem todo marcador é recuperado, as taxas de desaparecimento não são bem determinadas, e o desaparecimento é a soma da passagem mais a digestão aparente. A digestão aparente é então estimada a partir do erro resultante da pouca recuperação do marcador. O segundo requerimento para um bom marcador é que ele deve fluir com o alimento ou com a porção do alimento que está sendo estudada. Resíduos alimentares não fluem com taxas iguais; materiais finos, solúveis e líquidos escapam do rúmen mais

rapidamente do que materiais sólidos, grosseiros e volumosos. Portanto, as diferentes taxas de passagem dos alimentos podem ser medidas com marcadores múltiplos conhecendo-se o específico marcador que flui com cada fração alimentar e que não migre de uma fração para outra.

*Marcadores internos* → as frações alimentares indigestíveis recuperáveis são a base para os marcadores internos, convenientes em pastagens e outros estudos balanceados onde uma estimativa da digestibilidade é necessária (Mayers *et al.*, 1986). Eles não são funcionais para administração em dose pulsátil para a taxa de passagem, entretanto são usuais para as medidas de retroalimentação baseadas no conteúdo intestinal obtido pelo esvaziamento ruminal (Cap. 23). Outros marcadores internos são o nitrogênio fecal e os pigmentos relacionados com a clorofila.

1. *Lignina* → Enquanto a lignina em ácido sulfúrico comporta-se no teste de Lucas (seção 22.1-4) mais ou menos como uma fração indigestível ideal, as gramíneas jovens e outras forragens com baixo conteúdo em lignina apresentam digestibilidades aparentes entre 20-40%. A baixa recuperação pode ser devida a inúmeros fatores: contaminação da lignina bruta com material não lignificado dos alimentos, alguma perda refere-se à lignina imatura (Cap. 12), formação de material fenólico solúvel, fracasso na recuperação da lignina finamente dividida nas fezes, e aquecimento excessivo nos casos de alimentos ultrasecos. O problema se complica em função da inexistência de uma clara definição de lignina (Cap. 12). Genericamente falando, a lignina é o melhor marcador em rações com alto conteúdo em lignina, especialmente acima de 5% do alimento na matéria seca. O desvio padrão da determinação de lignina é de aproximadamente 0,4 unidades percentuais de lignina em matéria seca sob as melhores condições. Este erro tende a ser independente do conteúdo em lignina; o erro de estimativa de digestibilidade é de aproximadamente 10% em 4% de lignina na dieta e aproximadamente 20% em 2% de lignina na dieta. Como marcador, a lignina em ácido sulfúrico é melhor que a lignina em permanganato porque a lignina em permanganato dá baixos valores em amostras com alto conteúdo de lignina. A recuperação da lignina em permanganato das fezes pode ser melhorada aumentando-se em 3 horas o tempo de oxidação das amostras fecais ou então realizando análises sequenciais com 72% de ácido sulfúrico seguido de permanganato. Fahey e Jung (1983) revisaram o uso de lignina como marcador.
2. *Cinzas ácido-insolúveis e Sílica* → Sílica e cinzas ácido-insolúveis (CAI) apresentam sucessos variáveis quanto à utilização como marcadores. Nem sempre é possível determinar a natureza e a fonte de cinzas silicosas. Minerais insolúveis na dieta surgem de duas fontes: frações minerais biogênicas na forragem e contaminações provenientes do solo e de poeira. Cinzas insolúveis biogênicas nativas são provavelmente marcadores internos aceitáveis, porque são verdadeiramente parte do alimento. As contaminações com solo e poeira não satisfazem a condição de um verdadeiro marcador interno porque tecnicamente não é parte da matéria vegetal. Os minerais do solo apresentam mais alta densidade do que os alimentos e provavelmente apresentam diferentes taxas de passagem. Materiais muito finos podem ser caracteristicamente semelhantes ao óxido crômico que nem é um marcador líquido nem tão pouco um marcador de partículas sólidas. Animais que ingerem solo durante o pastejo retêm grandes quantidades de pedra no rúmen que com o tempo quebram-se e liberam sílica. Assim o uso apropriado de CAI parece limitado a animais que vivem em condições de limpeza controlada e que ingiram suficiente quantidade de forragem que contenha sílica biogênica. Gramíneas e **sedges** caracteristicamente contêm altos níveis de sílica biogênica. As leguminosas, entretanto, possuem baixos níveis (Seção 9.7). Muitos subprodutos de cereais contêm sílica biogênica, podendo ser um marcador para combinações de forragem-concentrado envolvendo gramíneas. O nível de sílica é influenciado pela disponibilidade no solo de ácido ortossilícico. Medir CAI pode também ser difícil. Um renovado interesse em CAI surgiu depois da publicação de um procedimento desenvolvido por Van Keulen e Young (1977). Este procedimento, entretanto, não resulta na total recuperação da sílica nas cinzas de vegetais. O método é falho por duas razões: a amostra inteira é queimada a 600°C e a alcalinidade do sódio, potássio e cálcio podem criar cristais de

matéria originalmente insolúvel; os passos da deidratação ácida da sílica solúvel para transformá-la novamente na forma insolúvel são grosseiramente inadequados (Van Soest e Robertson, 1985). O procedimento das cinzas insolúveis em detergente ácido supera estes problemas e recupera toda a sílica independente de sua origem ou forma. Diversos estudos apontaram a superioridade das medições de CAI a partir da fibra em detergente ácido sobre a técnica de Van Keulen e Young (1977) (Porter, 1987; Giner-Chavez *et al.*, 1990).

3. *FDN ou FDA indigestíveis* → a lignina e o CAI ocorrem em baixas concentrações nas forragens consumidas e assim seu uso como marcadores internos pode ser limitado. O desvio padrão é de 0,3% em base de matéria seca forrageira. O erro amostral pode ser reduzido se um componente indigestível de mais alto percentual em matéria seca for utilizado. FDN e FDA indigestíveis são sugeridos para este propósito (Lippke *et al.*, 1985; Clar *et al.*, 1988). As medições requerem prolongados tempos de digestão (acima de duas semanas de digestão em saquinhos de náilon). Existe um risco de contaminação dos saquinhos em incubações ruminais muito longas e a estimativa pode ter mais acurácia por fermentação *in vitro*.
4. *Cromógenos* → a clorofila e os produtos de sua degradação, os cromógenos, são pigmentos solúveis em acetona os quais atuam como indicadores internos por causa de suas relativas indigestibilidades (Kotb e Luckey, 1972). Além disso, por não ser utilizada pelas bactérias ruminais, a clorofila é degradada no animal em produtos coloridos com espectro alterado. As principais mudanças são perda de magnésio e a formação de pigmento amarelo (feofitina), que tem absorção máxima em 415 nm. A clorofila pode ser quimicamente convertida em feofitina pelo tratamento com ácidos ou com agentes quelantes. A clorofila e seus produtos de degradação são substâncias sensíveis à luz. A degradação da clorofila no feno e de outros materiais de plantas mortas expostos resulta em descoloração e na formação de substâncias com anéis rompidos de porfirina. O uso prático de cromógenos como marcadores é essencialmente limitado a forragens com alto conteúdo de clorofila, tais como forragens verdes frescas. O método é empírico e requer padrões provenientes de ensaios de digestão com animais estabulados e alimentos com o tipo particular de forragem em estudo. O comprimento de onda em que a densidade está pronta para leitura é arbitrariamente escolhido em função da recuperação aparente do pigmento.
5. *Ceras* → hidrocarbonetos de cadeia longa são uma parte das ceras superficiais cuticulares de forragens e arbustos. O comprimento das cadeias varia de 21 a 37 carbonos. Ceras com mais de 33-35 carbonos são razoavelmente indigestíveis e recuperáveis nas fezes. Cadeias curtas parecem ser absorvidas e pelo menos parcialmente metabolizadas (Mayes *et al.*, 1986). Como a distribuição de hidrocarbonetos é uma característica das famílias vegetais, tem sido possível aplicar as análises de hidrocarbonetos de cadeia longa como indicadores de consumo em pastejo com referência a seletividade por leguminosas, gramíneas e assim por diante. Uma solução para as ceras de cadeia longa pulverizadas sobre as forragens é servir como marcadores externos na dieta.
6. *Nitrogênio fecal* → o conteúdo de nitrogênio fecal é um dos mais importantes métodos para se estimar a digestibilidade de pastagens (Chenost, 1985; Holechek *et al.*, 1986). Ensaios de coletas totais com forragens cortadas devem primeiro ser realizados para estabelecer a constante metabólica fecal para o ensaio experimental. As frações metabólicas fecais variam com o consumo e a qualidade da dieta e das espécies animais. Além disso, os pesquisadores têm chamado a atenção para o aumento do uso do nitrogênio fecal como um indicador para o fracionamento do nitrogênio fecal total, já que o sucesso dessa utilização ainda é muito limitado. O nitrogênio verdadeiramente indigestível nas fezes pode ser separado por meio de soluções detergente neutras ou soluções detergente ácidas, permitindo uma estimativa da fração de nitrogênio metabólico total por diferença. Os valores corrigidos mostram mais variação que os valores não corrigidos. Esta variação deve-se principalmente à matéria bacteriana que contribui com mais de 80% do nitrogênio fecal total. O nitrogênio fecal dá uma estimativa da digestibilidade e do consumo com um erro de aproximadamente 10-15%. Este erro pode

ser diminuído pela calibração com ensaios com animais estabulados alimentados com a mesma forragem daqueles que estão pastando nos ensaios de coleta total.

7. *Ácido diaminopimélico (DAPA)* → este aminoácido, único para bactérias, tem sido utilizado com um marcador para estimativas de produção microbiana proveniente da fermentação ruminal e de proporção de matéria microbiana nas fezes. Como um componente da matéria microbiana metabólica fecal (e do nitrogênio fecal) ele compartilha o comportamento característico de outras frações metabólicas fecais. Uma dificuldade particular do uso do DAPA como um marcador é que seu conteúdo em cepas individuais de bactérias pode variar. Alguma correção pode ser feita a partir de culturas microbianas por caracterização do nível particular de DAPA em cada uma delas.

*Marcadores externos* → uma substância adicionada a uma dieta como um marcador é conhecida como um marcador externo. A substância escolhida variará com os requisitos individuais e conveniência do experimentador. Os marcadores são utilizados para evitar trabalho – como, por exemplo, para evitar a coleta total de fezes em um ensaio de digestão – ou para obter informações difíceis de serem conseguidas como, por exemplo, volume ruminal, taxas de passagem ou determinação de produtos de fermentação ruminal. Marcadores externos podem ser utilizados para duas finalidades básicas: um nível constante é adicionado em estudos de digestibilidade e doses intermitentes são administradas para estudos de taxas de passagem e fluxo de digesta. O comportamento dos marcadores no trato digestivo é mais decisivo em experimentos de taxas de passagem e de fluxo digestivo do que em ensaios de digestão. Para a maior parte das aplicações, os marcadores externos necessitam ser recuperáveis, indigestíveis e não absorvidos pela parede ou revestimento do trato digestivo. Um marcador externo não deveria ter efeitos sobre o animal ou sobre a digestibilidade e não deveria ocorrer na dieta ou no solo. Outros requisitos podem ser complementados conforme a necessidade e uso específicos. Os marcadores líquidos não devem se associar com os sólidos e os marcadores de partículas sólidas devem permanecer associados com a fração que se deseja marcar. Os marcadores podem ser agrupados de acordo com sua composição e propriedades, que são relacionadas com o seu uso.

1. *Corantes ou manchas (Stains) e tintas (dyes)* → partículas manchadas têm a vantagem de serem partículas alimentares, enquanto o óxido crômico e partículas plásticas podem mover-se independentemente das partículas alimentares e líquidos. Fezes manchadas com tintas orgânicas são utilizadas como marcadores de partículas em estudos de taxas de passagem (Balch e Campling, 1965) já que as tintas são mais ou menos estáveis quanto à ligação com a superfície das partículas alimentares. Esta ligação impede as mensurações quantitativas e assim, os estudos de passagem são geralmente baseados na contagem direta das partículas tingidas que aparecem nas fezes. A ruminação e a digestão resultam na formação de finas partículas que são de difícil nas fezes. O método das partículas manchadas fornece relativas taxas de passagem já que uma mensuração absoluta dependeria da recuperação deste fino material.
2. *Plástico e borracha (goma?)* → substâncias orgânicas sintéticas tais como contas, partículas e fitas plásticas têm sido utilizadas como marcadores em estudos de passagem de partículas. Estas substâncias apresentam vantagens sobre as partículas tingidas. São mais facilmente separáveis nas fezes e são completamente recuperáveis. Se elas são impregnadas com compostos contendo bário ou cromo elas são radiopacas e podem ser contadas por exames de raio X. Os plásticos polipropileno e polietileno são isolados na fração lignina do tratamento com ácido sulfúrico a 72%. A oxidação com permanganato os isolará da maior parte das substâncias alimentares orgânicas. Fitas plásticas simulam a ação do feno grosseiro sendo ruminado em partículas finas que passam pelo trato digestivo (Welch e Smith, 1971) desde que o tamanho da fita seja pequeno o bastante para ser incorporado ao processo de formação do bolo alimentar. Os plásticos não devem ter as mesmas propriedades físicas das partículas alimentares (p. ex., densidade, facilidade de ruminação, etc.) e assim produzem apenas dados relativos. Pequenas partículas plásticas podem ser contadas e, portanto são quantificáveis em estudos com monogástricos desde que não sejam mastigados em pedaços menores.

3. *Óxidos metálicos* → substâncias inorgânicas insolúveis têm sido amplamente utilizadas para estudos de digestibilidade e com marcadores. A vantagem deles é porque são quantitativamente determináveis de acordo com as propriedades químicas dos elementos individuais envolvidos. Somente substâncias que não ocorrem nos alimentos ou no solo podem ser utilizadas. Esta afirmativa exclui o uso de ferro, titânio e compostos siliconizados que são amplamente distribuídos nos alimentos e no solo. Elementos pesados, que não ocorrem em grandes concentrações no solo e nas plantas, funcionam como adequados marcadores externos. O mais comumente utilizado é o óxido crômico ( $\text{Cr}_2\text{O}_3$ ), um pó muito fino, pesado e insolúvel. Por causa de sua densidade e tamanho de partículas ele, assim como o sulfato de bário, comporta-se como um líquido pesado quando em suspensão com água. Estas duas substâncias saem mais rapidamente do rúmen do que as fibras volumosas e tendem a se associar com o movimento da fração líquida (Kotb e Luckey, 1972). O óxido crômico é mais adequado como um marcador de digestibilidade do que como um marcador de passagem, contanto que uma constante produção fecal possa ser alcançada. As mensurações de digestibilidade dependem tanto da distribuição de  $\text{Cr}_2\text{O}_3$  nos alimentos quanto de sua constante passagem pelo trato digestivo. Várias técnicas amostrais são utilizadas para superar as variações diárias nas concentrações de cromo fecal. Os métodos de retirada de amostras de fezes aleatoriamente, que evitam as coletas totais, dependem particularmente do controle das variações diárias. O metal pesado ou óxido é ligado a uma matriz orgânica ou preparado na forma de um comprimido que liberará o respectivo elemento pesado em uma taxa constante. Papéis impregnados com cromo não têm longa disponibilidade e têm sido substituídos por cromos mordentes em que o cromo é fixado à fibra. Este é um método preferido, ainda que o nível de cromo não devesse ser bastante alto de modo a afetar a densidade das partículas (Ehle *et al.*, 1984). Balas ou comprimidos de óxidos são alternativas para o cromo mordente e eles poderem atingir liberações constantes.
4. *Terras raras e outros mordentes* → uma variedade de terras raras e compostos metálicos pesados têm sido utilizados como marcadores (Mader *et al.*, 1984; Pond *et al.*, 1985). De interesse particular são aqueles que podem ser quimicamente ligados às frações particuladas, conhecidos como mordentes depois da tecnologia de desaparecimento têxtil aplicada ao sistema. Basicamente, um mordente é formado quando uma ligação coordenada ou covalente é induzida entre a matriz orgânica e o respectivo elemento pesado. O tipo de ligação depende do elemento. O cromo forma ligações coordenadas via grupos hidroxila, e as terras raras ligam-se com a matriz orgânica através de trocas de cátions. O primeiro requisito na escolha dos elementos é que não exista origem nativa; esta premissa inclui elementos como o cálcio, o alumínio, o titânio e provavelmente o **scandium**. Terras raras e cromo não são tão comuns no solo e nos alimentos. Todos estes elementos quando ligados à parede celular são inibidores, isto é, reduzem a digestibilidade (Cap. 9) pois formam ligações resistentes à ação digestiva. Isto parece ser o preço de uma ligação estável. Para preparar a fibra mordente primeiro deve-se isolar a parede celular vegetal porque o cromo e as terras raras geralmente reagem com os carboidratos, fenóis e fosfato nas frações solúveis. Se uma terra rara é aplicada indiscriminadamente, o material mais fino será seletivamente marcado (Erdman e Smith, 1985). A recuperação da terra rara em um pélete centrifugado não necessariamente indicará a ligação com a parede celular, já que as terras raras formam sais insolúveis com o fosfato presente no fluido ruminal e nos tamponantes. Sais solúveis de terras raras adicionados ao rúmen têm passagens mais lentas que os marcadores líquidos e passagens mais rápidas que os marcadores de partículas verdadeiros (Bernal-Santos, 1989). O ouro é depositado como metal, mas é digerido na mesma proporção que a digestibilidade, enquanto o cromo e as terras raras são mais fortemente ligados reduzindo assim a digestibilidade das partículas da parede celular vegetal às quais estão acopladas. Os elementos conhecidos como terras raras não são idênticos em propriedades físicas e precaução é necessária na escolha de um elemento (seção 9.10.1).
5. *Fenantrolina Rutênio* → o rutênio como um complexo de fenantrolina é algumas vezes utilizado como um marcador metálico pesado (Faichney, 1984). Seu uso é baseado na particular afinidade por

partículas como os complexos ligados a lipídios em estudos histológicos. O rutênio, um elemento muito caro, é um homólogo do ferro, uma vez que tem afinidade por fenantrolina. A forma valente é decisiva para a complexão e como marcador não parece ter atração específica por fibra. Como marcador de partículas parece se mover com outros complexos lipofílicos no processo digestivo (Dixon *et al.*, 1983).

6. *Isótopos* → substâncias orgânicas alimentares podem ser marcadas com isótopos específicos como  $^{14}\text{C}$ ,  $^{35}\text{S}$ , e  $^{15}\text{N}$ , e as taxas de desintegração destas substâncias via fermentação ou via metabolismo no animal podem depois ser medidas. O acetato, o propionato e o butirato marcados com  $^{14}\text{C}$  têm sido utilizados para medir o tamanho do *pool* ruminal e o fluxo destes ácidos. Paredes celulares vegetais ou carboidratos marcados com  $^{14}\text{C}$  radioativo têm sido utilizados nos estudos de taxa de digestão e de passagem. O uso de isótopos radioativos tornou-se limitado, entretanto, por causa de restrições de segurança. Os isótopos raros estáveis  $^{15}\text{N}$  e  $^{13}\text{C}$  são seguros quanto à manipulação, mas requerem espectrofotometria de massa para mensuração. Os isótopos  $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$  diferenciam-se nos metabolismos de plantas  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ , e o resultado são taxas fotossintéticas diferentes. Isto pode servir como base para a distinção de fontes forrageiras – se plantas  $\text{C}_3$  ou  $\text{C}_4$ . Enxofre e nitrogênio marcados são utilizados para medir a incorporação de aminoácidos alimentares e a síntese de proteína microbiana. Paredes celulares vegetais marcadas com  $^{14}\text{C}$  podem proporcionar um método absoluto de medição de passagem, já que o material marcado tem as mesmas propriedades da dieta. Faz-se necessário que a forragem marcada cresça em uma câmara com luz e, talvez, isto seja o que mais limita a utilização deste método. A parede celular vegetal indigestível deve primeiro ser isolada da ingesta e contaminações com a digesta e com o  $^{14}\text{C}$  reciclado também devem ser eliminadas. Somente os isótopos marcados indigestíveis são de interesse nas medições biológicas. Este método dá uma idéia dos problemas de redução de partículas e de passagem no trato digestivo tão bem quanto uma avaliação crítica de outros marcadores de passagem.
7. *Marcadores solúveis e metais quelados* → os marcadores solúveis são destinados a medir fluxo líquido. Eles seriam solutos ideais, ainda que possuam alto peso molecular o bastante (+ de 500 dáltons) que os tornam não absorvíveis (e assim recuperáveis nas fezes). Moléculas maiores tendem a ser mais absorvíveis a superfícies e as menores são mais provavelmente absorvidas. Os marcadores solúveis não devem reagir com qualquer outro componente dietético. Os metais quelados com ácido etilenodiaminotetraacético (EDTA) ou quelantes similares são complexos aniônicos de relativa força ácida. Metais trivalentes com EDTA tetravalente produzem ânions monovalentes. Íons metálicos trivalentes com ácido dietilenotriaminopentaacético (DTPA) produzem ânions divalentes e assim por diante. Geralmente, quanto maior o número de grupos iônicos ou valências, mais estável é o complexo. O cobalto e o cromo EDTA são os mais facilmente determináveis e podem ser substituídos pelo polietileno glicol (PEG). O cobalto EDTA é preferido se o cromo é utilizado como mordente para a fibra. Em níveis muito baixos os complexos de EDTA adsorvem proteínas e partículas. Íons trivalentes de EDTA quelados são ânions monobásicos de relativa força ácida e em níveis muito baixos são provavelmente absorvidos por trocas aniônicas com partículas alimentares e proteínas. Problemas ocorreram com o uso de baixos níveis de  $^{51}\text{Cr}$ -EDTA (Warner, 1969). Aproximadamente de 4-5% do Cr-EDTA é absorvido pelos ruminantes e excretado na urina. Esta quantidade aumenta em mais altas pressões osmóticas obtidas com administração de sais alimentares ou com materiais rapidamente fermentáveis (Dobson *et al.*, 1976). Complexos de terras raras com EDTA são instáveis na presença de fosfato ou oxalato no rúmen e formam complexos insolúveis (Bernal-Santos, 1989). O polietileno glicol com peso molecular maior ou igual a 1000 não é absorvido; entretanto, existem algumas dificuldades para sua recuperação completa. O PEG parece precipitar-se com o tanino podendo também associar-se com o substrato particulado da ingesta se as amostras forem congeladas (Warner, 1969).

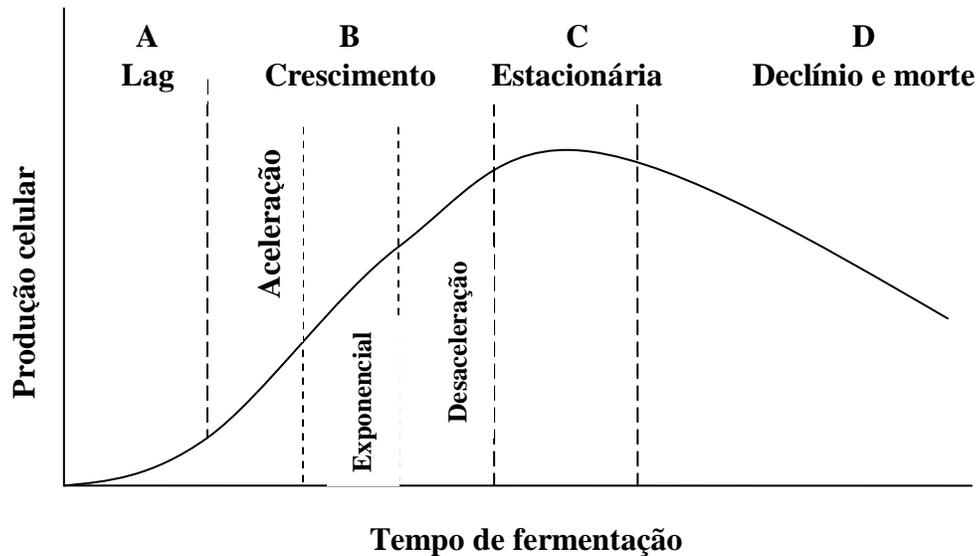
## 5. Técnicas de fermentação ruminal

A digestibilidade muitas vezes é estimada por sistemas ruminais *in vitro* que simulam o processo digestivo. Os sistemas *in vitro* podem ser mais acurados, porque os microrganismos *in vivo* e as enzimas são sensíveis a fatores indeterminados que influenciam a taxa e a extensão da digestão. Os sistemas químicos são mais rápidos e oferecem melhor replicação; entretanto, eles não refletem o processo biológico digestivo que ocorre no ambiente ruminal. A técnica dos saquinhos de náilon traz melhores indicações de digestão no rúmen, mas esta técnica também possui seus próprios problemas. O sucesso de qualquer sistema *in vitro* ruminal depende do grau em que cada um deles reflete os eventos ruminais e os processos seqüenciais do trato digestivo do ruminante. A superioridade de um processo sobre o outro vai depender da acurácia das respostas biológicas.

1. **Técnicas *in vitro*** → a seqüência de todos os procedimentos ruminais *in vitro* inicia-se com a fermentação anaeróbica de um substrato amostral em um meio que contém líquido ruminal filtrado seguido por uma medida com ponto final. O meio usualmente é uma solução tamponante que imita a saliva do ruminante. É importante tomar cuidado com o suprimento de nutrientes como é o caso da amônia, que pode ser limitante em forragens de baixa qualidade. Diferentemente do rúmen, os sistemas *in vitro* não têm suprimentos contínuos de saliva, que podem levar ao rúmen também o nitrogênio. O tempo de fermentação comumente é de 48 horas para estimativas de digestibilidade, entretanto, outros períodos de tempo também são utilizados para estimar as taxas de fermentação. O consumo voluntário relaciona-se melhor com o valor encontrado para as 6h e a digestibilidade com os valores correspondentes as 36 e 48h. Tempos maiores são necessários para máximos alcances.
2. **Métodos dos saquinhos de náilon** → a incubação intraruminal é recomendável para aqueles que querem evitar os detalhes das técnicas anaeróbicas. Os saquinhos de náilon são inseridos no rúmen por meio de fístula lá existente. Este método tem demonstrado maiores variações do que a técnica de Tilley e Terry (Seção 8.5.5). O local da incubação ruminal deve ser controlado de maneira que os saquinhos fiquem bem próximos à porção ventral. Um problema detectado é a integridade dos saquinhos como filtros analíticos. Pode ocorrer de haver a entrada de material lignificado no interior deles e isto levar a uma queda de valores, ou mesmo, apresentar valores negativos (Fig. 8.1, pág. 117). Pensando na melhoria do método é que atualmente procura-se padronizar a porosidade dos saquinhos e o tamanho dos mesmos em relação à proporção do peso da amostra e área superficial do saquinho (Úden *et al.*, 1974; Van Hellen e Ellis, 1977). Saquinhos com maiores proporções de área superficial em relação ao tamanho da amostra minimizam o erro. O tamanho ótimo do poro é de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ . Tamanho de poros inferiores a este impedem a entrada de microrganismos e assim inibem a ótima fermentação, enquanto tamanhos maiores podem permitir o trânsito de partículas lignificadas. Os saquinhos de náilon de tamanhos de poros controlados podem ser muito eficientes nas mensurações de taxas de digestão *in vivo* (Nocek, 1985), entretanto para as digestibilidades surgem os mesmos problemas de medidas de pontos finais que existem nos métodos *in vitro*. O desaparecimento da matéria seca é a medida mais comum para estudos de digestão, mas é falho na distinção entre bactérias e substratos não digeridos e, portanto, apresenta baixos resultados, especialmente em dietas altamente fibrosas (Sauvant *et al.*, 1985; Varvikko, 1986). A extração detergente neutra tem dado mais repetibilidade e resultados biologicamente relevantes para a digestibilidade da parede celular, entretanto, a correção da proteína pelo DAPA pode ser necessária caso a digestibilidade verdadeira da proteína esteja sendo medida. Pequenos saquinhos móveis que passam através do intestino do animal e são recuperados nas fezes têm sido utilizados para estimar a digestão protéica no trato inferior.
3. **Pontos finais** → vários procedimentos de pontos finais têm sido utilizados para acertar a extensão da digestão ou a utilização do substrato. As medidas de pontos finais são importantes tanto para o

método de Tilley e Terry quanto para as degradabilidades *in situ*. As medidas de pontos finais podem considerar o desaparecimento da celulose, a matéria seca residual, o resíduo depois da digestão com pepsina ou o resíduo detergente neutro. A produção de gás (Menke *et al.*, 1979) e a taxa de produção de ácidos graxos voláteis só podem ser medidas exclusivamente nas medições *in vitro*. Estes pontos finais apesar de correlacionados, não são equivalentes e sua utilidade depende do propósito para o qual estão sendo aplicados. Eles podem ser agrupados de acordo com os produtos de fermentação (AGV e gás) ou então de acordo com os substratos residuais não utilizados que estão sendo medidos. Os produtos da fermentação microbiana são células, ácidos oriundos da fermentação e gases. A produção líquida de gás está correlacionada com a extensão da digestão, entretanto não é dado um valor direto, e assim a produção de gás é uma estimativa da atividade metabólica. Como medida da taxa de fermentação ela representa do substrato total, a porção solúvel que fermenta mais rápido que a parte da parede celular, destacando-se por complexas e múltiplas taxas que são difíceis de serem determinadas. O uso do gás ou dos AGVs como pontos finais requer um inóculo e um meio de baixa energia fermentável já que estes produtos são mantidos em baixos níveis nas fermentações controle (controles experimentais). Medidas de AGVs estão sujeitas às mesmas limitações das medições de produção de gás, além de ter um problema adicional da distribuição de produtos entre células microbianas e AGVs. No início da fermentação o rápido crescimento das células leva a um maior aporte de energia para as células em detrimento da baixa energia contida nos ácidos (Fig. 8.2, pág. 117). Depois que as células chegam ao seu número máximo (fase estacionária), os AGVs tornam-se o principal produto. Mais tarde, quando as culturas tornam-se senescentes, as células morrem, se quebram e uma nova fermentação da matéria celular propicia um aumento nos AGVs e reduzem os resíduos insolúveis. Como resultado, os AGVs são frágeis indicadores da taxa de fermentação e da extensão da digestão, particularmente em condições de curtos períodos. O valor dos AGVs como estimativas da eficiência alimentar é questionável já que o conjunto de culturas desvia-se da ecologia natural do rúmen. A produção microbiana e os produtos microbianos são mais bem medidos em um contínuo sistema de fermentação; entretanto, os sistemas contínuos são impraticáveis para medir a extensão da digestão porque são muito laboriosos. Os resíduos orgânicos totais obtidos pela filtração ou centrifugação de amostras no final da fermentação serão uma medida da soma de substratos não digeridos mais células microbianas. Entretanto, o valor numérico combina material não digerido e produtos digeridos. Os valores de digestibilidade aparente calculados desta maneira são bastante baixos se obtidos em tempos menores que 50h. Mais tarde (96h), depois de muita lise celular e novas fermentações, os valores de digestão chegam àqueles obtidos pelo método de Tilley e Terry (48h de fermentação seguida de uma digestão ácida hidrolítica com pepsina). O método de fermentação com longos períodos (den Braver e Eriksson, 1967), uma modificação do método de Tilley e Terry, funciona apenas para medidas de digestibilidade e não é eficiente para medidas de taxas porque o desaparecimento do substrato se confunde com a produção celular.

Figura 8.2. Estádios de crescimento microbiano em estudos de fermentação. Durante o período *lag* inicial e na fase de aceleração, as bactérias estão se adaptando ao substrato e são o fator limitante à taxa de fermentação. Durante as fases de crescimento exponencial e de desaceleração, as bactérias estão em equilíbrio com o substrato, que é agora o fator limitante. Durante a fase estacionária, as células produzem ao máximo e substrato torna-se praticamente exaurido. Na seqüência ocorre a fase de declínio acompanhada por morte celular e fermentações secundárias de produtos celulares. A escala de tempo no eixo inferior refere-se à taxa de fermentação potencial do substrato e ao tempo de geração de bactérias.



4. *Celulose* → o desejo de separar o substrato e os produtos em resíduos de fermentação levou ao desenvolvimento de métodos que experimentam o substrato unicamente. A análise de celulose foi o primeiro método aplicado. A celulose é apenas uma parte da complexa parede celular. Por causa disso, foi preciso converter os valores de digestão da celulose em valores de digestibilidades da matéria seca, utilizando um cálculo de regressão. O valor da digestibilidade da celulose depende de sua correlação com a digestibilidade da matéria seca total e as equações de regressão assumem que a relação entre os dois é consistente. Infelizmente, este não é o caso. Os conteúdos celulares são completamente disponíveis, mas a celulose forma uma parte digestível variável da parede celular. Os métodos *in vitro* que apresentam melhores resultados são aqueles em que os componentes indigestíveis da parede celular são quantitativamente recuperados.
5. *Resíduo insolúvel em pepsina e o Método de Tilley e Terry* → medir o resíduo insolúvel em pepsina, diretamente aplicado às amostras de forrageiras é determinar um valor estreitamente relacionado com o FDN, apesar do seu valor líquido ser um pouco maior. A aplicação da digestão ácida com pepsina a um resíduo fermentado após uma incubação *in vitro* é importante porque remove a proteína microbiana do resíduo. O método de Tilley e Terry tem sido substituído por uma série de outros sistemas para estimar a digestibilidade. O método envolve dois estádios: digestão de 48h com organismos ruminais seguida pela digestão de 48h com pepsina em meio ácido (pH ≈ 2,0). O resíduo é composto de parede celular vegetal não digerida e restos bacterianos sendo os valores dos produtos comparáveis aos da digestibilidade aparente *in vivo*. A eficácia deste método está relacionada com a recuperação do material de parede celular indigestível e com sua similaridade com a seqüência digestiva do ruminante. As bactérias ruminais são parcialmente digestíveis e a comparação dos valores de digestibilidades *in vivo* e *in vitro* baseiam-se no fato de que as fezes de ruminantes são compostas de quantidades aproximadamente equivalentes de parede celular não digerida e restos bacterianos similares àqueles obtidos nas situações *in vitro* (Fig. 8.3, pág. 118).
6. *Extração com detergente neutro* → este tratamento extrai toda matéria microbiana indigestível deixando um resíduo de parede celular vegetal não digerido. A fermentação dos resíduos seguida pela extração com detergente neutro produz valores que são estimativas da digestibilidade verdadeira; a digestibilidade aparente deve ser estimada por subtração de um valor metabólico de 11,9 (para bovinos e ovinos). Este método tem a mesma precisão do procedimento original de Tilley e Terry e requer metade do tempo para ser realizado. Os resultados da modificação com detergente neutro seriam expressos em básica de sílica livre ou em base da matéria orgânica corrigindo para a solubilidade em detergente neutro da sílica em forragens silicosas. A diferença entre digestibilidade

aparente e digestibilidade verdadeira para qualquer alimento está na matéria metabólica fecal que inclui a matéria endógena animal. A parede celular não digerida pode ser separada da matéria metabólica por meio da extração com detergente neutro. A extração com detergente neutro de resíduos *in vitro* remove a matéria metabólica, que neste caso constitui-se de matéria microbiana, já que a matéria endógena animal não está presente. Este é, portanto um resíduo indigestível verdadeiro. A similaridade quantitativa entre as digestibilidades de Tilley e Terry e os valores *in vivo* leva a conclusão de que as quantidades metabólicas de origem animal e da técnica *in vitro* são de constituição similar, um fato que tem sido verificado pelas análises (Mason, 1979). A quantidade de matéria metabólica *in vitro* é um pouco menor (85%) que a *in vivo*, assim a fração endógena nas fezes é pequena. A modificação com detergente neutro também permite a estimativa da digestibilidade da parede celular proporcionada pelo conteúdo de FDN que é conhecido. A digestibilidade e o consumo voluntário estão correlacionados e variam de acordo com o tempo de fermentação (Fig. 8.4, pág. 119). A máxima correlação entre consumo voluntário e digestibilidade ocorre nos tempos 6 e 12h, que correspondem aproximadamente à extração em detergente neutro já que a proteína e outros nutrientes facilmente degradáveis do conteúdo celular são os principais componentes a digerir nestes tempos iniciais. A alta correlação com os tempos 6-12 horas pode também ser vista como medida de desaparecimento no tempo quando o animal pode comer um segundo farelo, dando suporte a idéia de que o espaço ruminal disponível criado pela digestão é um modelo do consumo alimentar (Cap. 21).

7. *Sistemas de produção de gás* → o gás produzido na fermentação é geralmente proporcional ao metabolismo microbiano líquido e é, portanto um possível ponto final para estimar a digestibilidade. Os primeiros trabalhos utilizaram manômetros que são afetados pela temperatura e pressão barométrica. Depois um competitivo sistema desenvolvido por Menke *et al.* (1979) e Menke e Steingass (1988) utilizava seringas de largo calibre como dispositivo de medida. Este sistema foi eficiente para prever a digestibilidade e a energia metabolizável (EM) relacionando a produção de gás esperada com a matéria orgânica fermentada. Mais recentemente estão sendo utilizados transdutores de pressão de pequena escala na tentativa de superar alguns problemas nas mensurações. A combinação de transdutores de pressão com softwares de computadores permite contínuas gravações de produção de gás. Este avanço permite medir a taxa e a extensão da fermentação em um frasco simples de fermentação, em contraste com os fermentadores de grupo e sacos de náilon que exigem a coleção de amostras replicadas em intervalos de tempo específicos para descrever a taxa e a extensão. A produção de gás pode estar relacionada com o substrato via fermentação de subcomponentes isolados e subtração de componentes da curva. Este procedimento matemático é válido se as preparações de subtração não foram alterados. Como o sistema de produção de gás pode utilizar pequenas quantidades de substrato (na ordem de 100mg ou menos), os modelos de fermentação de pequenas preparações e frações anatômicas de forragens podem também ser estudados.

## 6. Procedimentos de celulase enzimática

Os sistemas que utilizam as celulasas para medir a digestibilidade surgiram quando as enzimas fúngicas tornaram-se comercialmente disponíveis. Os sistemas que utilizam celulasas evitam problemas das técnicas anaeróbicas; entretanto, sua precisão tende ser menor que a dos sistemas que utilizam organismos ruminais. Às enzimas falta a habilidade de vida dos organismos em se adaptar ao substrato, além disso, a qualidade das celulasas comerciais tem sido variável. Os sistemas enzimáticos são também limitados pela completude do componente enzimático. Um problema mais sério é que a maior parte das fontes enzimáticas são deficientes em atividade hemicelulolítica. A proporção de celulase em relação ao substrato também é crítica. Tratamentos seqüenciais com proteases ou com detergente neutro antes do tratamento com celulase

resultam em procedimentos que são tão demorados quanto o sistema de Tilley e Terry. As bactérias ruminais são mais eficientes a digestão de carboidratos estruturais do que as enzimas fúngicas purificadas e realizam uma maior extensão da digestão das paredes celulares das forragens. Todos os sistemas enzimáticos diminuem em atividade se os alimentos são ricos em taninos. O ponto final limite da digestão em um sistema celulase é a digestibilidade verdadeira já que o meio é estéril e nenhuma matéria microbiana é formada. A matéria microbiana metabólica normalmente contabiliza de 11-12% do substrato, entretanto, os valores de digestibilidade *in vitro* excederem a digestibilidade aparente *in vivo* pela quantidade. A maior parte das equações publicadas para a digestibilidade com celulase não alcançam este limite, indicando um menor grau de digestão da parede celular *in vitro* do que a que é observada *in vivo*. Complexos enzimáticos que incluem proteases e amilases também têm sido desenvolvidos para alimentos concentrados (De Boever *et al.*, 1988).

## 7. Espectroscopia de reflectância infravermelha próxima (NIRS) e Ressonância Nuclear Magnética

Análises não destrutivas automáticas e rápidas de alimentos e forragens são possíveis por meio do NIRS (Bertrand e Demarquilly, 1986; Robert *et al.*, 1986; Abrams *et al.*, 1987; Coelho *et al.*, 1988). O procedimento envolve a combinação de um espectrofotômetro de reflectância infravermelha com um computador programado. O sistema escaneia o espectro infravermelho de um alimento e correlaciona os espectros resultantes com aqueles das amostras padrões de conhecida composição que também foram escaneados pelo sistema. O computador calcula a composição química das amostras desconhecidas para que a entrada de dados e os padrões sejam comparados. Como os espectros constantemente utilizados não têm absoluta significância em relação às específicas estruturas químicas ou componentes, o sistema é passível de todos os problemas inerentes às técnicas de predição com regressões. Conseqüentemente, é muito importante calibrar com padrões que sejam similares àqueles que estão sendo avaliados e que contenham o tipo de variação de composição esperada nas amostras desconhecidas. O sistema não representa um avanço em relação às propriedades físico-químicas sobre a digestibilidade, mas um atalho para a estimativa de frações químicas conhecidas e relacionadas com a disponibilidade de nutrientes em forragens e alimentos, como por exemplo, parede celular, lignina, proteína, digestibilidade *in vitro* e assim por diante. Futuros trabalhos desenvolveriam adsorções associadas com componentes químicos para provir uma melhor base científica (Downey *et al.*, 1987). O sistema NIRS não é prático para trabalhos básicos sobre a composição de forragens, mas pode ser útil para avaliação de grande número de amostras similares como em cooperativas de fazendeiros ou em programas de melhoramento vegetal. Aproximadamente 50 amostras conhecidas são necessárias para se estabelecer uma adequada calibração.

A ressonância nuclear magnética (RNM) é um meio potencial de análise de alimentos e forragens que pode ter maior sensibilidade e acurácia que o NIRS. Assim como o NIRS, a RNM é segura, não destrutiva e analisa amostras sólidas. Também como o NIRS é cara e prática apenas para análises de grande escala. A RNM opera no princípio de que o núcleo atômico com prótons não emparelhados ou nêutrons seletivamente absorvem altas frequências de ondas de rádio na presença de um forte campo magnético. O  $^{13}\text{C}$  é o principal isótopo utilizado na produção de informações. As absorções são modificadas pelo ambiente químico imediato, do qual a informação em estruturas orgânicas pode ser corrigida. Himmelsbach *et al.* (1983) reportaram determinações de lignina, carboidratos e proteínas em gramíneas utilizando a RNM, e Elofson *et al.* (1984) estimaram o valor nutritivo.

## Capítulo 9 – Minerais

Apesar dos minerais serem essenciais à vida de todos os seres, a nutrição mineral é tratada de forma fragmentada. No caso dos ruminantes a importância dos minerais advém da necessidade do conhecimento dos requerimentos microbianos e das interações que necessariamente devem ser consideradas. Por outro lado, a nutrição mineral dos ruminantes coincide com a maioria dos outros herbívoros. A nutrição mineral envolve atributos físico-químicos dos elementos minerais biologicamente importantes. Estes atributos afetam as interações entre solo, plantas, micróbios e animais, incluindo problemas de suprimentos relativos aos requerimentos e à disponibilidade de elementos requisitados das fontes alimentares.

### 1. Geografia e geologia

A disponibilidade de minerais para as plantas e, conseqüentemente para os animais, é enormemente afetada pelos processos geoquímicos nas rochas e no solo. A superfície da Terra, com sua turbulenta atmosfera oxidante e úmida, é continuamente erodida e a partir daí é que são liberados os elementos minerais. A composição das rochas e dos solos é variável, os efeitos do intemperismo e das lixiviações não são os mesmos para todos os elementos. O clima varia no globo e com ele a multiplicidade de interações entre elementos, rochas, solos, erosões e intempéries. Geralmente os processos de intemperismo e erosões são promovidos pela água e suas reações com os minerais, e pela temperatura, que influencia as taxas de reações químicas. As superfícies de ambientes frios e secos sofrem a ação de um intemperismo mais lento do que os ambientes quentes e úmidos.

O primeiro problema da disponibilidade mineral é a estrutura rochosa coletiva das imediações geográficas. Os minerais solúveis são lixiviados das montanhas e concentram-se nas áreas planas mais baixas ou na praia. Se eles não estão presentes nas rochas mãe, então não haverá depósito deles nos solos formados por essas rochas. Assim, os solos regionais são caracteristicamente semelhantes à estrutura geológica mãe da qual foram formados. A renovação das fontes minerais na Terra é mantida pelo crescimento combinado com a erosão da superfície terrestre. Solos mais antigos são mais prováveis de serem exauridos em nutrientes minerais. As características geográficas do mundo, portanto, variam com a idade geológica. Placas geológicas antigas, como as que existem no Canadá, Oeste da África e Norte da Europa, são caracterizadas pela pobreza de fontes do solo, porque são plataformas antigas das quais a maior parte dos nutrientes já erodiram e se perderam. No hemisfério norte a era glacial foi ainda outro importante fator de remoção destes nutrientes do solo levando-os para o sul. Por essa razão, os solos antigos têm limitada base mineral, são frágeis e marginais. Nos trópicos, as taxas de intemperismos são maiores. A intensa lixiviação das rochas antigas fez com que a maior parte dos nutrientes disponíveis residissem em sistemas vivos ou então foram lixiviados para outros lugares. Nestes ambientes a pobreza nutricional ocorre não somente como resultado da pobreza do solo, mas em função da defesa natural das plantas. Solos antigos tropicais limitam a produção vegetal e a sua consecutiva utilização pelos animais. Onde existe adequada distribuição de água, a competição entre plantas e herbívoros é severa e resulta em problemas de distribuição de nutrientes e de defesas naturais das plantas (Cap. 6).

Um dos mais relevantes aspectos da geoquímica pertinente à nutrição vegetal e animal é a mobilidade de elementos químicos essenciais. Os elementos distribuem-se em relação à densidade e a volatilidade. A superfície sólida (litosfera) apresenta comparativamente menos elementos voláteis e pesados e são altos em elementos não voláteis. A distribuição dos elementos na Terra é classificada em categorias que ilustram suas afinidades (Tab. 9.1, pág. 123). Os siderófilos são pesados e podem ocorrer como metais livres no núcleo

ferro-níquel da Terra, entretanto o ferro e o níquel metálico ocorrem mais na superfície, que é exposta à oxidação. Os mais inertes metais platinados e o ouro comumente ocorrem na forma elementar. Elementos chalcofílicos incluem muitos metais de transição importante ao metabolismo dos organismos vivos. Estes elementos têm afinidade por grupos amino e sulfidrilas e envolvem a interação de íons metálicos, grupos prostéticos e enzimas. Outras categorias são elementos litofílicos que se associam com rochas silicosas, os elementos atmosfílicos gasosos e os elementos biofílicos que formam o grosso da matéria orgânica viva. Muitos dos problemas nutricionais dos organismos vivos podem estar relacionados com a relativa mobilidade dos elementos essenciais. Os animais obtêm os minerais das plantas e estas do solo, que deriva de rochas erodidas. Cada retroalimentação envolve perdas com elementos mais móveis e mais solúveis que terminam sendo lavados para as regiões mais baixas podendo até chegar nos mares. Eles podem ser depositados em algum outro lugar caso os limites de solubilidade sejam quebrados ou novas combinações minerais insolúveis sejam formadas. A ordem de lixiviação mineral é a seguinte: Cl, Na > K, Mg > Ca, SO<sub>4</sub> > PO<sub>4</sub> > SiO<sub>2</sub> > elementos traço > Mn, Fe, Al e terras raras. Geralmente inicia-se com a depleção de elementos básicos, depois são depletados os menos básicos e alguns ácidos, depois os polivalentes. Ao final do processo de lixiviação o solo está ácido.

## 2. Requisitos biológicos

Muitos elementos não requeridos pelas plantas ou requeridos em pequenas quantidades são necessários aos animais em maiores quantidades. Ao contrário do que possa se pensar com essa afirmação, as plantas têm maiores requisitos por alguns elementos do que os animais. Estas diferenças resultam em situações onde as plantas crescem normalmente e a produção animal é limitada e, alternativamente, o crescimento da planta é limitado pelos nutrientes do solo e a resposta animal é limitada pela disponibilidade de matéria orgânica vegetal e não somente pelos nutrientes da planta. O consumo mineral de elementos minerais pelas plantas é uma função de sua disponibilidade no solo, uma vez que as deficientes áreas geográficas estão relacionadas com a geologia e com a disponibilidade no solo. A toxicidade pode ser um problema quando certos elementos que ocorrem em altas concentrações no ambiente geoquímico são absorvidos pelas plantas.

Problemas nutricionais que acontecem com herbívoros em pastejo dependem do suprimento de nutrientes oriundos da pastagem. Suplementos alimentares oriundos de regiões geoquímicas diferentes podem modificar ou acabar com os problemas nutricionais resultantes de deficiências minerais. Problemas nutricionais devido a minerais, outros nutrientes ou substâncias tóxicas estão relacionados com a diversidade de espécies vegetais disponíveis ao pastejo e ao ramoneio. Geralmente, os problemas nutricionais envolvendo deficiência ou excesso estão acentuados quando a pastagem de constitui de apenas uma espécie vegetal. Normalmente as plantas tóxicas são preteridas pelos animais. O superpastejo e a concomitante perda de plantas forrageiras palatáveis resultam em problemas nutricionais causados pelo consumo de plantas indesejáveis.

A Tab 9.2 (pág. 124) classifica os minerais em duas categorias: aqueles que ocorrem nas plantas em níveis muitas vezes inadequados para dar suporte aos animais e aqueles que ocorrem em níveis adequados às funções animais. O primeiro grupo inclui Na, Cl, P, Mg, Cu, Zn, Co, Cr e, talvez, o Ca no caso dos animais lactantes ou em pastagens com gramíneas. Alguns destes elementos têm funções para os animais e nenhuma função para as plantas (Na, Co – cofator da vitamina B<sub>12</sub>, Cr, I e Se). As plantas podem absorver estes elementos em quantidade para suprir adequadamente os animais, basta haver a disponibilidade dos mesmos no solo. Os requerimentos minerais microbianos para a adequada função ruminal são geralmente menores que os dos animais hospedeiros. Os micróbios não necessitam de Ca e P para a composição dos ossos, por exemplo, mas nestes no contexto do metabolismo celular. H, C, O, N, P e S são os principais elementos requeridos para a composição celular orgânica. As proteínas são a principais fontes de N e S. As proporções

de N e S são de aproximadamente 12:1 em relação ao conteúdo de aminoácidos essenciais. Os micróbios e conseqüentemente os organismos dos animais hospedeiros podem requerer alguns elementos traço em maiores quantidades que são necessárias para outros animais e plantas, por exemplo, o Co, que é usado na pseudoformação da vitamina B<sub>12</sub> nos micróbios e o níquel que é requerido pelos microrganismos e é um cofator na uréase.

### 3. A tabela periódica sob o ponto de vista biológico

A Fig. 9.1 (pág. 125) indica os elementos essenciais importantes para as plantas e animais que estão na tabela periódica e a Tab. 9.3 (pág. 125) faz uma classificação biológica dos elementos.

Tabela 9.3. Classificação biológica dos elementos

<b>Papel funcional</b>	<b>Elementos</b>
Estrutural	H, C, O, S, Ca, P
Ambiente celular	H <sub>2</sub> O, CO <sub>2</sub> , Na, K, Mg, Ca, PO <sub>4</sub> , Cl
<b>Metabolismo (Coenzimas)</b>	<b>Elementos</b>
Planta	B, Mo, Cl
Planta-Animal	Mo, Mn, Fe, N, Cu, Zn
Animal	Co, Cr, Se, I
<b>Proteção Tóxica</b>	<b>Elementos</b>
Secundária	S, F, Terras raras, Se, As, Sn, Ba
Inimiga	Be, Cd, Sb, As?
Excluída	Ru, Rh, Pd, Ag, W, Os, Ir, Pt, Au, Bi, Ba
<b>Inerte</b>	<b>Elementos</b>
Gases	He, Ne, Ar, Kr, Xe
Questionáveis	Al, Ga, Ge, Br, Rb, Y, Zr, Hf, Nb, Ta, In
Essenciais em algumas espécies	V, Si
Substitutos para K, Ca	Rb, Sr

A periodicidade surge por causa do arranjo dos elétrons ao redor dos núcleos atômicos em camadas concêntricas. A partir das diferenças entre os números de elétrons nas camadas mais externas é que se determina a expansão dos novos elementos em períodos II, IV, e VI da tabela. A ordem de preenchimento segue o nível energético, com os mais baixos níveis preenchidos primeiro. As propriedades químicas de um elemento são determinadas por seu número atômico, que segue a configuração dos elétrons ao redor do núcleo atômico. O número atômico representa a carga positiva líquida no núcleo atômico e calcula um possível elemento para cada carga positiva começando com 1 (hidrogênio) procedendo a numeração até o bismuto (83), acima do qual não existe núcleo estável. A repetição de elementos com mesmas características de preenchimento de camadas gerou as famílias na tabela periódica. A existência de elementos mais pesados é calculada por isótopos de longa vida. Existem isótopos estáveis para todos os elementos acima do bismuto com exceção do tecnécium (43) e promécium (61).

A radioatividade é geralmente inimiga da vida, assim, os elementos pesados não têm particular relação com a nutrição por suas potenciais toxicidades. A maior parte dos elementos nutricionalmente importantes são leves. A radioatividade, entretanto, também existe para elementos de baixo número atômico. O <sup>40</sup>K de longa vida e isótopos não usuais como <sup>14</sup>C e <sup>3</sup>H dentre outros são bons exemplos. Estes isótopos são

produzidos cosmicamente, caem na Terra com as precipitações de água, entretanto, existem em pequenas concentrações na matéria viva. Novos elementos foram criados a partir da descoberta da fusão atômica, muitos deles são perigosos principalmente quanto à radioatividade se tiverem afinidade biológica e tiverem meia-vida longa para sobreviver no ambiente.

O preenchimento seqüencial das camadas resultou não apenas na repetição de outras configurações eletrônicas, mas também na expansão do tamanho do átomo. Os maiores átomos perdem elétrons mais facilmente porque seus elétrons são mais afastados do núcleo, e eles são geralmente mais estáveis em mais altas valências positivas. O resultado é a extraordinária variedade nas propriedades químicas e físicas. A valência resulta da aceitação ou perda de elétrons criando uma carga líquida. As mais estáveis valências são aquelas que atingem a configuração de um gás nobre. O íon sódio, por exemplo, tem a configuração do neônio. É mais difícil para os elementos no meio do período alcançarem esta configuração já que muitos elétrons seriam necessários para isso. A máxima valência negativa é 4 (um ganho líquido), alcançável apenas pelos elementos da família IVb; a máxima valência positiva é 8 (perda líquida) alcançada apenas pelo rutênio, ósmio e xenônio. Muitos elementos no meio dos períodos mais longos são incapazes de alcançar a configuração de um gás nobre, como por exemplo, os elementos de transição como o ferro, cobalto, níquel e a maioria das terras raras.

A relevância do estudo da tabela periódica para a nutrição mineral está no entendimento das interações metabólicas e antagonismos entre os elementos. As colunas verticais, que representam as famílias, listam elementos de valências similares, mas também representam seqüências de propriedades de trocas de elétrons. O tamanho iônico aumenta à medida que descemos na tabela, as propriedades básicas aumentam e as propriedades ácidas usualmente diminuem (mas nem sempre). A substituição de um análogo da coluna pode resultar em perda de função biológica e promoção de toxicidade. Isto ocorre com as seguintes seqüências: K-Rb-Cs, Ca-Sr-Ba e Zn-Cd-Hg. Em contrapartida, a seqüência F-Cl-Br-I pode ser benéfica na medida em que gera iodo, essencial para os animais.

1. *Elementos dos grupos I e II* → elementos que possuem monovalência ou bivalência positiva devido a perda de elétrons da camada S tendem a ser bases fortes e desempenham a função de cátions nos sistemas biológicos. As famílias B, que incluem Cu, Ag, Zn e Cd são menos típicas e não se encaixam neste grupo. Possuem mais afinidade com os metais de transição (Seção 9.8). Existem algumas afinidades entre alguns elementos das famílias IIA e IIB como o Mg e o Zn. Os elementos metálicos mais leves (lítio e berílio) não são essenciais e podem ser tóxicos. O lítio afeta o SNC e é utilizado no tratamento da esquizofrenia. As duas próximas fileiras possuem alguns dos mais importantes elementos nutricionais (Na, K, Mg e Ca) que podem causar problemas em animais que pastejam e em ruminantes. Essa importância deve-se em parte às variadas disponibilidades destes elementos e em parte ao comportamento antagonista dos mesmos no metabolismo. O K, por exemplo, é um importante cátion para as plantas, que parecem não necessitar muito de Na. As absorções diferenciadas resultam em proporções superiores de K em relação ao Na nos tecidos vegetais. Os herbívoros para suprirem suas necessidades de Na necessitam lamber suplementos que contenham sal comum. K, Mg e Ca são necessários para a atividade muscular; desbalanceamentos podem causar tetania. A relação Ca:P também é crítica. Os efeitos do K sobre o Na ou do Ca sobre o Mg também devem ser considerados. O K é muito mais resistente à lixiviação que o Na e é o cátion dominante no solo e nas plantas, enquanto o Na domina na água do mar e o K presente em baixas concentrações. Um paralelo similar existe entre o magnésio e o cálcio. A água do mar é fonte de magnésio, entretanto, é pobre em cálcio, que está presente nos ossos, enquanto a maior parte do magnésio existe nos tecidos moles. O K encontra-se nas células enquanto o Na domina nos fluidos extracelulares dos animais. O Rubídio (Rb), presente na 4ª fileira, é muito semelhante ao K, podendo substituí-lo parcialmente em alguns momentos. Este elemento também parece estimular a digestão microbiana (Martinez e Church, 1970). Da mesma forma, o estrôncio (Sr) pode substituir parcialmente o Ca. Nem o Rb, nem o Sr são muito tóxicos e um papel essencial tem sido sugerido para o Sr. Em contraste, o

Césio (Cs) e o Bário (Ba) são comparativamente tóxicos. Ambos formam sulfatos insolúveis que se concentram nos ossos. **Curiosamente, o Ba é acumulado por determinadas plantas (por exemplo, os cocos brasileiros contêm acima de 3000 ppm de Ba!). Isto pode ser um mecanismo de defesa secundário.**

2. *Não metais e metalóides* → este grupo inclui elementos com comportamentos os mais diversos, amplamente associados com características não metálicas. Estes elementos possuem elétrons na camada p, os quais tendem a ser preenchidos culminando em configurações de gases nobres. Os elementos não metálicos alocados entre os metais e os gases formam os principais blocos de elementos que se ligam ao carbono em condições biológicas para formas orgânicas e com o silício para estruturas minerais. Algumas seqüências importantes biologicamente são: C-N-O; Si-P-S e outros membros dos grupos IV, V e VI. A seqüência N-P-As-Sb-Bi exibe a relação familiar. Todos possuem trivalência negativa e pentavalência positiva, entretanto, apenas os primeiros membros do grupo são de importância biológica; certamente, todos os membros metálicos são elementos não essenciais e os essenciais que possuem ligações metal-não metal são tóxicos, entretanto todos são potencialmente essenciais em níveis traço.

#### 4. Fósforo

O fósforo pertence ao grupo IV e está logo abaixo do N sendo bastante similar a ele inclusive em seu comportamento biológico. Ao contrário do N, a valência +5 é dominante, e a -3 é bastante reduzida o que a torna um artigo de comércio nos sistemas biológicos, apesar dos compostos trivalentes serem bastante tóxicos. O fósforo faz parte das células vivas e é uma parte dos sistemas moleculares que envolvem o código genético (DNA, RNA) e o armazenamento e transmissão de energia (ATP). Nos ossos dos animais assume um papel estrutural. Assim como o N, o P é parte integrante de todos os tecidos metabólicos.

Os micróbios ruminais contêm altas proporções de RNA e DNA relacionados com a maior parte das células e assim possuem altos requerimentos de fósforo. Assim como o nitrogênio da uréia, o fosfato também é reciclado via saliva, é incorporado aos microrganismos ruminais e digerido separadamente no trato digestivo inferior. Semelhantemente ao N, é um componente da parede celular microbiana, que é incompletamente degradada e assim aparece como uma parte da fração metabólica das fezes. Isto cria a mesma relação entre perdas metabólicas e digestibilidade verdadeira como no caso do N. Como resultado, as análises de Lucas descrevem o balanço digestivo para o fósforo exatamente como para o N (Tabela 9.4, pág. 128). As análises demonstram que o balanço é sempre menor que a verdadeira utilização, em função das perdas fecais endógenas. O principal restituidor de fósforo está nos ossos juntamente com o cálcio, com quem interage na nutrição.

A deficiência de fósforo leva à pica, um peculiar comportamento alimentar que envolve o consumo de materiais que normalmente não seriam comidos. Em sistemas de pastejo pode ocorrer dos animais consumirem tecidos e ossos de animais mortos; por isso a deficiência de fósforo associa-se com a ocorrência de botulismo.

#### 5. Enxofre

Está logo abaixo do oxigênio no grupo VI. Enquanto o O está confinado à valência -2, o S apresenta as valências -2, +4 e +6, representadas por sulfidos, sulfitos e sulfatos. As plantas adquirem o enxofre principalmente na forma de sulfato mineral, entretanto o enxofre descoberto nas forragens e outros alimentos

está normalmente incorporado aos aminoácidos sulfurados. Algumas plantas formam tioglicosídeos. Os sulfatos podem ser descobertos na água dura e no solo (*gypsum*).

A maior parte do S pode ser utilizada pelas bactérias porque o sulfato é reduzido a sulfito e depois a sulfido, forma de comercialização no rúmen. O enxofre elementar também é utilizado. O sulfido ruminal ocorre como sulfido de hidrogênio ( $H_2S$ ) e íon hidrosulfido ( $HS^-$ ), a proporção vai depender do pH ruminal. O composto não ionizado é geralmente o mais abundante porque o primeiro pK (6,7) do  $H_2S$  é maior que o pH ruminal normal. A forma não ionizada ( $H_2S$ ) é absorvida quatro vezes mais rápido que  $HS^-$ . Conseqüentemente, mais  $HS^-$  é absorvido quando o pH diminui. O  $H_2S$ , assim como a amônia, surge como um produto residual da fermentação protéica quando em excesso às necessidades microbianas. Portanto, as concentrações de S no rúmen dependem do suprimento de S oriundo da fermentação protéica excedente aos requisitos de crescimento microbianos. A concentração de S no rúmen que parece limitar o crescimento dos organismos ruminais é de aproximadamente 1 mg/l (Bray e Till, 1975). A produção de proteína microbiana para o trato digestivo inferior está estreitamente relacionada ao enxofre não sulfato que deixa o rúmen, indicando que o S em adição ao N, podem ser limitantes à síntese protéica bacteriana. A proporção N:S da ingesta que deixa o rúmen é de  $14 \pm 3:1$ .

O metabolismo do S em ruminantes funciona paralelamente ao do N, sendo estes dois elementos, componentes essenciais das proteínas. O S, entretanto, ocorre principalmente em dois aminoácidos, cistina e metionina, enquanto o nitrogênio ocorre em todos os aminoácidos. A metionina é um aminoácido essencial para o animal, mas a fermentação ruminal requer somente uma fonte de enxofre. O S também tem um papel como elemento mineral no metabolismo ruminal e tem importantes relações com o cobre e com o molibdênio (Seção 9.11.3). O conteúdo específico de aminoácidos contendo enxofre nas proteínas estabelece a proporção N:S dietética. A proporção crítica de N:S varia em função de cada situação específica. Um exemplo pode ser a produção de lã: as proteínas microbianas têm menos S que as proteínas da lã, assim uma mais alta proporção na produção ruminal estabelece um limite à taxa de crescimento de lã (Barry e Andrews, 1973). A mesma questão de suprimento dietético via rúmen pode ser tratada em relação à síntese de tecidos ou à produção de leite. O conteúdo de enxofre dos organismos ruminais também não é constante e provavelmente varia diretamente com o conteúdo de proteína verdadeira e inversamente com o conteúdo de parede celular dos organismos.

O isótopo de S ( $^{35}S$ ) tem sido utilizado para marcar a proteína microbiana ruminal. O seu uso depende da suposição de que existe uma proporção N:S fixa. Este valor é de aproximadamente 13:1. Parte do problema é que a proteína verdadeira mede apenas 2/3 do nitrogênio microbiano total, com a parede celular microbiana e os ácidos nucléicos formando uma porção substancialmente variável das substâncias não proteínicas que são provavelmente menores em seu conteúdo de enxofre inerente. A tendência em expressar as frações protéicas no conteúdo ruminal e do trato GI em base de nitrogênio total não resolve este problema porque grandes proporções de N não amoniacal estão incluídos no denominador.

Quanto aos requisitos animais, as necessidades de enxofre estão primariamente relacionadas com os requerimentos metabólicos para a síntese de metionina e cistina, apesar dos requisitos de enxofre terem relação também com os requisitos protéicos. O requerimento é fixado pela proporção de enxofre nas proteínas do corpo do animal. Os requisitos de enxofre são maiores para animais em lactação e em rápido crescimento. Problemas podem acontecer durante a lactação e durante o crescimento da lã, já que as proporções de N:S requeridas são menores que aquelas proporcionadas pelas bactérias. A síntese microbiana de aminoácidos contendo enxofre pode limitar a função ruminal e o escape ruminal de proteína dietética composta de aminoácidos adequados é necessário para manter o alto nível de produção. Isto explica a razão da utilização de análogos de hidróxido de metionina na forma que escapa do rúmen. A produção de lã responde bem a esta administração, assim como, em alguns momentos, a produção de leite.

O enxofre pode ser reciclado no organismo animal. O sulfido de hidrogênio é o produto microbiano final do enxofre em excesso para o rúmen. Ele é absorvido pelo fígado e convertido em sulfato, que é também produto do catabolismo de aminoácidos contendo enxofre. O sulfato é secretado na urina e saliva. A reciclagem do enxofre através da saliva é relativamente independente do consumo dietético e é menos

importante que o do nitrogênio. A reciclagem do enxofre pode ser inadequada aos microrganismos ruminais se a dieta não contém o enxofre necessário para o atendimento da proporção N:S requerida pelos microrganismos (12:1). A adição de Nitrogênio Não Protéico usualmente aumenta a proporção N:S e conseqüentemente aumenta o requisito microbiano de enxofre se o NNP for utilizado para a síntese microbiana. Uma combinação de S e N no suplemento de NNP em uma proporção de 12:1 pode ser necessária.

## 6. Selênio

É o elemento do grupo VI localizado imediatamente abaixo do S e assim como este exibe as valências -2, +4 e +6. É menos volátil, mais metálico e potencialmente muito mais tóxico. Paradoxalmente, o selenito (+6) é mais oxidado e menos estável que o sulfato. O selênio pode substituir o enxofre na maioria das substâncias orgânicas, incluindo os aminoácidos que contêm enxofre. O Se é um componente da molécula da glutathione peroxidase o que explica o seu papel interativo com a vitamina E e com aminoácidos contendo enxofre. O principal papel da enzima pode ser a destruição de peróxidos, enquanto a vitamina E previne a formação de peróxidos rebuscando radicais livres. As deficiências de selênio são bem conhecidas na forma da doença do músculo branco em ruminantes e outros animais. As deficiências de selênio no mundo caracterizam um definido modelo geográfico. Além de deficiências no solo podem também ocorrer áreas de excesso de selênio resultando em acúmulo nos vegetais a níveis tão tóxicos para os animais que o simples pastejo pode desencadear problemas. A toxicidade normalmente relaciona-se com a falta de variedade ou com a indisponibilidade de plantas menos tóxicas. O excesso de selênio pode ser aliviado com arsênico; um outro elemento que é provavelmente essencial em quantidades traço, mas tóxica em níveis mais altos.

## 7. Silício

Imediatamente abaixo do carbono no grupo IV, possui propriedades similares de formação estrutural de compostos e certamente a superfície sólida da Terra é composta principalmente de polímeros de silicato. O silício é o segundo elemento mais abundante (27%) na crosta terrestre, logo depois do O. Ele ocorre na forma oxidada (sílica) nos aspectos de quartzo, opal e sílica amorfa e como complexos de silicato nas rochas, areia e argila. Apesar de sua abundância, tem sido considerada de pouca importância nutricional, inerte e passiva nos sistemas biológicos (Jones e Handreck, 1967). O silício é inábil para estabelecer ligações duplas estáveis consigo mesmo e com outros elementos. Isto elimina a possibilidade dos compostos siliconizados serem equivalentes aos aldeídos, cetonas e compostos insaturados, característicos provedores básicos de elastômeros flexíveis nos compostos carbonados. Os polímeros siliconizados flexíveis que existem (goma de silicone, por exemplo) são formados de ligações com carbono. O preparo de análogos de cetonas e aldeídos gera polímeros de polisiloxane conhecidos como silicatos, que são comparativamente estruturas rígidas. O silício não pode formar um equivalente ao grupo carboxil e o resultado é que todos os compostos formados com silício existem como polióis (grupos de álcoois que se ionizam em água apenas em pH 9,0 ou mais alto, estando todos os ácidos silicosos não ionizados em pH fisiológico). O silício é um elemento essencial para ratos, galinhas, diátomos, *Equisetum* e arroz. Não se sabe se todas as plantas o requerem (Raven, 1983). Muitas gramíneas e outras plantas acumulam silício, causando problemas para os herbívoros pelo excessivo consumo ou por outros efeitos da sílica sobre a qualidade nutritiva. A principal forma nas gramíneas é sob a forma de sílica opalina.

A sílica é utilizada por algumas plantas como elemento estrutural, complementando a lignina, fortalecendo e enrijecendo a parede celular vegetal (Fig. 9.4, pág. 130). Ela parece influenciar o metabolismo

dos carboidratos (particularmente aqueles da cana-de-açúcar) por promover o acúmulo de sacarose, diminuindo os conteúdos de proteínas e lignina. Estes efeitos têm sido explorados no uso de silicatos para fertilizar a cana-de-açúcar, onde eles podem liberar fosfatos no solo e detoxificar o excesso de ferro, alumínio e magnésio. A sílica também é depositada nos pêlos superficiais de determinadas plantas e contribuem nos mecanismos de defesa em certas plantas. As conseqüências da presença de sílica nas forragens são complexas e variáveis. O nível de sílica nas gramíneas é altamente dependente do tipo de solo, da disponibilidade de sílica, da transpiração e da natureza das espécies vegetais. Muitos solos, particularmente os resultantes de intemperismos como as argilas e os solos ricos em óxidos de alumínio e de ferro, contêm baixas concentrações de sílica. A disponibilidade de sílica no solo é certamente a maior variável influenciadora do conteúdo de sílica em qualquer planta e na qualidade nutricional forrageira. As diferenças em qualidade devem-se a problemas de diminuição de digestibilidade ou de palatabilidade causados pelas projeções silicosas cortantes nas bordas das folhas. É difícil distinguir essas diferenças em forragens até mesmo naquelas que estão sob os mesmos fatores de influência. É por essa razão que existem contradições na literatura sobre a interferência da sílica na digestibilidade forrageira. Os estudos *in vitro* trouxeram evidências diretas que a sílica reduz a digestibilidade da parede celular. Diversos estudos foram desenvolvidos por Hartley (1981), Shimojo e Goto (1989), Smith e Nelson (1975), Van Soest (1981) e Jackson (1977). A natureza da depressão observada na digestibilidade permanece um quebra-cabeça, na medida em que pelo menos dois outros experimentos hidropônicos com fertilização com sílica no arroz (Balasta *et al.*, 1987) e na *reed canarygrass* (Van Soest e Grunes, 1980) não demonstraram efeitos negativos. Outras sugestões são que a sílica promove a formação de sacarose que pode afetar o declínio na digestibilidade da parede celular, ou que a sílica promova deficiências de elementos traço que são superados pela suplementação mineral. O assunto ainda não está elucidado.

Os animais em pastejo podem ingerir grandes quantidades de solo quando a disponibilidade de forragem é pequena. A maioria dos solos é composta largamente de argilas, rochas silicosas e quartzo, além de húmus orgânico. A argila e os minerais silicosos relacionados tem relativa capacidade de trocas iônicas, absorvem certos íons, têm capacidade tamponante e exercem efeitos sobre o ataque e retroalimentação de bactérias ruminais. Outros efeitos ainda necessitam ser explorados. As forragens silicosas são mais abrasivas que as não silicosas; assim a sílica poderia afetar a palatabilidade e a seleção forrageira. Fragmentos de plantas silicosas podem ainda ter excepcional habilidade de estímulo à ruminação. A sílica é relativamente solúvel sob condições ruminais, pode ser absorvida pelo animal e normalmente excretada na urina. Ruminantes de regiões áridas podem desenvolver problemas de cálculos nos rins, em virtude do alto consumo de sílica potencial relativa a pouca água ingerida causando concentrações urinárias que excedem a saturação do ácido silícico resultando na precipitação e formação de cálculos urinários silicosos. A sílica, entretanto, em níveis adequados induz o crescimento. O silício requerido para a síntese de colágeno e formação dos ossos é da ordem de 50 ppm na dieta (Carlisle, 1974).

## 8. Metais de transição

A expansão do terceiro período com o preenchimento do suborbital 3d resultou em 10 novas posições; todos estes elementos são metais, mas em suas valências mais altas (acima do manganês) eles mimetizam o comportamento dos respectivos grupos familiares da tabela periódica. As valências mais importantes biologicamente são as intermediárias que envolvem capacidades de óxido-redução. A maior parte dos elementos essencialmente biológicos estão no 4º período e existe um no 5º período, o molibdênio. O escândio é relativamente desprovido de afinidades biológicas. O titânio é suficientemente inerte; é até utilizado como índice de contaminação do solo e como marcador gastrointestinal. O vanádio pode ser um elemento traço essencial (Nielsen, 1991) e é um consituente dos pigmentos respiratórios em algumas das formas de vida marinha. Os principais elementos, entretanto, são o manganês, o ferro, o cobre e o zinco que

são requeridos por todas as espécies animais, incluindo os ruminantes. Estes elementos são excessivamente discutidos na literatura; o cobalto, entretanto, possui alguns problemas para ruminantes.

Todos os animais requerem cobalto na forma de vitamina B<sub>12</sub>. Para os animais incapazes de sintetizar a vitamina, o cobalto não tem outra função conhecida além de ser um cofator da vitamina B<sub>12</sub>. A síntese de vitamina B<sub>12</sub> parece ser limitada aos microrganismos, incluindo aqueles do intestino. Entre as plantas, as leguminosas parecem ter um requerimento para cobalto, embora as plantas por elas mesmas não sintetizem vitamina B<sub>12</sub>. As plantas são capazes de absorver cobalto do solo de acordo com sua disponibilidade (Mills, 1987). Os requisitos de cobalto dos ruminantes são únicos, já que este elemento é utilizado pelos microrganismos ruminais para a produção de vitamina B<sub>12</sub> e seus análogos. Como os requisitos animais são para a produção de vitamina B<sub>12</sub>, os mais altos requerimentos para cobalto nos ruminantes são inversamente relacionados à eficiência (apenas aproximadamente 3%) de sua conversão em vitamina B<sub>12</sub> (Tab. 9.2, pág. 124). Parece que os micróbios ruminais sintetizam análogos de cobalamina, que podem explicar os mais altos requisitos de cobalto dos ruminantes. Formas de pseudo-B<sub>12</sub> são sintetizadas em maior quantidade no rúmen de animais alimentados com dietas ricas em concentrado. Os análogos parecem ser absorvidos pelo animal, seus efeitos sobre o metabolismo animal não são claros (Elliot, 1980). Os requisitos de cobalto em ruminantes são maiores do que os de não ruminantes. A razão parece estar em que os requisitos microbianos são maiores e que o cobalto é utilizado em fatores relativos à vitamina B<sub>12</sub> que não são utilizados no metabolismo do animal ruminante. Especula-se que a B<sub>12</sub> e seus cofatores poderiam estar envolvidos na cetose, depressão da gordura do leite, ou ambos (Elliot, 1980). As deficiências de cobalto são geográfica e geologicamente dependentes. Animais em pastejo apresentam-se emaciados e a perda de apetite exacerba a subnutrição de cobalto. A suplementação com cobalto é mais bem realizada com sal ou outros suplementos minerais do que com fertilizantes no solo. Cambaleios resultantes de intoxicações em pastagens de *Phalaris* também respondem positivamente à administração de cobalto.

## 9. Níquel

O níquel foi sugerido como essencial para os animais porque níveis dietéticos muito baixos são associados com a diminuição do crescimento em ratos e galinhas. O Ni parece não ser necessário para as plantas apesar de estar presente na uréase *jackbean* (Nielsen *et al.*, 1974). Como o níquel parece ser um cofator para a enzima urease, a sua essencialidade é justificada para os animais. Além disso, o Ni é importante no metabolismo do nitrogênio em ruminantes. Os microrganismos fixadores de nitrogênio e os metanogênicos requerem níquel nas coenzimas que metabolizam o hidrogênio. Certos compostos que se ligam ao Ni (ácidos hidroxâmicos) são antimetanogênicos. O Ni também é requerido pelas bactérias ruminais que degradam a uréia. O nível que produz efeitos ótimos em ovinos e bovinos (5 ppm) é maior que aquele observado em galinhas (0,05 ppm) e é mais crítico em dietas com baixos níveis de proteína. De acordo com Spears (1984), a atividade ureolítica é reduzida no rúmen em dietas com baixo níquel (0,03-0,07 ppm) e está associada com a região próxima à parede ruminal; presumivelmente, os organismos ureolíticos são atacados pela mucosa papilar, uma região favorável à difusão da uréia pela parede ruminal.

## 10. Terras Raras

As terras raras são estudadas superficialmente por causa da suposição de que elas são estranhas, raras e de irrelevante importância biológica, apesar de serem utilizadas como marcadores biológicos. Mesmo sendo raras, estes elementos representam ¼ dos elementos da Terra. Sua abundância equivale ao zinco e cobre e são centenas de vezes mais abundantes que a prata e o ouro (Fig. 9.5, pág. 133). São amplamente

distribuídos no solo. São raros em virtude de não ocorrerem como minerais concentrados. As terras raras e alguns elementos intrinsecamente associados a eles seguem abaixo do alumínio e do silício em 4 famílias (IIIA: Sc, Y, La, IIIB: Ga, In; IVA: Ti, Zr, Hf; e IVB: Ge; veja Figura 9.6, pág. 133). Os elementos das famílias B imitam seus parentes; o germânio é análogo ao silício, e o gálio ao alumínio, respectivamente. As famílias A tendem a ser bases fortes com grandes raios iônicos. Algumas das terras raras (cério, praseodímio, térbio e tório) podem ser tetravalentes, e neste estado se parecem com os elementos do grupo IV. Outros (európio, itérbio e samário) podem ser divalentes e se assemelham às terras alcalinas, como o bário, com características de sulfatos insolúveis. As terras raras formam complexos com muitos ânions, entre os quais os ácidos graxos voláteis (AGVs) (particularmente o acetato) e açúcares ácidos. Os complexos com mucinas, parede celular bacteriana, ácidos fenólicos, oxalato e fosfato são insolúveis e estão provavelmente entre os materiais particulados marcados pelas terras raras quando soluções destes sais são indiscriminadamente adicionadas ao conteúdo ruminal. As complexas habilidades dos íons de terras raras são diferentes. As terras raras formam complexos mais estáveis com a parede celular e com o gluconato do que com o acetato ou propionato. As terras raras são relativamente queladas por AGVs ruminais. A quelação mais forte pelo gluconato é indicativa da provável ligação com ácidos urônicos da pectina e da hemicelulose. Substâncias polifenólicas (taninos, por exemplo) formam complexos igualmente mais fortes. Todos os quelatos exibem um pique de estabilidade aproximadamente na ligação com o samário e uma baixa na ligação com o disprósio e com o hólmio. Os fosfatos insolúveis são mais estáveis do que qualquer um destes. O fosfato se decomporá em complexos EDTA de terras raras.

Al, Cr e terras raras foram reportados como ativadores do sistema citocromo succinato desidrogenase (Horecker *et al.*, 1939). Na ordem de ativação enzimática, o cromo influencia mais do que o lantânio e o samário, que em contrapartida exercem mais influência que o neodímio e o alumínio. Outros autores indicam as terras raras estimulam o crescimento vegetal com um mecanismo de absorção ainda desconhecido (Vickery, 1953; Tang *et al.*, 1985). Sua incompatibilidade em soluções fisiológicas (terras raras [e alumínio] precipitam fosfato como complexos insolúveis) requereria a complexação numa forma solúvel como meio de transporte. A maior evidência de requisitos de terras raras leves (Ce e seus semelhantes) é a extraordinária concentração destes elementos no *hickory* e o fato de que estas árvores gastam ATP na mobilização das terras raras. Talvez as terras raras sejam defesas químicas. Dados indicam variável toxicidade nos animais se estes elementos forem dados em excesso. Terras raras leves parecem ser mais tóxicas e produzem diferentes sintomas (incluindo necrose do fígado) do que elementos mais pesados, que são provavelmente menos absorvidos. Níveis muito altos de terras raras nos vegetais ocorrem em função do acúmulo destes elementos no solo. Plantas que acumulam terras raras não necessariamente acumulam alumínio e vice-versa. Altos conteúdos de oxalato podem estar associados com acúmulos de terras raras.

Íons de terras raras são usados para medir trocas catiônicas de fibras e para isolar taninos e outros complexos fenólicos das forrageiras. Eles formam fortes complexos com as pectinas e outros ácidos urônicos que contêm carboidratos. Os complexos formados resistem aos esforços das bactérias ruminais em removê-los, e tendem a deprimir a digestibilidade das paredes celulares tratadas (Tab. 9.6, pág. 135). Terras raras mais pesadas ligam-se mais fortemente e deprimem mais a digestibilidade que terras raras leves (elementos do grupo IV). Uma outra questão é a de que as terras raras poderiam competir com os micróbios por sítios de ligação na parede celular. Resultados com elementos tetravalentes (Si, zircônio e háfnio) indicam que o modo de ligação das terras raras varia, já que efeitos variáveis sobre a digestibilidade foram observados. Elementos tetravalentes (particularmente o silício) são muito menos iônicos e provavelmente são mais atraídos por superfícies físicas não iônicas, em contraste com a preferência iônica das terras raras.

## 11. Antagonismos inorgânicos

Alguns dos problemas nutricionais relacionados com minerais envolvem antagonismos entre os elementos, como pode ser predito a partir de arranjos de elementos em colunas verticais e dentro das famílias; alguns exemplos: K versus Na, Ba versus Sr e Ca ou Cd versus Zn. Os antagonismos também surgem por outras razões: por exemplo, os minerais podem combinar-se e formar substâncias muito insolúveis como  $MgNH_4PO_4$  e  $CuMoS_4$  e a insolubilidade resultar na indisponibilidade dos elementos constituintes destas substâncias. Alguns antagonismos envolvem relações diagonais dentro da tabela periódica, como o Se e Ar e o K e o Mg.

1. *Tetania das pastagens* → baixo nível sanguíneo de magnésio é característico da tetania das pastagens, que não é, uma simples deficiência de Mg, apesar da descrição clássica da deficiência de Mg incluir a tetania. A tetania é característica de animais mantidos em pastagens de gramíneas durante períodos frios e nublados, usualmente durante a primavera ou em períodos chuvosos de crescimento exuberante. Sintomas de tetania das pastagens são geralmente nervosos com orelhas rígidas, cabeça levantada, olhar fixo, movimento rígido e forçado e extrema excitação. Podem ocorrer convulsões seguidas de coma e morte. Formas crônicas podem ocorrer por várias semanas. Os animais também passam por uma aguda tetania (Underwood, 1977). A tetania das pastagens em vacas lactantes pode ter relação com a febre do leite e com baixos níveis de cálcio sanguíneo ou mesmo com cetose nervosa. O tratamento envolve a administração de magnésio na forma de sais ou de óxidos. A prevenção dá-se através da fertilização das pastagens com magnésio proporcionando aos solos ácidos, a disponibilidade de magnésio. A menos que os animais estejam recebendo outros suplementos, a alimentação direta de magnésio é inconveniente (Care, 1988). As causas da desordem envolvem indisponibilidade ou níveis baixos de magnésio nas forragens e talvez esgotadas reservas de magnésio no animal. A disponibilidade de magnésio parece ser afetada por uma série de fatores que provavelmente interagem. Formas indisponíveis de magnésio podem existir na parede celular forrageira. A fertilização com nitrogênio e possivelmente o potássio parecem aumentar a incidência de tetania. O aumento do conteúdo de NNP nas forragens pela fertilização com nitrogênio causa o aumento do  $NH_4^+$  ruminal, especialmente em condições de frio que limitam a conversão de nitrato. O acúmulo de nitrato parece estimular o acúmulo de magnésio (Robinson *et al.*, 1989). O frio e o tempo nublado associados à tetania causam outras mudanças na composição das gramíneas, incluindo um aumento nas concentrações de ácidos orgânicos e de potássio. Hipóteses alternativas sugerem o composto  $MgNH_4SO_4$ , o antagonismo K-Mg, o ácido *trans*-aconítico e o ácido tricarbálico como possíveis causas do acúmulo de potássio e ácidos orgânicos (Grunes e Welch, 1989). A formação de  $MgNH_4PO_4$  ocorre na presença de  $NH_4^+$ , fosfato e em pH relativamente alto (acima de 7). Esta condição pode ser favorecida por forragens caracterizadas por baixos níveis de carboidratos solúveis e altos níveis de N. Sais de potássio de ácidos orgânicos também podem contribuir com a alcalinidade ruminal através da fermentação dos ânions a bicarbonato. O mais alto pH sanguíneo (7,4) pode proporcionar condições mais favoráveis se os níveis de amônia forem significantes. A amônia é extraordinariamente tóxica, mas é rapidamente convertida a uréia pelo fígado. O argumento para o antagonismo K-Mg tem base científica em virtude do potássio inibir a absorção do magnésio. A tetania pode ser produzida pela administração de sais de potássio em combinação com ácido cítrico ou com ácido *trans*-aconítico. Em se tratando deste último, a hipótese mais recente envolve o *trans*-aconitato. O *cis*-aconitato é o metabólito normal no ciclo do ácido cítrico de organismos aeróbicos. Por inexplicável razão, as gramíneas podem acumular acima de 7% de seu peso seco com isômeros *trans*. O ácido *trans* é um composto quelante de magnésio. Russell e Van Soest (1984) descobriram que as bactérias ruminais metabolizam uma parte considerável do *trans*-aconitato a ácido tricarbóxico (Fig. 9.8, pág. 136), que não é metabolizado pelas bactérias ruminais e também é

um forte quelante de magnésio. O tricarbálico é absorvido para o sangue e parece inibir a aconitase (Russell e Mayland, 1987; Russell e Forsberg, 1986). Assim, a ligação do magnésio com o *trans*-aconitato exibe um papel tóxico secundário para este ácido.

2. *Cálcio e fósforo* → a quantidade de cálcio nas gramíneas quase sempre é menor que os requisitos animais, o contrário ocorre com as leguminosas. A fertilização do solo com calcário resulta em forragens com mais alto nível de Ca, embora gramíneas amadurecidas possam permanecer com níveis ainda baixos. O desempenho animal depende da relação Ca:P. A baixa relação destes dois elementos causa osteopenia. A alfafa (relação Ca:P = 6:1) como única fonte forrageira pode causar nos animais uma patologia caracterizada pela excessiva calcificação. Para vacas em lactação isto pode nem representar um problema, já que ocorre a translocação deste elemento para o leite. Sob condições de adequado manejo de pastagens, o fósforo ocorre em níveis que atendem aos requisitos animais, exceto para fêmeas em lactação às quais podem ter problemas face aos requisitos mais elevados. Sob condições de pastejo ou em pastagens não fertilizadas, entretanto, os níveis de fósforo normalmente estão bem abaixo dos requisitos animais (Scott, 1986).
3. *Cobre, Molibdênio e Enxofre* → a toxicidade do molibdênio tem todas as características da deficiência de cobre (incoordenação, anemia e descoloração da pelagem). A descoberta de um composto extremamente insolúvel formado por Cu, Mo e S, o tiomolibdato de cobre ( $\text{CuMoS}_4$ ) no conteúdo ruminal e no plasma implicou em anomalias relacionadas com a indisponibilidade do S e com a relação Cu:Mo. A formação deste composto advém de um excessivo suprimento de sulfido para a fermentação ruminal. Sulfato, sulfito e aminoácidos sulfurosos são geralmente degradados no rúmen a sulfido de hidrogênio, livre para combinar-se com elementos químicos chalcófilos como o Cu e o Mo. O Mo hexavalente liga-se ao enxofre para formar o ânion tiomolibdato, que precipita um sal insolúvel de Cu.

## 12. Antagonismos orgânicos

Muitos complexos de substâncias orgânicas ou íons metálicos quelantes são potenciais diminuidores da disponibilidade de minerais; entretanto, a maior parte dos íons metálicos essenciais estão também em complexão nos organismos vivos. Elementos estruturais vegetais, portanto, podem estar indisponíveis em função do comprimento dos complexos quelantes e em decorrência dessa complexidade, o suco gástrico e outros sistemas enzimáticos digestivos não conseguem quebrá-los. O ácido tricarbálico é um exemplo de complexo insolúvel; um outro exemplo são os sais de cálcio de ácidos graxos saturados de cadeia longa, determinadas fibras e o fitato.

1. *Agentes quelantes e ionóforos* → agentes quelantes são compostos orgânicos que se ligam a íons metálicos formando complexos organo-metálicos; nesta forma os átomos metálicos deixam de expressar suas características iônicas. Muitos agentes quelantes são derivados de etilenodiamino ou de glicina e têm afinidade por cátions conforme a valência. Assim o comprimento da ligação é menor para íons monovalentes como Na e K e maior para átomos polivalentes como as terras raras. Os ionóforos são um grupo especial que tem afinidade por íons monovalentes. A junção com esses íons vai depender da presença de estruturas poliéter ou dicetona nos ionóforos. A ordem de ligação dentro de uma família de mesma valência está usualmente relacionada com o peso atômico: assim  $\text{Ba} > \text{Sr} > \text{Ca} > \text{Mg}$ , ou  $\text{Cs} > \text{Rb} > \text{K} > \text{Na} > \text{Li}$ . O raio iônico também diminui na mesma ordem, entretanto, certas estruturas orgânicas podem ligar-se a elementos específicos conforme a influência do raio sobre a estrutura quelante. Assim a ordem para a monensina é  $\text{Na} > \text{K} > \text{Li} > \text{Rb} > \text{Cs}$ , e para o Lasalocid,  $\text{K} > \text{Rb} > \text{Na} > \text{Ca} > \text{Li}$ . Os efeitos biológicos dos agentes quelantes e ionóforos dependem do comprimento da ligação de um respectivo íon em relação à ligação biológica no intestino e nas

células animais. Se o quelante é bastante forte, isto resultará em sua indisponibilidade – por exemplo, o oxalato de cálcio é indisponível. O EDTA liga-se mais fortemente ao cálcio que qualquer dispositivo gastrointestinal ou celular e isso pode resultar em hipocalcemia. Por outro lado, a afinidade do EDTA por elementos chalcófilos como o Cu, Zn e Fe é menor que a afinidade destes elementos por grupos sulfido ou por outras estruturas presentes em proteínas, assim a forma de EDTA quelado, que é solúvel, torna os elementos chalcófilos mais disponíveis. Os ionóforos que se ligam ao Na e ao K interferem no transporte de hidrogênio porque os íons metálicos alcalinos (particularmente o Na) estão envolvidos nesse transporte pelas membranas celulares. As bactérias metanogênicas podem ser as mais afetadas. O inibidor, entretanto, é sensível ao suprimento de Na e K. Dietas ricas em K diminuem a atividade do Lasalocid, enquanto níveis altos de Na aumentam sua atividade antimicrobiana. Os ionóforos podem também afetar o balanço de íons divalentes. Geralmente, os ionóforos aumentam a absorção de Ca, Mg e Zn (Smith, 1990).

2. *Sabões* → os ácidos graxos liberados na lipólise podem quelar-se com a maior parte dos cátions divalentes e trivalentes. O cátion mais sensível é o Ca, que forma complexos muito insolúveis com ácidos graxos saturados de cadeia longa. Ácidos graxos insaturados não parecem ter o mesmo efeito. Há assim uma interação dietética entre cálcio e gorduras que é provavelmente mais evidente em ruminantes do que em outras espécies por causa da biohidrogenação ruminal de ácidos graxos insaturados. Cálcio em excesso tende a deprimir a absorção de gordura saturada e vice-versa. Sabões de cálcio são excretados nas fezes, confundindo os resultados das análises proximais porque são insolúveis em éter. A quelação de ácidos graxos saturados pode ser limitada por íons alcalinos terrosos, já que os sabões de elementos chalcófilos, como o zinco, são completamente disponíveis. Essa diferença provavelmente reflete as ligações mais fortes dos elementos chalcófilos com sulfidrilas e com grupos amino das proteínas que são provavelmente os meios de sua absorção seletiva.
3. *Fibra* → as fibras das plantas têm a habilidade de se ligar e os íons metálicos livres em suas superfícies, da mesma maneira que os minerais do solo e a matéria orgânica do solo liberam cátions no solo. Esta carga de íons metálicos é trocável da mesma maneira que no solo. Os principais grupos funcionais envolvidos na ligação são fenóis e ácidos carboxílicos. A capacidade de troca de cátions das fibras é uma importante propriedade física que afeta a hidratação da fibra e o acoplamento de micróbios intestinais. Isto leva a crer que o excesso de fibra pode também causar a perda de metais traço nas fezes. Outros estudos indicaram que a fibra dietética afeta a excreção mineral de várias maneiras, algumas positivas e outras negativas (Ismail-Beigi *et al.*, 1977; Van Soest e Jones, 1988). Efeitos curiosos nos estudos de Cornell foram que os balanços de Zn, Mg, Ca e Mn foram inversamente relacionados com a capacidade de troca de cátions, mas também foram relacionados com a fermentabilidade (Seção 5.7.2). Considerando que as bactérias requerem elementos traço e que a fibra fermentável promove o crescimento bacteriano, um mecanismo microbiano para perdas minerais nas fezes é provável em monogástricos, já que o sítio de fermentação encontra-se abaixo da seqüência de digestão gástrica e absorção intestinal. As bactérias também produzem AGVs, que são absorvidos eficientemente pela mucosa do cólon. A absorção dos AGVs é acompanhada por trocas iônicas minerais, tanto no lúmen do cólon quanto no sangue. Dois mecanismos foram sugeridos: o primeiro é que as perdas minerais ocorrem como consequência da alimentação bacteriana e outro que explica essas perdas pela absorção de quantidades mínimas disponíveis de íons minerais do cólon após a varredura das membranas do cólon pelos AGVs.
4. *Fitato* → o éster hexafosfato de inositol (ácido fítico) ocorre nas cascas de cereais. Não é classificado como fibra dietética, é indigestível pelas enzimas de mamíferos, incluindo fosfatases, além de ser altamente fermentável. As fitases também ocorrem nas próprias cascas, particularmente no trigo. O ácido fítico pode formar complexos com a maioria dos íons metálicos trivalentes e divalentes formando fitatos, que são indisponíveis à digestão de monogástricos, entretanto são decompostos no rúmen e em outras fermentações pré-gástricas. É desconhecida qualquer ação negativa do fitato sobre

minerais em ruminantes, entretanto alguns comentários na literatura são realizados neste sentido particularmente em aves e em ratos. A maior parte dos efeitos negativos ocorrem em animais jovens os quais apresentam fermentações intestinais menos desenvolvidas. Em animais adultos de tamanho suficiente para adequadas retenções os efeitos negativos dos fitatos são pouco importantes.

### **13. Disponibilidade mineral nas forragens**

O conteúdo mineral das forragens varia com a estação por causa da disponibilidade de nutrientes no solo e da capacidade do sistema radicular em absorver esses nutrientes em função do clima. Isto pode resultar no atendimento dos requisitos animais em determinadas épocas do ano e em outras não. Comparativamente, pouco se conhece a respeito da disponibilidade verdadeira de elementos minerais nas plantas. Existem comentários sobre os efeitos da fibra e da lignina nas perdas fecais de Mg, Zn e Fe através de ligações via troca de cátions ou pela presença de formas indisponíveis na matriz fibrosa. Os fitatos também podem se ligar aos minerais por meio de quelação. Algum Fe presente na parede celular de leguminosas, provavelmente como uma matriz, é indisponível nesta forma. Paredes celulares de plantas forrageiras contêm alguns íons de Fe e Zn não trocáveis. A fração sílica pode ser responsável pela ligação entre estes dois minerais. Uma teoria explica que a inibição da sílica à digestão celulolítica ocorre porque altos consumos de sílica levam à criação de deficiências de metais traço nas bactérias ruminais (Smith e Nelson, 1975). Alguns estudos relacionam a extração mineral e sua disponibilidade e propriedades físicas no solo. Um método é equilibrar a parede celular vegetal com um isótopo do elemento e depois examinar a proporção isotópica da parede celular residual versus o elemento metabolizado. Balanços minerais nos animais são de difícil interpretação por causa da excreção dos respectivos elementos nas fezes. Atenção deve ser dada às análises de Lucas para esta situação já que não se encontra muito sucesso em virtude da regulação fisiológica em excessivos consumos resultar na modulação da absorção seguida por grande variação nas estimativas de digestibilidade verdadeira.

## Capítulo 10 – Fibra e Propriedades Físico-Químicas dos Alimentos

A disponibilidade de nutrientes nos alimentos é essencialmente determinada pela constituição química dos alimentos: primeiro, com respeito às concentrações de componentes disponíveis e indisponíveis, e, segundo, levando em consideração as estruturas orgânicas e os inibidores que podem limitar a disponibilidade dos componentes com os quais estão associados. Sob o ponto de vista físico-químico, a digestibilidade é função da disponibilidade cumulativa de nutrientes líquidos. A disponibilidade de nutrientes é limitada pela extensão da matéria indisponível obrigatória e pela competição entre as taxas de digestão e passagem, que resultam num material potencialmente digestível, não digerido. Caracterizar a disponibilidade de energia e proteína nos alimentos requer análises que estimem a digestibilidade e outros parâmetros de valor nutritivo. Análises laboratoriais são um rápido e econômico meio de controle de qualidade dos alimentos e de se predizer a resposta animal em diferentes situações alimentares.

### 1. Sistemas de análises

As análises laboratoriais compreendem avaliações químicas, digestão *in vitro* com bactérias ruminais ou enzimas assim como métodos adjuntos como saquinhos de nylon para degradabilidade *in situ* e a técnica NIRS (Cap. 8). A digestão *in vitro* dá uma estimativa direta e realista da digestibilidade, entretanto é mais ampla, mais cara e menos reproduzível do que as técnicas gerais de análises de fibra. Análises enzimáticas são limitadas por causa da baixa qualidade das enzimas comercialmente disponíveis. As análises químicas mais baratas e mais rápidas não trazem uma estimativa direta do valor nutritivo e dependem de associações estatísticas entre o conteúdo de componentes analisados e a qualidade destes. As análises químicas mais caras podem proporcionar importantes informações bioquímicas, entretanto estimam apenas a digestibilidade e a disponibilidade de nutrientes. A lignina é o mais importante componente fibroso simples que limita a disponibilidade de nutrientes; entretanto, seus efeitos não são uniformes. O NIRS, a ressonância nuclear magnética (RNM) e outros métodos instrumentais são promissores, entretanto, também apresentam limitações. Muitos esforços também são direcionados para o desenvolvimento de equações de regressão que relacionam vários parâmetros de composição com a digestibilidade. Variações interespecíficas entre plantas e efeitos ambientais invalidam muitos destes esforços, particularmente quando modelos inadequados são utilizados (Cap. 22 e 23, e seção 25.5). Um adequado modelo de predição deve considerar estas variáveis.

Alguns componentes alimentares (proteína e celulose) apresentam pouca influência direta sobre a digestibilidade. Qualquer predição baseada no conteúdo destes nutrientes nos alimentos deve considerar as associações secundárias com lignificação e outros fatores de proteção. Os nutricionistas precisam determinar os fatores causativos primários. É possível identificar condições em que qualquer componente, inclusive a lignina, aparece com nenhuma associação com a digestibilidade. Em consequência desta complexidade, é difícil descobrir qualquer parâmetro simples de composição que indicará adequadamente o valor nutritivo de qualquer alimento. Além disso, existem falhas nos sistemas de análises proximais (Seção 10.2), embora ainda não existam métodos de análises que eficientemente substituam os mesmos. A substituição do FDN ou do FDA, por exemplo, para o modelo da FB não leva a um avanço real. Cientificamente, as análises e modelos empregados deveriam proporcionar o entendimento do balanço de fatores limitantes em um determinado alimento ou forragem. O enfoque puramente empírico pode trazer respostas com baixa acurácia, ainda que tragam correlações respeitáveis com os alimentos padrões utilizados na calibração. Um outro problema é a

baixa reprodutibilidade das regressões aplicadas em outras forragens diferentes daquelas que a equação foi gerada.

A necessidade de um adequado sistema de avaliação conduziu as pesquisas para a relação casual entre composição alimentar e valor nutritivo. As aproximações analíticas e matemáticas demonstradas no Cap. 22 mostram que o problema reside nos componentes e na estrutura da parede celular vegetal. O problema é que a digestibilidade da parede celular (exceto para a lignificação) é mais regulada por características intrínsecas dos componentes da parede celular do que por proporções desses componentes. A bioquímica da disponibilidade da parede celular é complexa e ainda não completamente entendida. Conhece-se que nenhuma análise química descreve a biodegradabilidade por bactérias ruminais dos componentes da parede celular, embora seja possível combinar os resultados de um número suficiente de análises. Não há sistema de fracionamento que permita separar o disponível do não disponível. Esta separação é possível apenas com bactérias ruminais vivas ou com adequadas enzimas que degradam a parede celular. Celulases comerciais não são tão eficientes quanto as bactérias intactas. O estado insatisfatório do conhecido sobre os mecanismos utilizados na regulação da biodegradabilidade não deveria impedir os nutricionistas de procurarem um sistema de análises que seja consistente com as informações atuais. Uma discussão no Cap. 22 torna claro que uma análise de fibra satisfatória deve recuperar das fezes os resíduos indisponíveis da dieta e os resíduos fibrosos não devem ser confundidos com o material metabólico. Métodos enzimáticos para dietas fibrosas totais, por exemplo, isolam alguma matéria microbiana quando aplicado nas fezes. Um método prático deve ser economicamente competitivo com o sistema proximal e consistente com os esquemas de fracionamento geral para análises de componentes vegetais, de maneira que os novos avanços na melhoria do processo do sistema aplicado sejam mais facilmente ajustados às novas informações.

Análises corretas dependem da identificação de fatores bioquímicos e físicos que influenciem a disponibilidade biológica de várias frações alimentares e do conhecimento de quais destas frações são influenciadas por um fator comum para que isso permita a formação de grupos de frações alimentares em uma classificação geral. O teste estatístico utilizado para solucionar este problema foi idealizado por H.L. Lucas (Seções 22.1-4). Basicamente, a mudança é entender os mecanismos de causa-efeito por trás da digestibilidade. Os resultados do teste de Lucas aliados à bioquímica revelam que a disponibilidade biológica (Tab. 10.1, pág. 141) pode ser dividida em 3 classes: (1) disponibilidade total, medida de digestão real determinada pela competição entre as taxas de digestão e de passagem; (2) disponibilidade incompleta, um grupo refratário com ligações não hidrolisáveis enzimaticamente é associado com a porção disponível, sujeito a limitações de taxas como na classe 1; e (3) indisponibilidade total (fração lignificada).

Tabela 10.1. Biodisponibilidade de componentes forrageiros

<b>Componente</b>	<b>Digestibilidade verdadeira (%)</b>	<b>Fator limitante<sup>a</sup></b>
<i>Classe 1</i>		
Carboidratos solúveis	100	Consumo
Amido	90+	Passagem com perdas fecais
Ácidos orgânicos	100	Consumo e/ou toxicidade
Proteína	90+	Fermentação <sup>b</sup>
Pectina	98	Fermentação <sup>c</sup>
<i>Classe 2</i>		
Celulose	Variável <sup>d</sup>	Lignificação, silicificação
Hemicelulose	Variável <sup>d</sup>	e quitinização
<i>Classe 3</i>		
Lignina	Indigestível	Limita o uso da parede celular
Cutina	Indigestível	Limita o uso da parede celular
Sílica	Indigestível	Limita o uso da parede celular

---

 Taninos, óleos essenciais e polifenóis
Não disponível<sup>e</sup>

Inibe proteases e celulases

---

 Fonte: Van Soest, 1967.

Classe 1 = completamente disponível; Classe 2 = parcialmente indisponível devido a lignificação; Classe 3 = indisponível

<sup>a</sup> Primeiro fator limitante relacionado com a resposta e utilização animal

<sup>b</sup> Fermentação pode desperdiçar proteína disponível pelo catabolismo de AGVs e de amônia

<sup>c</sup> A pectina pode ser utilizada apenas via fermentação microbiana pela conversão a AGVs e outros produtos microbianos. Esta característica é compartilhada com a celulose e com a hemicelulose

<sup>d</sup> A fermentabilidade da celulose e da hemicelulose é limitada pela lignificação

<sup>e</sup> Componentes de baixo peso molecular podem ser absorvidos mas excretados na urina sem serem utilizados.

A classe 1 é composta do conteúdo celular (açúcares, amido, proteínas, ácidos orgânicos e lipídios). A pectina (componente da parede celular) também é incluída nesta classe devido a sua altíssima disponibilidade nutritiva. Para os não ruminantes ainda reconhece-se uma divisão entre componentes solúveis e insolúveis resistentes a ação de enzimas digestivas animais; entretanto, os componentes solúveis, pectinas e gomas, contribuem pouco para o resíduo fecal. A classe 2 inclui os carboidratos estruturais, celulose e hemicelulose. Devido a grande variação entre os vegetais destes nutrientes existe evidência de falta de uniformidade bioquímica. A classe 3 inclui lignina, cutina, produtos de Maillard (proteína danificada pelo calor em uma reação de Maillard; seção 11.7) e outras substâncias indigestíveis. Uma seqüência de análises químicas de acordo com essa classificação ainda não seria capaz de estimar a digestibilidade por causa da variável natureza dos carboidratos estruturais da classe 2. Infelizmente não existem métodos químicos que dividam o material da classe 2 em frações digestíveis e indigestíveis; essa separação seria mais convenientemente obtida utilizando bactérias ruminais ou enzimas específicas. A digestibilidade pode também ser estimada com regressões baseadas na lignificação (equações somatórias) ou na digestão *in vitro* com fluido ruminal ou celulases. Um problema final relacionado com todos os sistemas que fracionam os alimentos é a baixa correlação entre as frações fibrosas de componentes indigestíveis com a digestibilidade. Esta falha pode refletir-se nos sistemas estatísticos como consequência das análises químicas (Cap. 22).

## 2. Sistemas de análises proximais

O sistema proximal em uso a mais de 100 anos consiste dos seguintes passos: (1) Matéria seca a 100°C; (2) Extrato etéreo do resíduo seco para estimar os lipídios; (3) refluxo do resíduo de gordura extraído por 30 min com 1,25% de ácido sulfúrico seguido por 30 min com 1,25% de hidróxido de sódio. Os resíduos insolúveis são secos, pesados e incinerados e a matéria orgânica insolúvel descrita como fibra bruta; (4) determinações de nitrogênio e cinzas em porções separadas de amostras; (5) o cálculo do extrativo não nitrogenado (ENN), ou seja, a matéria seca menos EE, FB, cinzas e PB (nitrogênio X 6,25). Este sistema calcula ainda o NDT (nutrientes digestíveis totais) considerando que: (1) o EE compreende lipídios e gorduras, que contêm 2,25 vezes mais energia que os carboidratos; (2) todo nitrogênio está na proteína, que tem 16% de nitrogênio; (3) a fibra bruta compreende a menor fibra digestível e a matéria estrutural do alimento; (4) o ENN representa os carboidratos altamente digestíveis. Nenhuma dessas considerações é verdadeira e o grau de erro varia enormemente. O EE inclui ceras e pigmentos de pouco valor e não recupera os sabões existentes nas fezes, que são a principal forma em que os ácidos graxos não digeridos são excretados. Forragens não contêm triglicérides, e os galactolipídios foliares contêm menos energia que o fator 2,25 aplicado. O erro envolvido com o EE é menor que 1, apesar dos lipídios serem um importante componente da matéria seca. O EE pode ser ignorado nas análises da maioria das forragens e de muitos outros alimentos para ruminantes.

Os tecidos das plantas apresentam uma grande variedade de constituintes nitrogenados (proteínas, ácidos nucléicos, nitrogênio não protéico solúvel em água [NNP] e muitas frações insolúveis relacionadas com a lignina bruta). O conteúdo de N dos vegetais varia de 15-16% (Seção 18.1). A proteína verdadeira, entretanto, representa apenas 70% do nitrogênio forrageiro e pouco ou nenhum nitrogênio fecal. Assim, a aplicação do fator 6,25 para todos os constituintes nitrogenados alimentares é um erro que se reflete principalmente no cálculo dos ENN. A magnitude deste erro depende do N da dieta. O erro é mais sério nas análises fecais. Ordinariamente, pouca proteína verdadeira é descoberta nas fezes e os principais constituintes nitrogenados são substâncias microbianas ou produtos de Maillard com apenas 7-11% de nitrogênio. A maior parte das fezes produz considerável ENN nas análises, entretanto isto não representa ordinariamente carboidratos solúveis em água (Fig. 10.1, pág. 142). O amido insolúvel é o único carboidrato não estrutural que aparece nas fezes e somente em altos consumos que ele aparece em quantidades substanciais.

O ENN contém erros cumulativos de todas as outras determinações. O maior destes erros é devido à solubilização e perdas de lignina e hemicelulose na preparação da FB. A celulose não é totalmente recuperada e o comportamento destes materiais nas diferentes plantas é bastante variável (Tab. 10.2, pág. 143). Geralmente, a lignina nas gramíneas é mais solúvel que nas leguminosas. O erro causado pela inclusão das frações de parede celular no ENN é menor no caso dos alimentos concentrados, onde aproximadamente  $\frac{3}{4}$  do ENN é amido e carboidratos solúveis. Gramíneas maduras apresentam carboidratos solúveis em menor quantidade que gramíneas mais jovens. A inclusão de frações da parede celular nas análises faz com que a digestibilidade aparente do ENN seja menor que a da FB (Tab. 10.3, pág. 143). A presença de uma destacada fração metabólica no ENN fecal contribui enormemente para este resultado. A digestibilidade da FB é igual ou excede a digestibilidade do ENN em aproximadamente 30% de todos os alimentos, entretanto o erro é maior nas gramíneas, que contêm mais hemicelulose e lignina solúvel. O erro é maior no caso das gramíneas tropicais e palhas.

O erro fundamental das análises proximais está na divisão dos carboidratos em fibra bruta e em ENN. A recuperação desigual da lignina, celulose e hemicelulose na fibra bruta conduz a variáveis relações entre a fibra bruta e a parede celular vegetal. A grande dispersão dos pontos mostrados na Fig. 10.2 (pág. 144) demonstra como é inútil predizer o conteúdo líquido de fibra insolúvel a partir da fibra bruta. Há, entretanto, mais consistência entre grupos de plantas em que as proporções de celulose:hemicelulose e lignina são menos variáveis. Gramíneas, que têm muita hemicelulose e um moderado conteúdo em lignina proporcionam menores recuperações de componentes da parede celular na fibra bruta, enquanto as leguminosas, mais pobres em hemicelulose, entretanto, mais ricas em lignina, são intermediárias. As não leguminosas dicotiledôneas (umbelíferas, principalmente) são vegetais não lignificados, mas têm altas taxas de recuperação da parede celular a partir da fibra bruta em virtude da celulose ser o principal componente de sua parede celular insolúvel. Estas plantas contêm pectina e outros componentes solúveis em água que não são recuperados nem com a FDN, nem com a FB.

1. *Cálculo dos ENN utilizando outras fibras* → substituir as análises de FB pelas análises de FDA ou FDN não tornam o ENN uma medida mais eficiente. O problema reside na composição. No caso da FDA, a hemicelulose é incluída no ENN e nas fezes, que quase não contêm carboidratos solúveis; a matéria fecal é formada de hemicelulose, paredes celulares microbianas e mucopolissacarídeos. No caso da FDN, o cálculo do ENN nos alimentos pode ser correto, mas o cálculo fecal será confundido pelos componentes metabólicos ( $M_i$ ; Cap. 22). O defeito está no conceito, não no método analítico. O N fecal metabólico combina-se com a matéria orgânica em uma proporção de 14:1 em vez de 6.25:1 (Seção 18.10). Este tipo de erro também ocorre com silagens e alimentos perigosamente aquecidos que apresentam grandes quantidades de NNP.
2. *Substituição da fibra bruta* → descobrir um substituto prático e racional para o método da fibra bruta transcende a química do problema. Esta descoberta envolve a definição de fibra no senso nutricional e o problema da relação da fibra com o valor nutritivo. Não existem garantias de que uma divisão dos carboidratos vegetais levando em consideração a definição de *fibra dietética*

produzirá uma relação mais realista com o valor nutritivo. A definição de *fibra dietética* baseia-se na resistência à digestão por enzimas existentes nos mamíferos e na divisão das substâncias vegetais baseada em suas estruturas e ligações químicas. O resíduo fibroso deverá recuperar toda a matéria indigestível verdadeira, já que a fibra é tomada como um índice negativo de qualidade. Acontece que a relação da fibra com qualquer parâmetro de qualidade nutricional é meramente estatística e depende da associação dos principais componentes – celulose e hemicelulose – com fatores primários como a lignina que controla a disponibilidade de nutrientes. Esta associação, por sua vez, é controlada por fatores ambientais que interferem no crescimento vegetal. A adequada manipulação ambiental permite acabar com a correlação da fibra com a digestibilidade. As primeiras pesquisas com fibras a consideraram como a fração indigestível do alimento (Heinrich Einhof, 1778-1808). Mais tarde definiu-se fibra como um nutriente de composição definida. Com o surgimento do conceito de fibra bruta preferiu-se trabalhar com ele ao invés da fibra macerada de Einhof, porque a FB (bem como a celulose) foi considerada como um composto uniforme representando as glucanas e pensou-se que a natureza da celulose representaria outros carboidratos não disponíveis. Infelizmente, esta suposição ignorou a lignina e a hemicelulose e não satisfaz a prerrogativa de que a fibra dietética recupera os componentes verdadeiramente indigestíveis da dieta. Além disso, a celulose não é um composto uniforme tanto sob o ponto de vista nutricional, quanto sob o ponto de vista bioquímico (Seção 11.5.2). Outra proposta é a utilização da lignina como substituta da fibra bruta, baseando-se no efeito da lignina como fator limitante primário. Apesar dessa característica, a lignina também não é um composto uniforme e nem sempre representa toda a matéria verdadeiramente indigestível presente nos carboidratos estruturais. No caso dos não ruminantes, equiparar a fibra com indisponibilidade de nutrientes adquire maior significância, apesar de muitos não ruminantes fermentarem a fibra no intestino delgado (Cap. 5). Para os ruminantes, a fibra representa a fração que perdeu a chance de ser utilizada, uma vez que ela passou pelo rúmen. Existe assim uma tendência a utilizar a fibra como um índice negativo de qualidade pelo efeito depletivo da fibra sobre a digestibilidade. Esse efeito depletivo nem sempre acontece com os não ruminantes em virtude da alta variação da digestibilidade da parede celular vegetal. As proporções de lignina e hemicelulose presentes na parede celular são os mais importantes fatores qualitativos, entretanto muitas vezes estão fracamente relacionados com o conteúdo fibroso. O fato da análise de FB ainda ser utilizada parece ter relação com a simplicidade do procedimento e com a grande disponibilidade de dados na literatura utilizando esta unidade de avaliação. Qualquer método de avaliação de fibra envolve diferenças numéricas inerentes aos erros e vantagens de cada um deles. O uso da fibra bruta como medida de avaliação do valor nutritivo tende a diminuir no meio científico em virtude da variabilidade da composição da parede celular vegetal e dos fatores ambientais que afetam a lignificação. Depois de meio século de análises utilizando o sistema proximal, os países desenvolvidos têm procurado utilizar métodos mais eficientes. Os países tropicais do terceiro mundo, entretanto, ainda continuam utilizando o sistema proximal sob a justificativa dos custos mais baixos e da rotina de trabalho. Ironicamente está aí o maior erro em face da grande interação lignina-temperatura interferindo no resultado das análises. Promovem-se assim, análises de mais baixo custo, entretanto os resultados compilam análises inúteis. A predição do valor nutritivo a partir de qualquer análise química simples é difícil por causa da complexa natureza das variáveis qualidades nutricionais. A digestibilidade, a mais confiável medida do valor nutritivo, não é estimada com precisão por qualquer análise química. A aplicação de equações de regressão assume que uma alta correlação demonstra um controle da influência dos parâmetros medidos sobre o valor nutritivo. A utilidade das regressões baseadas na fibra envolve duas suposições: os mesmos fatores que influenciam a disponibilidade nutritiva da fibra também influenciam a fração não fibrosa e o conteúdo de fibra relaciona-se com sua digestibilidade. Estas suposições são, é claro, falsas. Uma regressão da digestibilidade sobre o conteúdo de lignina assume que a lignificação influencia a

disponibilidade da dieta total incluindo o material solúvel. As análises de Lucas para frações alimentares uniformes (Cap. 22) reprovam todas estas hipóteses.

### 3. O Sistema Detergente

Foi desenvolvido para determinar rapidamente a matriz da parede celular insolúvel e estimar seus principais componentes: hemicelulose, celulose e lignina. Depois a técnica evoluiu para a partição do nitrogênio e da proteína alimentar e para mensurações de perda protéica por aquecimento a partir do conteúdo de nitrogênio da fibra em detergente ácido. **O uso do detergente neutro nos conteúdos fecal e ruminal é o método mais apropriado para separar o material não digerido dos contaminantes microbianos e metabólicos.** O principal obstáculo no preparo dos resíduos de parede celular vegetal em que os componentes indigestíveis são recuperados é a remoção da proteína contaminada. Esta é a única razão pela qual o hidróxido de sódio é empregado no preparo da fibra bruta. Infelizmente, quando a proteína é removida, a maior parte da hemicelulose e lignina também é. Muitos procedimentos para determinação de lignina e parede celular utilizam proteases para degradar a proteína. Outra alternativa é empregar detergentes que formem complexos protéicos solúveis.

O método da fibra em detergente neutro utiliza detergentes aniônicos que formam complexos polianiônicos conhecidos por sais de sódio, os quais são solúveis em pH acima de 6. A interferência com íons de metais pesados ou com íons de metais alcalinos terrosos é prevenida com ácido etilenodiaminotetraacético (EDTA), quelando-os. A extração de forragens com solução neutra (pH 7) de lauril sulfato de sódio e EDTA permite a preparação de um resíduo fibroso que recupera a maioria dos componentes da parede celular: lignina, celulose e hemicelulose (Fig. 10.3, pág. 146). O resíduo contém também componentes menores da parede celular: algumas proteínas e nitrogênio ligado, minerais e cutícula. As pectinas são removidas, apesar de serem componentes da parede celular. A extração com detergente neutro é não hidrolítica e recupera a matriz insolúvel. A perda de pectina neste processo e sua relativa disponibilidade nutritiva são evidências da ausência de ligações covalentes com a matriz lignificada. Contaminantes comuns do resíduo de detergente neutro incluem amido, queratina animal e minerais do solo. O amido pode ser eliminado a partir do pré-tratamento ou tratamento concomitante com amilases (Van Soest *et al.*, 1991). A presença do amido dificulta a filtragem e aumenta o erro analítico. A melhoria da qualidade comercial das amilases resultou na amilase estabilizada com o calor que especificamente hidrolisa o amido a oligossacarídeos, em combinação com a uréia, e é capaz de atacar os amidos mais resistentes e insolúveis. Esta disponibilidade levou ao desenvolvimento de novos procedimentos para determinar o FDN e a fibra dietética total (Van Soest *et al.*, 1991). Proteínas animais indigestíveis insolúveis (queratina) ocorrem em alimentos que contêm produtos de origem animal e nas fezes pela ocorrência de pêlos e de epitélio. Essas queratinas podem ser eliminadas com o pré-tratamento feito com sulfito de sódio, que cliva as pontes dissulfido entre peptídeos e proteínas queratinosas solúveis. Infelizmente, o sulfito também ataca a lignina, reduzindo sua recuperação. Paredes celulares tratadas com sulfito mostram um aumento da digestibilidade *in vitro*. O sulfito não deve ser utilizado se a preparação da parede celular for de importância para os resultados. Os componentes minerais naturais são fracamente recuperados no resíduo de detergente neutro por causa da necessidade de quelação com os íons metálicos, quelação esta prevenida pelo uso de EDTA. Por outro lado, a maior parte da sílica mineral do solo é insolúvel em detergente neutro. Assim, a sílica insolúvel residual é uma estimativa da contaminação do solo. Outros minerais que são relativamente insolúveis em detergente neutro são ferro, alumínio e outros minerais que contêm alumínio como argila e terras raras.

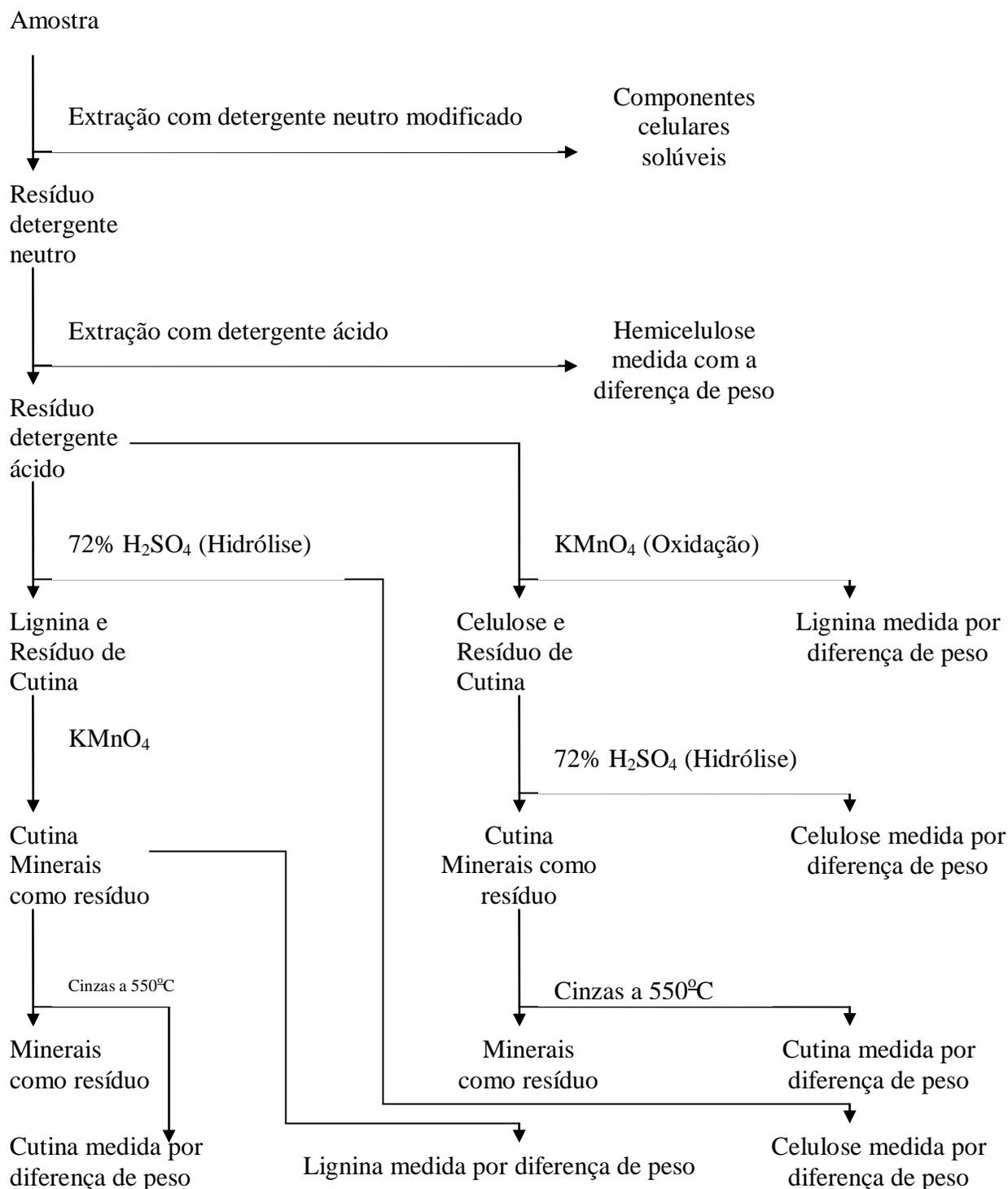
Um resíduo pobre em nitrogênio que recupera lignina e celulose pode ser preparado extraindo tecidos vegetais com soluções ácidas fortes de detergentes quaternários (Fig. 10.3, pág. 146). Este procedimento é essencialmente uma modificação da fibra ácida normal que tem bastante conteúdo nitrogenado. O resíduo neste caso não representa um resíduo fibroso que pode preencher a posição ideal de uma estimativa da fibra

dietética, entretanto é uma fração da parede celular utilizada na partição dos principais componentes da parede celular. Os componentes indigestíveis verdadeiros são recuperados no resíduo do detergente neutro; o detergente ácido divide este resíduo em frações solúvel e insolúvel em 1N de ácido. A fração solúvel ácida inclui hemiceluloses e proteínas de parede celular, enquanto o resíduo recupera lignina, celulose e pequenas frações de não carboidratos digestíveis. O detergente ácido tem a vantagem de remover substâncias que interferem com a estimativa de componentes refratários, assim o resíduo de FDA é utilizado para estimativas seqüenciais de lignina, cutina, celulose, nitrogênio indigestível e sílica. Contrariamente à extração com detergente neutro, a sílica é quantitativamente recuperada no resíduo de FDA. A FDA é amplamente utilizada como estimativa rápida da fibra alimentar, muitas vezes substituindo a FB. O uso da FDA para prever a digestibilidade, no entanto, tem fundamentação apenas estatística. É influenciada por associações ambientais descritas no Cap. 6. Para aumentar a eficiência dessa predição estão sendo feitas melhorias no método como a técnica da fibra detergente ácido modificada (FDAM) desenvolvida por Clancy e Wilson (1966).

A FDAM utiliza a padronização das amostras de forragens submetendo-as a secagem em altas temperaturas. Neste caso, entretanto, não são causados danos à forragem pelo aquecimento da preparação da amostra. O estudo descobriu que a fervura prolongada com ácido de alta concentração reduz as ligações do nitrogênio e aumenta a associação da fibra com a digestibilidade animal. O primeiro passo, portanto, é a secagem a 95°C. Este procedimento, todavia, impede o uso da FDAM para medições de proteína indisponível e de proteína quebrada pelo calor, umas das principais aplicações da FDA. **A combinação interativa entre a FDA e o NIDA melhora as estimativas de digestibilidades de silagens e feno (Yu e Thomas, 1976).** Nestes casos, o NIDA pode ser substituído pelo valor da lignina com o qual tem alta correlação.

*Análises seqüenciais* → O detergente neutro dissolve a pectina e a sílica opalina, enquanto o detergente ácido recupera a sílica e dissolve alguns complexos de proteínas com o tanino. A galactouronana precipita-se na FDA como um sal detergente quaternário. Os resíduos de detergente ácido apresentam menos proteína que os resíduos de detergente neutro, entretanto, recuperam a sílica sem perdas. A influência destes efeitos sobre as estimativas de hemicelulose é demonstrada na Tabela 10.4 (pág. 147).

#### 10.4. Fluxograma para análises seqüenciais de fibra (Robertson e Van Soest, 1981)



Alguns dos erros analíticos são corrigidos estatisticamente. Bailey e Ulyatt (1970) recomendaram que a extração com detergente neutro preceda a extração com detergente ácido no intuito de purificar a fibra detergente ácido. A pré-extração eliminará a interferência por pectinas, taninos e sílica. Além disso, o conteúdo de sílica da FDA menos o conteúdo da FDN pode ser utilizado para estimar a sílica opalina solúvel. Subtrair a FDN da FDA superestima a hemicelulose nas gramíneas por figurar as medidas de seus açúcares constituintes (Theander e Westerlund, 1993). O conteúdo de tanino pode ser estimado medindo-se a lignina

de modo seqüencial duplo. Entretanto, taninos em amostras de plantas secas não podem ser separados da lignina e, assim, as medições de lignina bruta conterão o erro da inclusão dos taninos. Estes problemas demonstram bem a dificuldade de se formular um procedimento laboratorial que atenda às exigências de fracionamento dos constituintes dos alimentos. Por exemplo, o tratamento seqüencial remove a interferência da pectina, mas sacrifica a determinação da sílica biogênica total.

#### 4. Sistemas alternativos de fracionamento alimentar

O sistema detergente de análise não é o único que visa dividir os componentes alimentares de acordo com critérios nutricionais. Outros sistemas, menos realísticos, o antecederam, tais como os sistemas descritos por Paloheimo (1953), procedimento modificado de Harwood (Gaillard, 1958) e as metodologias de Waite e Gorrod (1959) e Southgate (1969) aplicadas para alimentos humanos. Mais recentemente, alguns métodos têm sido aperfeiçoados no intuito de determinar os açúcares das paredes celulares vegetais (Áman, 1993). A vantagem relativa de cada estratégia de análise forrageira depende da sua intenção de uso e aplicação. Gaillard (1962) demonstrou a completa disponibilidade da pectina, a complexidade da digestibilidade da pentose e a falta de uniformidade dos componentes lignificados da parede celular vegetal. Este estudo clássico demonstrou a futilidade das análises de componentes brutos. Segundo este autor, análises totais dos alimentos não têm sentido para a determinação da glicose líquida, a menos que o polímero seja específico; amido e celulose apresentam diferentes implicações nutricionais. Para as pentoses, a arabinose é mais disponível que a xilose nas mesmas frações (Tab. 10.5, pág. 148). A xilose na celulose bruta é menos digestível que a xilose extraída da fração hemicelulósica. Estas observações dão base às críticas de que a FDA contém pentosanas residuais, já que estas pentosanas residuais são menos disponíveis que as extraíveis, contribuindo, portanto, para a correlação da FDA com a indigestibilidade (Gaillard, 1962; Bittner e Street, 1983).

As análises para determinação de açúcares trazem informações básicas, mas a qualidade dos passos preparatórios precisa ser melhorada. Com o advento das celulases e hemicelulases comerciais de boa qualidade, bem como de organismos ruminais e pectinases, esta situação pode vir a ser melhorada proporcionando um novo direcionamento às pesquisas de parede celular vegetal. A cromatografia gasosa líquida também aliviou o problema dos limites de tempo (Englyst e Hudson, 1987). A vantagem das análises de componentes é que os carboidratos estruturais são determinados diretamente, antes da composição em açúcares ser determinada, o que é valioso para a melhoria dos conhecimentos sobre a composição inerente e variabilidade das frações celulósicas e hemicelulósicas. O sistema detergente não determina a composição em açúcares, o que diminui a sua utilidade. Por outro lado, sistemas híbridos estão sendo desenvolvidos na intenção de ligar o sistema detergente com o fracionamento de componentes (Bailey *et al.*, 1978). Novos métodos buscam suavizar os meios de extração da parede celular utilizando a degradação enzimática, evitando quebras de ligações que ocorrem quando se utiliza extração alcalina ou ácida fortes que inevitavelmente resultam na produção de artefatos.

Muitos métodos de isolamento de polissacarídeos específicos baseiam-se unicamente em suas características de solubilidade. Os métodos que estimam as quantidades destes materiais são tidos como definitivos, onde o material obtido é essencialmente definido pelo procedimento e condições experimentais. Mais uma vez incidem os problemas de especificidade dos métodos e a interferência de componentes indesejáveis. Amido, pectina e hemiceluloses podem ser de difícil isolamento por causa de suas características semelhantes de solubilidade. Determinações acuradas exigem enzimas específicas e talvez análises de composição em açúcares. As hemiceluloses e as pectinas são difíceis de serem trabalhadas devido ao fato de serem menos definidas que o amido. A tendência de considerar a hemicelulose líquida como pentosana e a pectina como ácido poliurônico (galacturonana) é uma simplificação que induz a grandes erros quando os métodos baseados nestes princípios são aplicados. As pentoses existem tanto nas pectinas quanto

nas hemiceluloses e também no RNA como ribose. Assim, medir a pentosana total pode sobreestimar a hemicelulose e a sua digestibilidade, uma vez que as pectinas e a ribose não são lignificadas e são altamente digestíveis. Em culturas ruminais, a síntese de RNA pode confundir a mensuração da hemicelulose baseada na pentose. Este problema pode ser desfeito se a ribose for separada da xilose e arabinose. Além de tudo isso, a hemicelulose é susceptível a alterações e danos. Por esta razão, as análises de parede celular são mais bem aplicadas em preparações frescas do que em resíduos de análises de carboidratos não estruturais. O cozimento e o aquecimento fazem com que a proteína torne-se refratária a extração enzimática, e as proteínas e os aminoácidos catalisam a destruição de açúcares, entre os quais as pentoses são as mais sensíveis (Seção 11.7).

Sistemas convencionais de fracionamento de carboidratos forrageiros envolvem a extração preliminar de lipídios dos tecidos secos (éter, clorofórmio ou álcool-benzeno), seguida de extrações sequenciais de carboidratos baseando-se na solubilidade. As desvantagens da extração preliminar estão na perda de açúcares simples no solvente e os potenciais danos aos resíduos ocasionados pelo aquecimento. Muitos métodos antigos empregavam o aquecimento para gelatinizar o amido e solubilizar a pectina, desnaturando assim a proteína e depois empregando métodos ineficientes para tratar esta nova proteína refratária e sua obstinada contaminação dos resíduos subseqüentes. A extração com água quente remove os carboidratos solúveis restantes, excluindo a maior parte da pectina e do amido, que requerem passos separados para sua divisão. A extração do amido com reagentes ácidos ou amilases impuras resultam em perdas de pectinas e de hemiceluloses. A determinação do amido requer um ensaio específico de glicose. A glicose oxidase ou GLC pode ser utilizada para este propósito; entretanto, todo o amido deve ser reduzido a glicose para que este método seja efetivo.

A deproteinização é requerida em qualquer medida realística da fibra dietética e pode ser parcialmente acoplada ao detergente neutro ou proteases. A remoção completa da proteína não é possível, já que uma fração permanece que é provavelmente verdadeiramente indigestível. Esta fração é de aproximadamente 7% do N forrageiro e é maior em alimentos que passaram por algum tipo de aquecimento. As proteases neutras podem ser mais desejáveis que a pepsina ácida, porque a proteína disponível é mais exaustivamente extraída sem perigo de hidrólise das ligações glicosídicas mais ácido-lábeis. Por outro lado, a pepsina ácida mimetiza mais as seqüências e efeitos da digestão em animais não ruminantes. A remoção das proteínas extraíveis precederia qualquer passo que envolva o calor. Todos os preparos de parede celular forrageira contêm nitrogênio residual; uma porção deste é proteína disponível, e o restante é uma fração não disponível associada com a lignina bruta.

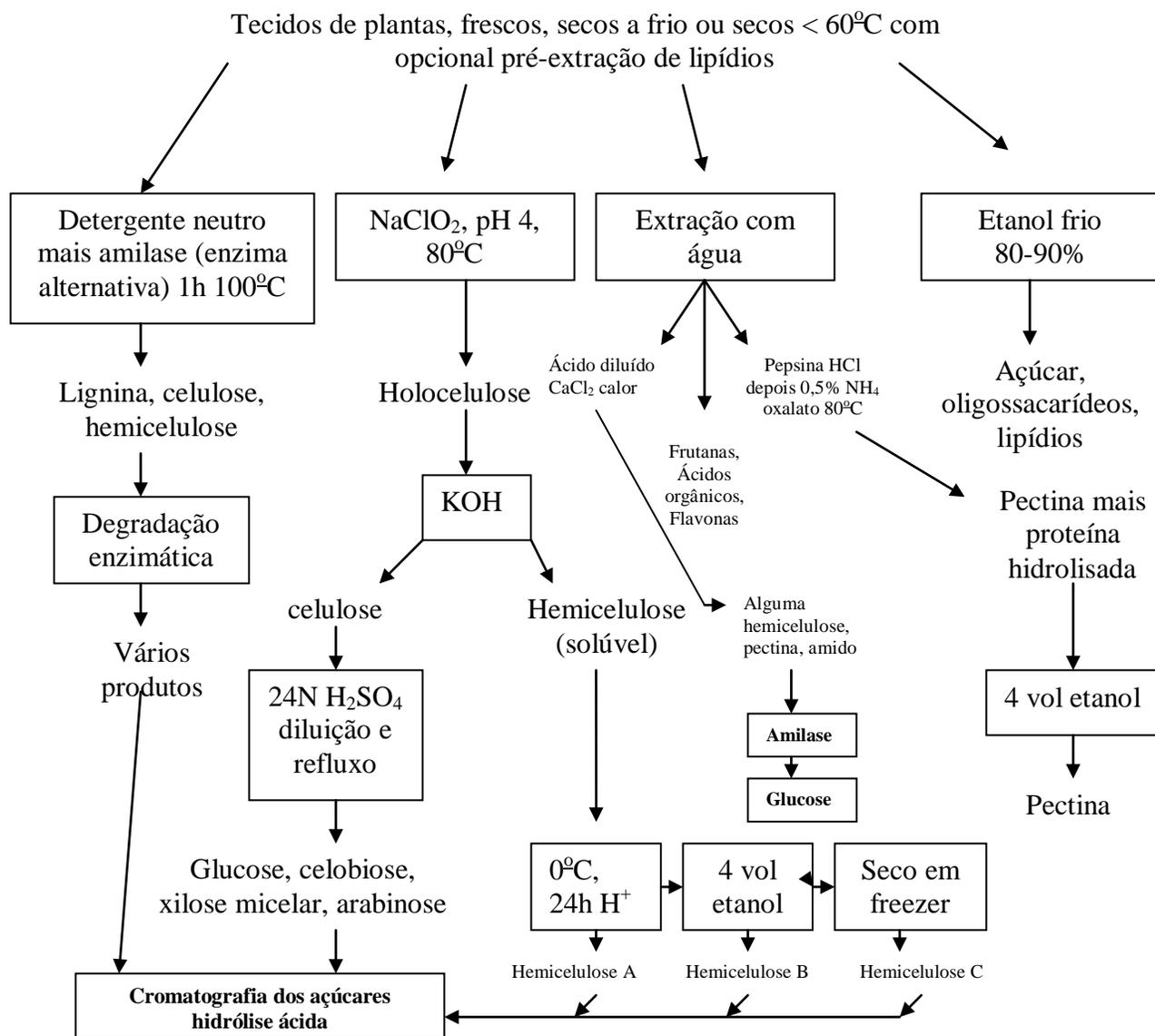
Para o isolamento da pectina trabalha-se com agentes quelantes em solução neutra para remover o cálcio e converter o pectato em forma solúvel em água. Infelizmente, isto resulta em algumas alterações e quebra de ligações da pectina. Pectinas menos solúveis sempre são isoladas com alguma alteração (Bucher, 1984). Algumas pectinas (no repolho e couve, por exemplo) possuem significativa solubilidade em água fria sem qualquer pré-tratamento, enquanto as pectinas da alfafa requerem agentes quelantes e aquecimento. O principal agente quelante é o fosfato. Nos esquemas gerais, o conhecimento das peculiaridades de cada planta é imprescindível. O detergente neutro quente dissolve a maior parte das pectinas, resultando em um resíduo da parede celular de hemicelulose, celulose e lignina. Isto pode ser uma vantagem ou uma desvantagem, dependendo do objetivo. O fato de que as pectinas podem ser removidas sem clivagem hidrolítica em pH 7, indica que elas não são interligadas com a matriz da parede celular. Isto concorda com a completa disponibilidade da proteína para a fermentação, demonstrando estar livre dos efeitos da lignificação.

A partição da hemicelulose tradicionalmente realiza-se com extração alcalina, que cliva todas as ligações ésteres e provavelmente algumas ligações glicosídicas (particularmente  $\beta$  1-3). A lignina também é amplamente dissolvida neste procedimento, e o carboidrato é dividido de acordo com a solubilidade em ácido fraco e álcool (Fig. 10.5, pág. 150). A celulose é definida como o resíduo de carboidrato que permanece insolúvel depois do tratamento com álcalis fortes. Este resíduo ainda contém alguma arabinose e xilose, que exhibe menores digestibilidades que a celulose verdadeira (Tab. 10.5, pág. 148), sendo a digestibilidade da arabinose maior que a da xilose em todas as frações. Já que estes dois açúcares podem ser uma parte dos

mesmos polímeros de arabinosilanas, as diferentes digestibilidades podem envolver ligações fracas de arabinose, uma associação bem próxima da xilose com a lignina, ou ambas. As xiloglucanas associadas com a celulose são também quase insolúveis e poderiam ser parte da última fração.

A extração da parede celular por métodos químicos para obter frações de carboidratos relevantes quanto à qualidade nutricional ainda é um problema não resolvido. A partição da hemicelulose e da celulose é falha quanto ao propósito de interpretar a composição em açúcares em relação à digestibilidade de polissacarídeos estruturais.

Figura 10.5. Algumas seqüências comuns de separação e fracionamento de carboidratos



## 5. Propriedades físicas da fibra

A qualidade dos alimentos e das forragens é enormemente afetada por atributos físicos que podem não ser em tudo associados com as frações químicas ou com as análises químicas. Estas propriedades incluem densidade física, capacidade de hidratação, trocas de cátions e taxa de fermentação.

A densidade física, ou a concentração de energia e de nutrientes digestíveis por unidade de volume, está relacionada com a composição da planta no momento do corte, mas pode ser enormemente alterada pelo processamento. A maturação das paredes celulares vegetais envolve o espessamento das camadas secundárias com a concomitante lignificação. O tamanho da célula é fixado em um estágio inicial, e o espessamento da parede ocorre às custas do espaço intracelular. Isto resulta no aumento da densidade da parede com a maturidade fisiológica (Fig. 10.6, pág. 150). As células de plantas jovens apresentam mais alto conteúdo de água. Este conteúdo declina com a maturação. Efeitos nutricionais atribuídos ao conteúdo de água podem ser consequência do volume celular, que deve conter toda a água da planta viva. Se o volume da parede celular jovem é alto, as células jovens também são mais digestíveis e mais facilmente ruminadas. Entretanto, as paredes celulares de plantas jovens são consumidas na mesma quantidade que as de forragens maduras. O volume é menos relacionado com o consumo voluntário que o conteúdo de parede celular. Isto pode refletir tanto um fator de digestibilidade quanto um fator de ruminação. O fator ruminação parece mais provável, baseando-se nos estudos de ruminação. Possivelmente a mais alta digestibilidade e a mais fácil fragmentação compensam o aumento no volume bruto. O volume físico de uma planta é a propriedade das estruturas que combinam os conteúdos celulares. Se o material solúvel e o conteúdo celular são removidos, a estrutura da parede celular oca permanece cheia com gás ou água. Conseqüentemente, a densidade absoluta da estrutura da parede celular pode ser de pouca significância. Ao invés disso, seu volume bruto e a capacidade de hidratação determinam seu volume efetivo no rúmen (Hooper e Welch, 1985). Miller *et al.* (1984) desenvolveram um procedimento para medir células rompidas em forragens maceradas. Paredes celulares de forragens isoladas possuem um volume similar a um peso equivalente de forragem inteira de mesmo tamanho de partícula. A parede celular peso por si só pesa pouco e pode nem armazenar tão bem (Fig. 10.7, pág 151). A remoção da lignina e da hemicelulose deixa o volume estrutural da estrutura celular intacto, tanto que mesmo removendo 70% do peso da forragem, ainda assim o volume não diminui. Fragmentar a fibra por moagem, peletização ou ruminação traz incrementos para a densidade efetiva, por causa do colapso da estrutura celular. O efeito desse colapso é comparável à demolição de um edifício: a remoção da mobília não altera o volume do prédio. Essa alteração somente ocorre quando a bola de demolição choca-se com a estrutura e então o volume efetivamente diminui.

Os animais ruminam proporcionalmente ao conteúdo de parede celular da dieta. Cominuição é a redução física das partículas em tamanho e volume. A cominuição da parede celular pela ruminação é uma importante ajuda na digestão e passagem de material pelo rúmen; a ruminação é enormemente diminuída nos animais que recebem dietas picadas ou peletizadas. A mastigação é provavelmente a principal força na redução do tamanho das partículas de materiais lignificados que têm ligação cruzada; entretanto, a digestão microbiana pode contribuir para a quebra dos tecidos não lignificados que ficam fora da degradação. As propriedades físicas e de moagem da parede celular são enormemente influenciadas por sua composição química. A celulose, que tem cadeia linear longa, é flexível. A lignina, um polímero plástico tridimensional, é rígida e inflexível. Os tecidos dos troncos de árvores com uma baixa proporção lignina:celulose dobram mais do que quebram, ao passo que os tecidos com alta proporção lignina:celulose tendem a quebrar mais do que dobrar. Conseqüentemente, as gramíneas menos lignificadas, após a moagem, apresentam-se com partículas longas, finas e fibrosas, enquanto os fragmentos de alfafa mais lignificada são pequenos e largos. A lignificação aumenta a força requerida para o corte das fibras. Na moagem, a lignina seletivamente distribui-se entre as partículas maiores (Fig. 10.8, pág. 152); entretanto, isto não ocorre no processo de ruminação. O tamanho das partículas não é medido como uma característica forrageira provavelmente em função do trabalho envolvido em medi-lo. Essa medição pode ser feita de duas maneiras: peneiramento do material seco ou filtragem de suspensões úmidas através de telas calibradas arranjadas de modo a apresentar a redução dos poros. A filtragem úmida sorteia as partículas conforme o comprimento, enquanto o método seco sorteia de acordo com o diâmetro de seção cruzada. Ambas as características são importantes na

classificação das fibras. Como o rúmen é um sistema úmido, os métodos úmidos de separação de partículas dos alimentos e conteúdos ruminais têm sido mais desejáveis. Embeber o alimento com água vai dissolver o material solúvel; entretanto, para a alimentação de ruminantes é mais relevante medir o material fibroso insolúvel. A Tab. 10.6 (pág. 152) compara os tamanhos de partículas determinados por filtragem seca e úmida. As leguminosas são cortadas em partículas pequenas, enquanto as partículas de gramíneas têm a forma de agulhas. O método seco apresenta problemas com a carga eletrostática nas partículas que resulta em agregações, particularmente nas partículas menores. O tamanho amostral deve ser pequeno e a proporção do tamanho amostral em relação à área da tela deve ser controlada. A expressão do tamanho da partícula como um simples valor numérico oferece problemas especiais. A distribuição da matéria seca em função da classificação feita pelo tamanho da tela é logarítmica, não linear dando uma média aritmética que privilegia os baixos valores. O tratamento estatístico requer a conversão do logaritmo do tamanho da partícula e o cálculo da média logarítmica do tamanho da partícula. O desvio padrão é amplo dentro da amostra. A uniformidade logarítmica pode ser testada plotando o peso cumulativo que é menor que o tamanho declarado contra o log do tamanho. Uma linha reta surge caso haja uniformidade. Problema pode existir caso aconteça uma sobreposição de duas populações de partículas. Isto seria evidente pela inflexão ou falta de linearidade em cada plotagem. Uma alternativa é normalizar os dados por meio de uma distribuição gama, que cria uma estatística padronizada (Allen *et al.*, 1984). A distribuição gama, entretanto, pode desviar os resultados da realidade mecanicista, não resolvendo as questões de relações físicas. Um sistema antigo e simples para expressar o tamanho da partícula é o módulo de fineza (American Society of Agricultural Engineers, 1961), em que o problema da distribuição logarítmica é resolvido utilizando peneiras padrões que formam séries logarítmicas aproximadas. O módulo é expresso numericamente como o tamanho médio da peneira, que apesar de não se relacionar com o tamanho, não tem unidades dimensionais. Este sistema, entretanto, é arbitrário e menos satisfatório em detectar populações de partículas não uniformes.

A hidratação é a habilidade das partículas alimentares em adsorver e reter água, íons e outras substâncias solúveis. As frações dietéticas que contribuem com a hidratação formam géis ou são insolúveis e têm baixas taxas de digestão pela maior persistência no trato digestivo, além de seus efeitos serem exercidos por algum tempo. A parede celular é quem mais contribui com a hidratação em virtude de terem as mais baixas taxas de digestão e por conterem componentes indigestíveis que inclusive saem nas fezes. O tamanho da partícula é inversamente proporcional à área superficial por unidade de peso, entretanto, a redução no tamanho da partícula alimentar reduz o espaço celular interno nas paredes celulares. A alteração na capacidade de hidratação causada pela moagem e pela ruminação envolve a interação do aumento da área superficial e a diminuição do espaço intracelular. A moagem destrói o espaço interno celular que é um importante influenciador do volume bruto e da capacidade de hidratação. A habilidade da superfície de um sólido de reter água depende do grupo químico que a constitui. Os grupos álcoois presentes na celulose apresentam pontes de hidrogênio que diminuem a capacidade de adsorção de água. Em contrapartida, a presença de grupos carboxil livres, grupos amino ou outras substâncias hidrofílicas aumenta a capacidade de hidratação e as trocas de íons (Tabela 10.7, pág. 154). A lignina bruta e a pectina parecem desempenhar um importante papel nas ligações de ácidos biliares e gorduras. O componente Maillard pode ter particular importância na ligação dos lipídios já que o mesmo é rico em nitrogênio e, por isso, pode proporcionar a capacidade de trocas aniônicas. As proteínas formam complexos lipofílicos bem conhecidos com ácidos graxos e detergentes onde as terminações hidrofóbicas das moléculas de ácidos graxos são orientadas em direção às estruturas peptídica e hidrofílica ou a grupos iônicos das extremidades (Tab. 10.7). Quando as proteínas formam complexos com detergentes iônicos sua solubilidade aumenta, uma característica que é a base para o sistema detergente de fracionamento forrageiro. A habilidade do amido em formar complexos com lipídios está relacionada com sua configuração helicoidal em virtude dos ácidos graxos preencherem o centro da espiral. A pectina promove a perda de ácidos biliares e de colesterol nas fezes, mas os mecanismos não são bem entendidos.

A capacidade de troca de cátions das paredes celulares é implicada como um possível fator que afeta a disponibilidade de Zn, Fe e Cu para não ruminantes. Este aspecto de qualidade da fibra é ignorado para

ruminantes, apesar das propriedades das fibras de troca serem de considerável importância para o tamponamento do rúmen e do trato digestivo inferior. A evidência disto é indireta e envolve efeitos benéficos gerais de tampões alimentares para ruminantes em dietas com pouca fibra. O bicarbonato de sódio e sais similares são efêmeros, uma vez que quando o  $\text{CO}_2$  é expandido, sua capacidade tamponante é dissipada. Outros tamponantes (argilas e bentonitas contêm ânions insolúveis e não degradáveis) podem ser mais efetivos porque não servem exclusivamente ao rúmen, mas também ao trato digestivo inferior exercendo ali também suas capacidades tamponantes e de troca, já que se recarregam quando o pH aumenta. A mesma coisa ocorre com a fibra lignificada quando passa ao trato inferior. A absorção de íons minerais envolve substituição por íons hidrogeno (Fig. 10.11, pág. 155). As capacidades de troca de cátions de algumas forrageiras são expostas na Tab. 10.8 (pág. 154). O valor da celulose purificada é muito baixo e a fibra das gramíneas é menor que a das leguminosas. Paredes celulares com silício têm altas capacidades de troca de cátions que resistem à digestão celulolítica. A troca de cátions é substancial na fração indigestível. A lignina e outros polifenólicos são os mais importantes para a troca de cátions (Tab. 10.9, pág. 154). A afinidade por troca de cátions é maior para metais pesados e menor para metais alcalinos. Íons de maior afinidade substituem aqueles de menor afinidade. A afinidade aumenta com a valência e com o peso atômico. Os fatores que afetam a afinidade são essencialmente aqueles que controlam a adsorção de íons para colóides do solo (McConnell *et al.*, 1974). Dos macro elementos, Ca, Mg e em menor extensão o K constituem os principais íons utilizados nas trocas. A troca de íons em polissacarídeos não iônicos puros (celulose e amido) é essencialmente zero diferentemente daquela que ocorre nas paredes celulares intactas, que varia enormemente. **Os componentes que contribuem para essas trocas são provavelmente a lignina, a pectina e em menor extensão a hemicelulose, que contém grupos funcionais exigidos.**

## Capítulo 11 – Carboidratos

Os carboidratos são os principais repositores de energia fotossintética nas plantas. Constituem de 50-80% da matéria seca de forragens e cereais. As características nutritivas dependem de seus açúcares componentes e das ligações com lignina polifenólica e outros fatores físico-químicos. Os carboidratos vegetais contêm açúcares e ligações não encontradas nos sistemas digestivos dos animais e é em função disso que há o requerimento digestivo de alguns deles. A disponibilidade nutricional depende da habilidade do animal em clivar as ligações glicosídicas dos carboidratos vegetais e entre os carboidratos e outras substâncias. A química nutricional dos carboidratos é, portanto, uma descrição da degradação de carboidratos estruturais e não estruturais e dos fatores que influenciam sua disponibilidade para os animais e para a digestão microbiana.

### 1. Açúcares e ligações

A maior parte dos açúcares vegetais são combinados através de ligações glicosídicas como os dissacarídeos, oligossacarídeos e polissacarídeos, além de compostos que não são carboidratos e que também se ligam. Um *glicosídeo* é qualquer composto que tem uma ligação hemiacetal entre dois açúcares ou entre um açúcar e um componente que não é um carboidrato. Os radicais não carboidratos são chamados *agliconas* e podem incluir fenóis, lipídios, alcalóides, ácidos nucléicos e peptídeos. Os glicosídeos de baixo peso molecular formados de açúcares e fenóis são conhecidos como terpenóides ou alcalóides sendo de interesse na nutrição não por seu conteúdo em carboidratos, mas pelo seu potencial de toxicidade (Cap. 13). As formas mais estáveis de açúcares são os hemiacetais cíclicos de 5 (furanose) e 6 carbonos (piranose) (Fig. 11.1, pág. 157). Os comentários da Fig. 11.1 dizem que somente a glicose e a frutose são encontradas em significativas quantidades na forma livre. Os ácidos glicurônico e galacturônico são importantes na hemicelulose e na pectina, respectivamente, e têm a mesma configuração de seus parentes açúcares. A projeção das formas cíclicas está de acordo com a convenção de Haworth, entretanto, não revelam a real geometria cíclica. A apresentação espacial exibe uma geometria molecular tridimensional em um plano de 60°C com o plano da página. As linhas mais fortes indicam o lado mais próximo. Os anéis furanosídicos têm a forma de “envelope” em que os carbonos 1, 2, 3 e 4 formam um plano, enquanto o oxigênio na parte de trás inclina-se para baixo na página. Pequenas quantidades de formas aldeídicas (cadeia aberta) existem em equilíbrio em solução. Esse equilíbrio é evidenciado pela habilidade em reduzir agentes oxidantes como o Cu e a Ag.

Frutose, arabinose e ribose invariavelmente ocorrem como furanosídeos em ligações glicosídicas. Nem todos os açúcares de 5 carbonos são furanosídicos e nem todos os açúcares de 6 carbonos são piranosídicos. A frutose é um açúcar furanosídico de 6 carbonos e a xilose é um açúcar piranosídico de 5 carbonos. A forma cíclica é favorecida pelo máximo posicionamento equatorial que favorece a estabilidade (Fig. 11.2, pág. 156). A ligação furanosídica é consideravelmente mais frágil que a da piranose. Isto faz com que os furanosídeos sejam hidrolisados por ácidos fracos, sendo os furanosídeos, sítios frágeis dentro dos polissacarídeos que os possuem.

A formação de um círculo a partir do primeiro carbono (segundo no caso da frutose) forma um novo centro assimétrico, o hidroxil resultante é marcado como  $\alpha$  ou  $\beta$ . A conformação de um ciclo piranosídico não é plana, mas em forma de “cadeira” (Fig. 11.2, pág. 157). Os grupos substitutos que projetam no plano do ciclo são denominados *equatoriais* e aqueles que se projetam para fora do plano são denominados *axiais*. Os efeitos estéricos dos grupos axiais tendem a reduzir a estabilidade molecular de suas formas da mesma maneira que a conformação equatorial também é favorecida. Todos os grupos substitutos na  $\beta$ -glicose são

equatoriais, o mesmo acontecendo para a  $\beta$ -xilose, entretanto todos os outros carboidratos e todas as formas  $\alpha$  contêm um ou mais grupos axiais que projetam-se para fora do plano do ciclo. A  $\beta$ -glicose é mais estável que a  $\alpha$ -glicose. Isso é demonstrado pelo equilíbrio mutante da glicose em solução aquosa favorecendo a forma  $\beta$  em uma proporção de 2:1. As formas piranose assim como a frutose resultam em dois ou mais grupos axiais o que lhes confere instabilidade. Todas as ocorrências naturais da frutose em seus respectivos oligômeros e polímeros são exclusivamente furanosídicas. O ciclo de 5 membros é mais plano que o piranosídico e é conhecido como a forma “envelope” por causa do oxigênio do ciclo encontrar-se ligeiramente abaixo do plano dos 4 carbonos. Açúcares glicosidicamente ligados em configuração furanosídica são mais sensíveis aos ácidos e a outros efeitos destrutivos, incluindo os resultantes de aquecimento excessivo da reação de Maillard.

A estabilidade das grandes moléculas implica em maiores custos energéticos (ativação) para clivagem ou degradação, além de ser um fator negativo à disponibilidade de nutrientes. A relevância deste conceito pode ser vista nas propriedades contrastantes do amido ( $\alpha$  1-4 glucano) e da celulose ( $\beta$  1-4 glucano), que são isômeros. O amido ocorre nos seres vivos como reserva de carboidratos, enquanto a celulose é um elemento estrutural irre recuperável pela planta como fonte energética. A refratariedade da celulose não é inteiramente explicada pela ligação  $\beta$  1-4, mesmo sendo ela mais estável que a  $\alpha$  1-4. Essa característica da celulose depende mais do grau de associação intermolecular e da conformação da macromolécula. A força das associações intermoleculares assim como das pontes de hidrogênio é inversamente proporcional à distância molecular. Portanto, a regulação biológica da forma molecular é extremamente importante em todas as classes de substâncias. A ramificação nos polissacarídeos tende a diminuir sua cristalinidade e aumentar a solubilidade por causa das maiores distâncias entre moléculas ramificadas. Ilustram bem esse caso, a conformação estendida e reta da celulose contrastante com a forma enrolada da amilose. A solubilidade geralmente diminui com o aumento do tamanho molecular e é aumentada pelos grupos hidrofílicos ou potencialmente ionizáveis. A supressão da ionização no ácido péctico pela adição do mineral ácido, por exemplo, diminui sua solubilidade. Enquanto a ramificação da estrutura molecular aumenta a solubilidade, as ligações cruzadas entre cadeias a diminuem. A presença de ésteres tanto como grupos acetil ou metil diminui a característica hidrofílica da molécula e em consequência, sua solubilidade. Os tratamentos ácidos ou alcalinos prontamente removem grupos ésteres e aumentam a solubilidade das moléculas ácidas expostas.

A bioquímica das substâncias orgânicas nas plantas forrageiras pode ser vista sob dois aspectos: a fisiologia da planta enfatiza a biossíntese e a dos nutricionistas enfatiza a biodegradação. Do ponto de vista da fisiologia vegetal, os carboidratos podem ser classificados em três distintas categorias: (a) açúcares simples e seus conjugados ativos no metabolismo intermediário das plantas; (b) compostos de reserva ou armazenamento (amido, sacarose e frutanas); e (c) polissacarídeos estruturais, principalmente pectinas, hemiceluloses e celulose que são geralmente irre recuperáveis (Tabelas 11.1 e 11.2, pág. 158). As plantas possuem enzimas tanto para a síntese quanto para a degradação de compostos que elas utilizam no metabolismo ou armazenamento. A degradação dos polissacarídeos estruturais, entretanto, é função da atividade microbiana e fúngica. As enzimas que sintetizam os carboidratos estruturais são impedidas de degradá-los por causa do complexo intermolecular com pontes de hidrogênio e ligações cruzadas. A classificação acima divide essencialmente os carboidratos vegetais naqueles disponíveis ao metabolismo e aos componentes estruturais. Do ponto de vista funcional, o conteúdo de celulose é mais constante entre as plantas que qualquer outro carboidrato. A fibra celulósica combina-se em proporções variáveis com a lignina e com carboidratos não celulósicos. Um mínimo de celulose é essencial para a própria construção das paredes celulares. Assim, não é surpresa que o conteúdo de celulose do repolho não difira tanto do conteúdo das árvores.

Por outro lado, a composição dos polissacarídeos de reserva difere enormemente entre as espécies vegetais e em alguns casos até mesmo entre partes do mesmo vegetal. Em gramíneas temperadas o amido ocorre somente nas sementes e as frutanas são a forma de armazenagem nas folhas e caules. As gramíneas tropicais e todas as leguminosas, por sua vez, armazenam amido nas folhas e caules. As frutanas são também características de determinadas plantas tuberosas. Em adição, o conteúdo de pectina das leguminosas é muito

maior que o das gramíneas. As gramíneas apresentam níveis tão baixos de pectinas que são muitas vezes ignorados nas análises. Os carboidratos que servem como reservas energéticas nas plantas são classificados como carboidratos não estruturais totais (Smith, 1973). Este termo inclui amido insolúvel, galactanas, carboidratos solúveis em água, sacarose, oligossacarídeos e frutanas, e é uma expressão que tem mais significado para as plantas do que para os animais, em virtude destes últimos não possuírem enzimas digestivas capazes de degradar as galactanas e certos oligossacarídeos. A Tab. 11.3 (pág. 159) dá um sumário geral dos carboidratos que os animais podem digerir. As enzimas digestivas animais podem hidrolisar ligações  $\alpha$  1-4 e  $\alpha$  1-6 no amido, entretanto não podem hidrolisar as ligações  $\alpha$  1-4 das pectinas e galactanas. A ligação glicose-galactose na lactose é  $\beta$  1-4, que é hidrolisada pela lactase. O quarto hidroxil na galactose é axial, entretanto, com destacada diferença na configuração da lactose em comparação com a da celobiose.

A facilidade com que os ácidos agem, e provavelmente todas as enzimas que hidrolisam polissacarídeos, são influenciados por diversos fatores. A natureza das ligações glicosídicas, as forças intermoleculares e ligações entre cadeias, o tamanho molecular e a afinidade com o meio são de grande importância. A susceptibilidade dos polissacarídeos à hidrólise ácida é descrita na Tab. 11.4 (pág. 159). Os polímeros que envolvem cadeias de açúcares furanosídicos são tão susceptíveis a hidrólise por ácidos muito mais fracos quanto os polissacarídeos que contêm grupos susceptíveis que são difíceis de isolar sem alterar, em algum grau, a degradação dos mesmos. Nestes polímeros é possível que clivagens não enzimáticas ocorram durante a digestão gástrica. Os polímeros piranosídicos são muito mais resistentes à hidrólise ácida. Os polímeros de amido e as xilanas são comparáveis em sua susceptibilidade à hidrólise, entretanto, a celulose é mais resistente e os poliuronídeos são ainda mais. Somente os minerais ácidos muito fortes são capazes de dissolver a celulose. A hidrólise das celulodextrinas dissolvidas é ainda mais lenta que aquela dos oligômeros comparáveis do amido e xilana (Southgate, 1976a). Como esses três polímeros apresentam ligações 1-4, a resistência da celulose deve ser atribuída em parte à conformação seguida pela ligação  $\beta$  1-4.

As diferenças entre amido e celulose podem ser consideradas como conseqüências das ligações glicosídicas. Na maltose (Fig. 11.3, pág. 160), o ângulo da ligação anomérica não permite que o segundo grupo piranosídico fique no mesmo plano do primeiro, fazendo com que a molécula não adquira a conformação de um axis linear. Esta característica resulta no enovelamento da cadeia da amilose (Fig. 11.4, pág. 160). Na celulose os grupos glicosídicos alternados rotam em  $180^\circ$  com uma configuração *trans* (Fig. 11.5, pág. 161) e a molécula pode assumir uma conformação linear em que os respectivos anéis ocupam o mesmo plano. As pontes de hidrogênio entre o oxigênio cíclico e o terceiro hidroxil da piranose adjacente do ciclo resultam na forma estável da celulose. A celulose é solúvel em cuprietilendiamino como um complexo (pH > 13) e com hidrólise em 24 N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. A acetilação promove a solubilidade em solventes orgânicos. A introdução de um grupo metil ou carboximetil no carbono 6 ou aleatoriamente em outras posições promove a solubilidade em água. As conformações espaciais dos respectivos polímeros (Fig. 11.4 e 11.5, págs. 160 e 161) exibem diferenças entre polímeros  $\alpha$  e  $\beta$  ligados. As cadeias onde o carbono 6 da glicose está arranjada na forma *cis* resultam de ligações  $\alpha$ , enquanto a ligação  $\beta$  causa a configuração *trans* da celulose que é mais estável. A xilana ( $\beta$  1-4 xilopiranosídeo) é linear como a celulose; entretanto, as cadeias se retorcem no sentido contrário em um axis retorcido (Fig. 11.5, pág. 161). A resistência da celulose à solução e à hidrólise pode relacionar-se com o arranjo do carbono 6 e a ponte de hidrogênio em cadeia cruzada por meio do grupo álcool do carbono 6. As cadeias de celulose são relativamente lineares e altamente polimerizadas. A xilana é tão solúvel e hidrolizável quanto o amido, apesar da forma nativa ser insolúvel por causa da coligação com a lignina. As xilanas contêm ligações nas ramificações com a arabinose e o ácido glicurônico que são bastante solúveis.

Nos polímeros piranosídicos com ligações 1-4, as ramificações podem ocorrer nos sítios 1-2, 1-3 ou 1-6, diminuindo a facilidade da hidrólise ácida nesta ordem. A ligação 1-3 é instável a álcalis e sofre uma clivagem ( $\beta$  eliminação), resultando numa ligação insaturada na posição 2-3. A variação nos pontos de ramificação é característica das hemiceluloses. A solubilidade dos polímeros é influenciada por uma variedade de fatores. Geralmente, as formas ionizadas, como o ácido pécico, são solúveis a menos que eles formem sais insolúveis, como o pectato de cálcio. As forças competitivas formam pontes de hidrogênio entre

as cadeias e as moléculas de água do meio que são importantes aos polímeros não ionizáveis. Polímeros lineares, longos com associações intermoleculares fortes são menos solúveis; a ramificação aumenta a solubilidade. Conseqüentemente, as relativas ramificações das amilopectinas as tornam mais solúveis em água quente que as amiloses não ramificadas. As forças de ligação entre as moléculas são reforçadas por um aumento no grau de polimerização.

## 2. Carboidratos solúveis em água

Os carboidratos solúveis em água existentes nas forragens representam a parte mais rapidamente digestível dos carboidratos de armazenamento ou não estruturais das plantas. Os dois termos não são sinônimos porque *armazenamento* inclui amidos que são geralmente solúveis em água fria e não podem ser removidos inteiramente com água quente. O termo *carboidrato solúvel em água* geralmente relaciona-se com compostos solúveis em água fria ou em conteúdos gastrointestinais e incluem monossacarídeos, dissacarídeos, oligossacarídeos e alguns polissacarídeos (Tab. 11.5). Muitos dos açúcares livres foram detectados em forragens em pequenas quantidades, mas a maioria ocorre em concentrações suficientemente baixas para não serem importantes na nutrição. A sacarose, principal açúcar da seiva vegetal, serve como veículo primário para o transporte de energia e, em algumas plantas, para o armazenamento de energia. Muitas plantas convertem a sacarose em formas poliméricas de armazenamento. As gramíneas temperadas armazenam frutanas nas folhas e caules e amido nas sementes. Em contraste, as gramíneas tropicais e a maior parte das plantas de folhas largas armazenam apenas amido.

## 3. Frutanas

Existem dois tipos de frutanas: as levanas do tipo gramíneas com ligações  $\beta$  2-6 e as do tipo inulina características de compostos com ligações  $\beta$  2-1 (Fig. 11.6, pág. 162). As levanas das gramíneas são quase solúveis; as insulinas são menos solúveis comparativamente. Uma parte considerável dos polissacarídeos solúveis de alhos e cebolas consiste de frutanas, mas algumas ligações do tipo inulina ocorrem em gramíneas como um sistema de ramificações em cadeias de frutanas. As frutanas nas gramíneas são moléculas lineares que variam de acordo com o grau de polimerização. Todas são solúveis em água, apesar da solubilidade em misturas álcool-água diminuir com o comprimento da cadeia. O conteúdo de frutana é incrementado pela baixa temperatura ambiental.

O conteúdo de açúcares nas forragens, que é importante para sua palatabilidade e adequação como silagem, é marcadamente afetado por condições ambientais de crescimento. Alta intensidade luminosa e alta taxa fotossintética aumentam o conteúdo de açúcares e altas temperaturas promovem o aumento da taxa metabólica e a diminuição do conteúdo em açúcares. Conseqüentemente, marcadas variações diurnas no conteúdo de açúcares são percebidas em plantas vivas. A respiração em forragens cortadas e secas pode reduzir o conteúdo de açúcares substancialmente. Determinar os níveis fisiológicos dos açúcares em plantas requer amostragem e tratamento cuidadoso. As plantas podem ser coletadas e colocadas em nitrogênio líquido ou diretamente extraídas com 95% de etanol ou por rápido aquecimento a 100°C por um breve período seguido por 60°C podem ser satisfatórios. Aquecimentos prolongados em altas temperaturas promovem perdas de açúcares através da reação de Maillard.

Uma variedade de açúcares liga-se com glicosídeos e oligossacarídeos (Tab. 11.5, pág. 161). Alguns exemplos são a ribose no RNA e a desoxirribose no DNA. Ambas são totalmente hidrolisáveis e digestíveis no rúmen, apesar das porções agliconas, pois sendo fenólicas, podem resistir à degradação. Quantitativamente, os oligossacarídeos não são importantes fontes de energia, podendo ser responsáveis por

flatulências e diarreias em não ruminantes por conterem ligações não hidrolisáveis por enzimas animais e assim, passarem para o trato inferior por rápida fermentação. Bezerros jovens não produzem sacarase e a ingestão de sacarose pode levar a diarreia. A intolerância à lactose é um problema similar em humanos.

#### 4. Amido

É o mais importante carboidrato de reserva vegetal. Algumas vezes é classificado como solúvel por sua gelatinização e parcial solubilidade em água quente. Algumas formas de amido podem ser extraordinariamente insolúveis e resistentes. A solubilidade (não a hidrólise) é ajudada por ácidos fracos e reagentes chaotrópicos que desfazem pontes de hidrogênio. Exemplos de reagentes chaotrópicos são a uréia 8M, a guanidina tiocianato, soluções fortes de cloreto de cálcio e alguns outros sais. Dois tipos de polímeros ocorrem no amido: amilose linear, que consiste de cadeias  $\alpha$  1-4 glicopiranosídicas, e amilopectinas ramificadas. A ramificação ocorre no sexto carbono (ligação  $\alpha$ ) para formar cadeias laterais de unidades  $\alpha$  1-4. As proporções de amilose e amilopectinas variam nos cereais e podem ser controladas geneticamente (Theurer, 1986). O conteúdo de amilose do milho cresce com a maturidade. A qualidade do grânulo de amido é afetada pelo tipo de amido que contém. O endosperma *floury* no milho caracteristicamente tem alta proporção de amilose e as características do milho *flinty* ou *horny* estão associadas com a amilopectina. As cadeias de amilopectinas arranjam-se em dupla hélice como na figura 11.7 (pág. 163) em que as hidroxilas são expostas para fora e os hidrogênios hidrofóbicos para dentro. Este arranjo aumenta a reatividade com gorduras formando complexos de inclusão ao cozimento e com iodo para formar complexos de inclusão azuis. Quando o amido é aquecido a 60°C em água, ele tende a desenrolar e formar uma solução viscosa. O desenrolamento pode ser apenas parcial e ao se enrolar novamente ocorrerem rearranjos; sistemas ramificados quebram-se mais facilmente que os não ramificados. O rearranjo é denominado *retrogradação* e pode formar amidos resistentes às amilases (Tab. 11.6, pág. 163).

Amidos resistentes escapam à digestão amilolítica sendo, portanto, fermentados mais lentamente no trato digestivo de não ruminantes. As baixas taxas fermentativas se assemelham àquelas da celulose. Variação natural na degradabilidade do amido também ocorre; o sorgo é menos prontamente degradado que o milho, trigo e cevada (Hibberd *et al.*, 1982). A retrogradação pode ocorrer em qualquer um destes cereais depois do cozimento úmido, seco ou a vapor, entretanto, é responsável por rancificação no pão; provavelmente assistida pela secagem ou frio se o amido estiver no estado hidratado.

As duas enzimas que hidrolisam o amido são a  $\alpha$  e a  $\beta$  amilase. A  $\alpha$  amilase cliva as cadeias de amido aleatoriamente degradando tanto a amilose quanto a amilopectina. A  $\beta$  amilase cliva unidades terminais das cadeias; degrada a amilose, mas sua atividade é limitada por partes periféricas da amilopectina. Amido isolado mecanicamente pode não ser degradado pela amilase até que os grãos de amido tenham sido quebrados.

A cristalinidade ocorre tanto na amilose quanto na amilopectina; entretanto, a ponte de hidrogênio é mais forte nas cadeias de amilose com um alto grau de polimerização (1000-2000 unidades). A cristalinidade é visualizada pela birrefringência dos grânulos de amido em luz polarizada com o aparecimento nos grânulos de cruces de malta escuras. Áreas amorfas são isotrópicas e transmitem luz polarizada em todas as direções. Grânulos de amido aquecidos em água rompem pontes de hidrogênio e isto resulta na perda de cristalinidade e birrefringência. A temperatura em que isto ocorre é conhecida como *temperatura de gelatinização*. Esta temperatura varia com a fonte de amido e com a proporção de amilose (Tab. 11.7). A amilose é responsável pelo maior comprimento do cristal e requer temperaturas mais altas para a gelatinização dos grânulos do que a amilopectina. Existem regiões cristalinas na amilopectina, entretanto, estas estão associadas com menos regiões ramificadas da estrutura molecular (Fig. 11.7). Polímeros de amido dissolvidos tendem a se reunir com o resfriamento. A amilose pode ser recristalizada (retrogradação) e tornar-se mais uma vez refratária à

digestão. A amilopectina gelifica com limitada reassociação de cadeias moleculares. As temperaturas em que a reassociação ocorre são específicas aos diferentes amidos.

A maneira pela qual o amido reage com o calor úmido explica parcialmente o aumento da utilização e eficiência alimentar resultante do cozimento a vapor, floculação, micronização e peletização, apesar da desnaturação protéica e das condensações carboidratos-proteínas (reação de Maillard) que também estão envolvidas. A reação de Maillard diminui a disponibilidade. Também pode ocorrer retrogradação e conseqüente queda da disponibilidade nutritiva, mas isto dependerá do sistema molecular associado, que pode impedir a reassociação. A gelatinização requer água, assim como a reação de Maillard, apesar desta última também exigir calor excessivo. O excesso de calor carameliza os carboidratos, um processo que envolve quebra de cadeias, migração e racemização (transformação duma substância opticamente ativa na forma racêmica inativa) das ligações, e desidratação para formar grupos carbonil insaturados que interagem com as proteínas (Seção 11.7). Assim, os efeitos do tratamento hidrotermal do amido podem ser tanto positivos quanto negativos. Como os efeitos negativos requerem grandes incrementos calóricos, pequenos incrementos podem ser postulados para a melhoria da disponibilidade alimentar. Os resultados dos estudos neste sentido são conflitantes (Tab. 11.8, pág. 164). Os métodos para o processamento de cereais incluem frio, calor seco e hidrotermia. Os processamentos com o frio incluem moagem, fragmentação, rolagem e revolvimento, extrusão e peletização a fim de se quebrar o pericarpo e expor o endosperma para o ataque digestivo. Calor pode ser produzido através da fricção, particularmente nos casos de extrusão e peletização, que são muitas vezes considerados processos que utilizam calor seco. Um outro processo a frio é o ensilamento da silagem de milho ou de grãos com alta umidade. A fermentação e a acidez que se criam neste processo preservam os carboidratos residuais. Ácidos orgânicos como o ácido propiônico e o ácido acético podem ser utilizados como preservativos (Cap. 14). Os processos que utilizam o calor seco incluem explosão e micronização. A expansão por explosão inclui exposição a temperaturas de 230 a 240°C por 30 segundos. Os grãos expandem de 1,5-2 vezes o tamanho original com ruptura do pericarpo. A micronização consiste de exposição a radiação infravermelha com 150-180°C por 30-60 segundos seguida por floculação através de rolos. O método hidrotérmico utiliza calor úmido por 8-25 min com ou sem pressão, e secagem seguida de floculação ou rolagem. Este processo acontece com o milho e o sorgo floculado americano. Na Inglaterra um processo mais prolongado envolve fragmentação, umedecimento, repouso por 24h, novo umedecimento e novo repouso de 24 h. O grão após isso é cozido a vapor sob pressão por 10-15 min, floculado e seco. A maior parte da gelatinização do amido ocorre depois que o grão vaporizado a seco é floculado. A vaporização a seco causa de 2-16% de gelatinização no milho e sorgo e a floculação aumenta a gelatinização de 40-48%. Os animais não respondem em produção igualmente ao amido que sofreu processamento hidrotérmico, provavelmente em função da variação entre os amidos. O sorgo tratado hidrotérmicamente é quem traz melhores resultados para a produção animal, seguido do milho e cevada. O trigo tratado desta maneira pode representar resultados negativos sobre a produção animal.

A melhor utilização do amido de cereais envolve muitos fatores. O esmagamento da casca da semente aumenta a digestibilidade em bovinos, mas não em ovinos porque os ovinos mastigam as sementes em partículas menores. Melhorias no desempenho animal são mais evidentes com a gelatinização e ruptura dos grãos de amido em um processamento que requer floculação após vaporização a seco. Provavelmente, a reassociação via retrogradação é limitada pela estrutura ramificada dos polissacarídeos. A disponibilidade aumentada incrementa a taxa de digestão, que pode crescer com a eficiência de uso do nitrogênio não protéico. Aliado a isso, a gelatinização promove a digestão do amido no rúmen e aumenta a propensão para a fermentação ácido láctica e acidose. O escape de amido fermentável para o abomaso pode ser um fator de causa do deslocamento de abomaso em rebanhos leiteiros. A digestão amilolítica do amido no duodeno e intestino delgado pode ser mais eficiente por causa da capacidade amilolítica; entretanto, a fermentação no trato inferior pode representar perdas de nitrogênio microbiano nas fezes. Se o ruminante tem fraca capacidade amilolítica, a sobrepassagem de amido para o trato digestivo inferior pode não representar vantagens. Em geral, escape ruminal de amido resulta em mais baixa eficiência contrariamente ao escape de

proteína. Indiretamente, a gelatinização do amido e a desnaturação protéica pelo calor podem diminuir o escape ruminal de amido e aumentar a passagem de proteína não fermentada.

A ineficiente utilização de amido em ruminantes pode estar relacionada com os efeitos do pH da fermentação ácido láctica. Dependendo da inclusão de amido, tamponantes podem representar melhorias nesta utilização. O efeito negativo do amido dietético está relacionado com sua mais rápida fermentação e com o desenvolvimento de grandes quantidades de ácido láctico como produto primário. O pH do rúmen e a atividade do trato inferior diminuem por causa da inadequada capacidade tamponante resultante da alta concentração de um nutriente do qual o sistema não é adaptado. Estes efeitos do amido estão relacionados com alguns distúrbios gastrointestinais.

## 5. Parede celular vegetal

As ligações covalentes entre os respectivos carboidratos da parede celular obedecem às propriedades gerais das paredes celulares vegetais. Os principais fatores que regem essas propriedades baseiam-se na organização da matriz da parede celular com suas ligações cruzadas. Os grupos acetil e metil promovem hidrofobicidade. Um importante conceito da estrutura da parede celular a considera como uma macromolécula gigante com ligações covalentes entre  $\beta$ -glucanas, xilanas e arabananas com peptídeos (extensina) a partir de ligações cruzadas e dímeros de ácidos ferúlico e *p*-cumárico como agentes ligantes cruzados (Fry e Miller, 1989; Iiyama *et al.*, 1993). Presumivelmente a lignina tem algum papel nisto (Cap. 12). Estes modelos levam em consideração as mudanças da parede celular em função do crescimento da planta. É provável, entretanto, que os mecanismos de degradação e digestão difiram daqueles do crescimento vegetal. Chesson (1993) apresentou um modelo de degradação relacionado com o modelo estrutural de Iiyama *et al.* (1993). A degradação da parede celular provavelmente difere da síntese porque as enzimas digestivas devem tratar as ligações cruzadas e a lignificação com a intenção de proteger a planta. Evidências circunstanciais indicam que os polissacarídeos hemicelulósicos sejam retidos em determinados sítios pelas ligações cruzadas com a lignina, porque quando ocorre a deslignificação grande parte da hemicelulose torna-se solúvel. Além disso, o tratamento da parede celular com pepsina ácida dissolve tanto a proteína quanto alguma hemicelulose (Ely *et al.*, 1956). As paredes celulares forrageiras lignificadas também contêm arabinoxilanas indisponíveis assim como peptídeos, grande parte do qual é provavelmente recuperado como nitrogênio insolúvel em detergente ácido. Harkin (1973) sugeriu que a distância da ligação da lignina foi um fator na disponibilidade das cadeias hemicelulósicas, entretanto não é conhecido o porquê das ligações da lignina protegerem outros componentes orgânicos da parede celular de serem degradados.

Os polissacarídeos associados com a parede celular vegetal são divididos em duas classes baseados nas associações biológicas e disponibilidade nutricionais: aqueles que não têm ligações covalentes com o centro lignificado sendo, portanto, mais solúveis e completamente fermentáveis no rúmen, e aqueles que possuem algumas ligações covalentes com o centro lignificado e assim são incompleta ou apenas parcialmente digestíveis. Geralmente, os primeiros são dissolvidos em detergente neutro e os últimos são recuperados como fibra detergente neutro. A deslignificação promove solubilidade no caso das hemiceluloses, entretanto a celulose deslignificada permanece insolúvel, apesar de ter sua fermentabilidade aumentada. A classificação geral dos polissacarídeos de parede celular é problemática no entendimento biológico moderno que não coincide com a classificação histórica convencional imposta pelos químicos de papel e celulose. Muitos sistemas de fracionamento para polissacarídeos estruturais dependem de classificações rígidas baseadas na  $\beta$ -glucosana (como celulose) e na pentose e no ácido urônico como hemiceluloses. Os sistemas sem fracionamento são mais claros neste sentido. Por exemplo, todos os preparados de celulose de tecidos lignificados contêm alguma pentose e alguma glicose que serão achados em preparações hemicelulósicas, apesar de nenhum entendimento da forma estrutural permitir que façam parte do sistema hemicelulose.

Gaillard (1962) observou que a glicose, a xilose ou a arabinose não têm significado nutricional, porque cada um destes açúcares é incorporado em estruturas de diversificada disponibilidade (Tab. 10.5). A pectina contém ácido galacturônico com cadeias laterais de arabinanas que possuem quase completa disponibilidade – verifica-se aí a falta de lignificação destas estruturas. As frações lignificadas de arabinoxilanas solúveis em álcalis possuem diferenças de digestibilidade nos açúcares que fazem parte; a arabinose é sempre mais digestível que a xilose dentro de qualquer fração. Estes açúcares são menos digestíveis na maioria das leguminosas lignificadas em comparação com as gramíneas. Os resíduos de xilose e arabinose na celulose bruta são menos digestíveis que a glicose da mesma estrutura, e menos digestíveis que a arabinose e xilose que foram extraídas por álcalis. Os dados de Gaillard expõem o problema de que a arabinose total, a xilose calculada para a xilana, ou a glicose total calculada para a glucana não são nutricionalmente significativas partições. Estas observações estimularam alguns pesquisadores para examinar as razões físico-químicas para a respectiva diversidade. Bittner e Street (1983) sugeriram que a linearidade das xilanas pode promover sua inclusão na celulose, mas não explica sua baixa digestibilidade. Além disso, deveriam ser mais facilmente quebradas porque lhes faltam o 6-carbinol que limita a ligação do hidrogênio à cadeia cruzada. As frações hemicelulósicas são as únicas que apresentam ligações com a lignina, ainda que as digestibilidades da hemicelulose e celulose sejam inversamente associadas com o grau de lignificação. Poderia a mais baixa digestibilidade da xilose na celulose residual refletir as interligações entre lignina, pentose e celulose? A arabinose parece ser o açúcar diretamente envolvido na lignina ligada em gramíneas (Mueller-Harvey *et al.*, 1986). Sob esta perspectiva parece que os fatores físico-químicos influenciam a disponibilidade nutritiva da maioria dos polissacarídeos vegetais principalmente as ligações, mas também os fatores associativos a nível molecular, que ainda permanecem não elucidados. Analisar meramente os açúcares constituintes não soluciona o problema.

A celulose é a principal substância fibrosa e o carboidrato mais abundante (20-40% da matéria seca de todos os vegetais superiores). Apesar disso, sua presença não é uma boa medida de fibra total (parede celular vegetal), apesar de muitos nutricionistas a utilizarem para este propósito. A celulose constitui-se de  $\beta$  1-4 glucana, aproximadamente 15% de pentosanas (principalmente xilose e alguma arabinose), cutina e sílica. As substâncias não glucanas são consideradas contaminantes, entretanto é impossível removê-las sem a degradação destrutiva da celulose. Tratar as celulosas como  $\beta$ -glucanas puras não proporciona uma compreensão racional de sua caracterização biológica porque não leva em consideração diferenças advindas principalmente da combinação com hemicelulose e lignina. Na natureza, celulose pura ( $\beta$ -glucana cristalina insolúvel) é uma raridade biológica. Acontece no líter do caroço de algodão. A glicose total da parede celular obtida por hidrólise da parede celular seguida de cromatografia tem sido recomendada como um método para determinar a celulose; entretanto, este método assume que toda glicose da parede celular está ligada à celulose. A determinação direta da celulose como glicose tem mérito; entretanto, a glicose não celulósica deveria também ser bem distinguida. A simplicidade dos métodos gravimétricos explica o fato de continuar-se trabalhando com eles, embora não digam nada sobre o material isolado. Esta situação pode ser tolerável no caso das fibras bem entendidas (leguminosas comuns e gramíneas forrageiras), mas nos casos não familiares, é insatisfatória. Esta crítica também pode ser ampliada para as determinações de fibra que incluem o uso de FDN ou FDA. Além disso, a celulose isolada não inclui todas as  $\beta$  1,4 glucanas presentes nos tecidos vegetais. Água e álcalis dissolvem as  $\beta$ -glucanas, que são consideradas distintas da celulose e incluídas na fração hemicelulósica (Bailey, 1973).

A celulose é reconhecidamente um carboidrato insolúvel, refratário mesmo depois de severas hidrólises e deslignificações oxidativas. A disponibilidade nutricional da celulose varia da indigestibilidade total à completa digestibilidade dependendo enormemente da lignificação (Tab. 11.9, pág. 167), apesar de existirem outros inibidores e fatores limitantes, incluindo silicificação, cutinização e propriedades intrínsecas da celulose. Geralmente, a deslignificação melhora a digestibilidade. Algumas explicações tentam caracterizar o valor nutritivo da celulose. Uma explicação é a relação da celulose com a lignina. Esse conceito leva a expectativa de que a taxa de digestão e a extensão da digestão relacionam-se com o conteúdo em lignina, entretanto, a taxa de digestão pode não estar relacionada com a lignificação em tudo, já que a

celulose disponível pode ter diferentes associações físico-químicas com a lignina. Os não ruminantes digerem mais hemicelulose, indicando que, no todo, a hemicelulose é mais rapidamente degradável que a celulose (Fig. 4.7). Outra explicação considera que existam duas celuloses: uma lignificada e protegida e outra não afetada pela lignina. Este conceito explica o comportamento cinético da celulose em estudos de taxa de digestão. A existência das celuloses disponível e indisponível reforça o ponto de vista da não uniformidade da celulose já que as frações não lignificadas exibem muita diversidade na digestibilidade. O maior contraste ocorre com as celuloses vegetais e as do algodão. Ambas são completamente digestíveis, entretanto apresentam diferentes taxas de digestão. A celulose da alfafa preparada a partir da deslignificação com cloretos e extração alcalina da hemicelulose exibe uma mais baixa taxa de digestão e maior digestibilidade que a celulose da alfafa com parede celular intacta. Possivelmente a remoção da lignina e da hemicelulose permite que as cadeias celulósicas tornem-se mais alinhadas e assim com maior cristalinidade. A fermentação de celuloses isoladas tem um *lag time* mais longo com mais lenta digestão o que também se percebe em forragens de boa qualidade nas maiores digestibilidades totais (Van Soest, 1973b). Esta alteração é vista em muitas celuloses deslignificadas e é um obstáculo para seu uso eficiente como alimento para ruminantes.

A celulose também possui variabilidade na qualidade nutritiva por suas próprias propriedades intrínsecas. Alguns autores atribuem as diferenças nutritivas em forragens à cristalinidade celulósica, mas esta constatação somente foi percebida com o algodão e com celulose purificada obtida de árvores. A celulose tem associações com a lignina, hemicelulose e outras substâncias. A remoção destes pode alterar a matéria celulósica residual, evidenciada pelas taxas de digestão celulósica. A cristalinidade celulósica é diminuída por certos tratamentos como embebedimento com álcalis e moagem conjunta. A despolimerização da celulose é um método físico de remoção da celulose da lignina. Estes tratamentos também tornam a celulose susceptível a determinadas enzimas que anteriormente não exerciam sua ação. Bailey (1973) distinguiu a matéria fibrosa celulósica das substâncias da matriz que contém hemicelulose e lignina. Bailey caracterizou a celulose como cristalina e as substâncias da matriz (lignina e hemicelulose) como amorfas. Se for este o caso, a cristalinidade tem pouco efeito sobre a digestibilidade, já que algumas das xilanas e frações urônicas da hemicelulose são menos digestíveis. Talvez estas frações também sejam componentes minoritários cristalinos (Bittner e Street, 1983); ou, alternativamente, ligam-se intimamente com a lignina (Cap. 12). Conceitualmente, a lignina limita a taxa, mas não a extensão da digestão.

As enzimas que têm a habilidade de atacar a celulose não apenas clivam as ligações  $\beta$  1-4. Daí a necessidade de distinguir as celulasas verdadeiras das  $\beta$  1-4 glicosidades, que são capazes de hidrolisar a celobiose e relacionam-se com fragmentos oligocelulósicos, entretanto não podem atacar a celulose nativa. Seqüências enzimáticas clivam pontes de hidrogênio (endoclivagem) gerando cadeias susceptíveis à hidrólise seqüencial produzindo celobiose e, por último, glicose (Coughlan, 1991). A maior parte das celulasas comerciais possui alguma atividade hemicelulolítica, mas são comparativamente ineficientes, porque os resíduos da fração não digerida por elas ainda contém hemicelulose disponível enzimaticamente. O problema pode estar na excessiva pureza enzimática; sistemas muito puros são enzimaticamente ineficientes. A introdução de grupos carboximetil promove solubilidade em água e aumenta a susceptibilidade às enzimas que são incapazes de atacar a celulose nativa. Enzimas que podem atacar esta carboximetilcelulose podem ser totalmente incapazes de atacar um substrato insolúvel. Outros agentes que se ligam (talvez indiscriminadamente) com grupos hidroxila na celulose podem proteger fibras celulósicas. Mordentar a fibra com sílica e sais de cromo podem tornar a celulose mais resistente ou totalmente refratária as celulasas. Tratar as paredes celulares forrageiras com celulase reduz o conteúdo de FDN, mas também quebra a estrutura remanescente de tal maneira que ela é rapidamente fermentável na fermentação ruminal que sucede.

Muito do que se conhece sobre celulasas é derivado de organismos que secretam enzimas extracelulares, e estes geralmente preferem crescer não competitivamente em culturas purificadas. O conhecimento dos cientistas sobre as atividades das enzimas que degradam a parede celular no ambiente ruminal ainda é limitado porque muitos dos organismos ruminais não secretam enzimas extracelularmente. Isto sem dúvida é uma adaptação às competições interespecíficas, aquelas adaptadas a substratos de lenta

digestão. Celulases verdadeiras ativas não são encontradas em líquido ruminal filtrado. As bactérias celulolíticas ruminais atacam fibras e assim, são retidas no material fibroso filtrado. As celulases podem ser obtidas por agitação dos sólidos ruminais com tampão fosfato; o fosfato parece aumentar a atividade (Francis *et al.*, 1978). Em contraste, o fluido ruminal filtrado pode ter considerável atividade da hemicelulase (Dekker, 1976). Assim, a limitada informação disponível indica que a atividade celulolítica ruminal difere enormemente daquela dos fungos aeróbicos. Coughlan (1991) resumiu os modelos de atividade celulolítica em fungos e bactérias (Fig. 11.8 e 11.9, pág. 168). Inicialmente ocorre amorfogênese (quebra das pontes de hidrogênio) seguida ou paralelamente em conjunto com interação entre endo-glucanases e celobiohidrolases. As seqüências na Fig. 11.8 não são mutuamente exclusivas em relação a ordem de ataque. O modelo da parede celular ligada do *Clostridium thermocellum* provavelmente se aplica aos organismos ruminais e dentre eles os do gênero *Fibrobacter* (Fig. 11.9, pág. 168) (McGavin e Forsberg, 1989). O termo *celulossoma* é aplicado ao complexo celulolítico produzido. Agregados de celulossomas mediam ataques à celulose. A atividade endoglucanase está associada com estes agregados arranjados em fileiras, os quais atacam diferentes lugares da celulose liberando oligossacarídeos de aproximadamente quatro unidades de celobiose. O complexo celulase dos fungos ruminais anaeróbicos *Neocallimastix* podem também obedecer este modelo em algumas condições de crescimento.

A hemicelulose é uma coleção heterogênea de polissacarídeos e sua composição coletiva varia enormemente entre as espécies vegetais. São polissacarídeos insolúveis em água, mas solúveis em ácidos ou álcalis, e normalmente associados com a lignina. A hemicelulose apresenta alta complexidade interna e não é uniforme (Wilkie, 1979). A digestibilidade da hemicelulose é proporcional à digestibilidade da celulose e é inversamente proporcional à lignificação, já que a hemicelulose é o carboidrato mais intimamente relacionado com a lignina (Sullivan, 1966). Evidências de ligações diretas com constituintes fenólicos incluem uma ligação éster com arabinoxilanas e possivelmente outras ligações glicosídicas. A hemicelulose e a lignina formam a espessa parede secundária. Após um processamento de deslignificação, a hemicelulose torna-se solúvel em água. Seu isolamento depende da solubilização ou da destruição da lignina com álcalis ou agentes oxidantes. Depois da deslignificação, as hemiceluloses são extraídas da holocelulose (carboidrato líquido da parede celular) com água quente e álcalis de resistências variáveis. O material mais solúvel é rico em arabinanas; algumas hexosanas são dissolvidas com xilanas e com um pouco de arabananas em álcalis muito fortes (Bailey, 1973). A acidificação com ácido acético, seguido de refrigeração, produz a hemicelulose A que precipita e a hemicelulose B que permanece em solução. Esse subfracionamento resulta também na precipitação de cobre, sais de amônia quaternária ou iodo. A variação na composição da hemicelulose entre as partes das plantas e interespecies vegetais foi compilada por Bailey (1973) e Áman (1993). A hemicelulose A é menos ligada, contém principalmente a xilana, é provavelmente mais linear e mais comum nos caules do que nas folhas. A hemicelulose B contém frações ramificadas ricas em arabinose e ácidos urônicos, mas não os dois na mesma cadeia polimérica. Há variação no grau de ramificação e algumas unidades possuem altas substituições por unidades arabinose (Áman, 1993).

A hemicelulose é uma mistura de polissacarídeos com um mesmo fator comum, a ligação  $\beta$  1-4 no polímero central da xilana (Fig. 11.5), embora a ramificação possa ocorrer com outras ligações glicosídicas. A hemicelulose em folhas e caules de gramíneas e leguminosas parece ser enormemente constituída de arabinoxilanas. Enquanto a ligação com a lignina ocorra em ambas as famílias de plantas, a natureza dessa ligação é muito diferente. Um modelo sugerido de ligação em gramíneas é demonstrado na Fig. 12.5. Algumas das ligações na hemicelulose são susceptíveis ao ataque alcalino; estas incluem ligações ésteres e 1-3 glicosídicas. Ligações ésteres são hidrolisadas por saponificação e as 1-3 glicosídicas são clivadas por  $\beta$  eliminação e formação de uma ligação insaturada (esses últimos são particularmente vulneráveis aos álcalis). Ambas as ligações são vistas nas ramificações de pectinas e hemiceluloses. Conseqüentemente, o método tradicional de extração alcalina das hemiceluloses deve produzir extensa degradação.

A digestão da hemicelulose por ruminantes e não ruminantes não é proporcional à digestão da celulose. Os não ruminantes digerem relativamente mais hemicelulose que celulose e os ruminantes digerem aproximadamente quantidades iguais de ambos os carboidratos. Os não ruminantes utilizam melhor as

leguminosas em comparação com a hemicelulose das gramíneas do que os ruminantes. Em ruminantes, a maior parte da celulose é digerida no rúmen, entretanto uma porção substancial da hemicelulose escapa do rúmen para ser fermentada no trato inferior. Talvez a xilana não possa ser atacada até que as cadeias laterais de arabinosil sejam removidas; ou talvez sua digestão dependa da remoção de algumas celulosas encrostadas (Francis *et al.*, 1978). Ligações arabinofuranosil seriam sensíveis ao ácido gástrico, assim expõem a xilana a mais digestões no trato inferior. Não se entende porque os grupos arabinose sobrevivem ao rúmen. Pode ser que alguns carboidratos hemicelulósicos ocorram como glicoproteína liberalizada por pepsina ácida. Ely *et al.* (1956) perceberam que a hemicelulose não poderia ser recuperada de gramíneas pré-tratadas com pepsina ácida. As celulasas liberam ésteres ácido ferúlico-hemicelulose, que podem ser os ditos complexos solúveis lignina-hemicelulose do fluido ruminal comentados por Neilson e Richard (1978), que são resistentes à degradação e são liberados nas fezes. Aparentemente, as ligações covalentes de carboidratos com lignina podem proteger o carboidrato da digestão, mesmo em solução (Jung, 1988). Estes complexos são solúveis em soluções alcalinas e neutras, mas são precipitadas por ácidos fracos.

A digestão da hemicelulose é complexa porque ela é um composto de vários açúcares e ligações glicosídicas. Além disso, as características das hemiceluloses diferem entre as forragens e tipos de parede celular vegetal. As enzimas hemicelulolíticas presentes no fluido ruminal filtrado têm a habilidade de clivar uma variedade de ligações. Como as hemicelulasas são mais solúveis que as celulasas, existem mais informações sobre elas (Dekker, 1976). As hemicelulasas são produzidas por algumas bactérias ruminais e protozoários ciliados. Todas as enzimas identificadas parecem ser do tipo endo, que atacam as cadeias glicosídicas aleatoriamente. A maior parte dos sistemas enzimáticos, entretanto, são purificados e caracterizados apenas parcialmente. As enzimas que atacam as cadeias laterais incluem  $\alpha$ -D-glicosiduronidase, que ataca a ligação  $\alpha$ -D-(1-2) em glicuronoxilanas, e as  $\alpha$ -L-arabinofuranosidases, hidrolisam as ligações 1-3 dos pontos ramificados na arabinoxilana. As xilanases incluem a  $\beta$ -D-xilanase (endoenzima), assim como outros componentes que atacam oligômeros, menos xilana ou xilobiose. Estas enzimas eficientemente degradam xilanas lineares; moléculas ramificadas são mais lentamente ou incompletamente degradadas. O processo de hidrólise de xilanas, pelo menos parcialmente, depende da ação de arabinosidases para remover grupos ramificados.

Quase todas as celulosas brutas preparadas a partir de deslignificação de tecidos de árvores contêm hemicelulose residual que não é facilmente removida. Estas hemiceluloses residuais são menos digestíveis que as pentosanas mais extraíveis (Lyford *et al.*, 1963; Tab. 10.5) e são intimamente associadas com a celulose, mas sua função ainda não é bem entendida (Wilkie, 1979). Sua presença na FDA provavelmente aumenta a associação negativa com a digestibilidade (Bittner e Street, 1983).

## 6. Fibra solúvel

Os componentes da parede celular vegetal que não possuem ligações covalentes com a lignina parecem ser completamente disponíveis à fermentação e são comparativamente tão solúveis que chegam a ser classificados na categoria de “carboidratos solúveis”. As frações mais importantes incluídas nesta classificação são pectinas e  $\beta$ -glucanas. As gomas são também carboidratos solúveis que ocorrem em vários vegetais e leguminosas. Eles são altamente fermentáveis e disponíveis, mas poderiam ter especial significância para ruminantes porque também possuem atributos da celulose: não levam ao aumento na quantidade de ácido láctico e sua fermentação é inibida por baixo pH.

A pectina é um polissacarídeo rico em ácido galacturônico que ocorre na lamela média e outras camadas da parede celular. É o cimento das paredes celulares. A distinção entre pectinas e hemiceluloses ainda não é clara em virtude de também existirem hemiceluloses solúveis (não aderidas à lignina). A classificação química específica que as pectinas são solúveis em soluções neutras quentes de oxalato de amônio ou EDTA e as hemiceluloses apenas são solúveis em álcalis ou ácidos. Todavia essa classificação

possui exceções tanto para as pectinas quanto para as hemiceluloses. As pectinas são muito mais abundantes em dicotiledôneas do que em monocotiledôneas. As fontes comerciais são derivadas principalmente de maçãs e de frutas cítricas (Comstock, 1986).

Alguns químicos evitam os termos *pectina* e *hemicelulose* e classificam todos os polissacarídeos de parede celular não celulósicos em um único grupo, entretanto isto resulta numa inconveniente classificação nutricional de carboidratos. Alguns autores associam a pectina com a lignina, outros, não. O problema parece ser de classificação e definição. Existem dois pontos de vista sobre a composição das pectinas. Um deles define as pectinas como entidades heterogêneas formadas por ácido galacturônico e ácido urônico. O outro ponto de vista caracteriza a galactouronana extraível como fração pectica e os ácidos urônicos constituindo outra entidade dentro da hemicelulose que chega a ser quase lignificada.