

DESENVOLVIMENTO E FISIOLOGIA DO TRATO DIGESTIVO DE RUMINANTES

(Development and physiology of the digestive tract of ruminants)

Vinicius da Silva OLIVEIRA*; Ana Caroline Pinho dos SANTOS;
Roberta de Lima VALENÇA

Universidade Federal de Sergipe (UFSe), Dpto de Zootecnia, Av. Marechal Rondon, s/n, Jardim
Rosa Elze, São Cristóvão, SE. CEP: 49.100-000. *E-mail: viny_oliveira@yahoo.com.br

RESUMO

Os animais ruminantes possuem algumas modificações em seu trato digestório decorrentes da evolução, tais modificações surgiram principalmente devido ao tipo de dieta desses animais, que é baseada em alimentos com alto teor de fibra. O estômago dos ruminantes é dividido em quatro compartimentos, sendo estes o rúmen, retículo, omaso e abomaso. Os três primeiros compartimentos (rúmen, retículo e omaso) abrigam os microrganismos e, portanto, possuem atividade fermentativa. O abomaso assemelha-se o estômago dos não ruminantes, possuindo epitélio revestido por mucosa com glândulas secretoras de ácido, muco e hormônios. A ingestão de forragem auxilia no desenvolvimento do tamanho e volume do rúmen, retículo e omaso, já a ingestão de alimento concentrado desenvolve as estruturas (papilas ruminais) do rúmen. Para que haja uma digestão dos alimentos de forma eficiente através dos microrganismos que estão presentes no rúmen, as condições deste devem ser: pH ideal entre 5,5 e 6,8, substrato constante para fermentação, temperatura ideal entre 38 e 42 °C, anaerobiose, potencial redutor e taxa de passagem constante da digesta, além da remoção dos produtos da fermentação (AGCC, CH₄, CO₂, entre outros gases). Além dessas condições, existem funções motoras, de secreção e absorção do trato digestivo dos ruminantes que são reguladas pela interação dos mecanismos de controle do sistema nervoso central e pelo sistema endócrino, de maneira semelhante aos demais órgãos e sistemas do organismo. A complexa participação dos hormônios a garantir a degradação e absorção dos alimentos, dos quais são fundamentais para o desenvolvimento e produção dos animais ruminantes.

Palavras-chave: Abomaso, omaso, retículo, rúmen.

ABSTRACT

Ruminant animals have some modifications in their digestive tract, due to the evolution, such modifications arose mainly due to the type of diet of these animals, which is based on foods with high fiber content. The stomach of ruminants is divided into four compartments, being the rumen, reticulum, omasum and abomasum. The first three compartments (rumen, reticulum and omasum) harbor the microorganisms and, therefore, have fermentative activity. The abomasum resembles the stomach of non-ruminants, having mucosa-lined epithelium with acid-secreting glands, mucus, and hormones. The ingestion of forage aids in the development of the size and volume of the rumen, reticulum and omasum, while the ingestion of concentrated food develops the structures (ruminal papillae) of the rumen. In order to efficiently digest food through the microorganisms that are present in the rumen the conditions of this should be: ideal pH between 5.5 and 6.8, constant substrate for fermentation, ideal temperature between 38 and 42 °C, anaerobiosis ,

reducing potential and constant passage rate of the digesta, besides the removal of the products of the fermentation (AGCC, CH₄, CO₂, among other gases). In addition to these conditions, there are motor functions, secretion and absorption of the digestive tract of ruminants that are regulated by the interaction of central nervous system control mechanisms and the endocrine system, similar to other organs and systems of the body. The complex involvement of hormones will ensure the degradation and absorption of food, which are key to the development and production of ruminant animals.

Key word: Abomasum, omasum, reticulum, rumen.

INTRODUÇÃO

O aparelho digestivo tem como principal função realizar a digestão e absorção dos alimentos e excretar os produtos que não são aproveitados pelo organismo (SILVA e LEÃO, 1979). O trato gastrointestinal é formado pela boca, faringe, esôfago, estômago, intestino delgado (duodeno, jejuno e íleo), intestino grosso (ceco, colón e reto) e ânus, além das glândulas anexas (salivares, pâncreas e fígado).

Os animais ruminantes possuem algumas modificações em seu trato digestório decorrentes da evolução, tais modificações surgiram principalmente devido ao tipo de dieta desses animais, que é baseada em alimentos com alto teor de fibra. As modificações no trato gastrointestinal dos ruminantes começam pela boca, pois esses animais não possuem dentes incisivos superiores, nos bovinos a língua funciona como um êmbolo, apreendendo e conduzindo o alimento para a cavidade bucal (KÖNIG e LIEBICH, 2016). Outra modificação está na saliva dos ruminantes, diferenciando esses animais dos não-ruminantes, pois na saliva dos não-ruminantes existe a enzima α -amilase que atua na digestão do amido, já a saliva dos ruminantes não possui tal enzima e têm pH alcalino, que atua no tamponamento do rúmen, auxiliando na manutenção das condições ideais de pH no ambiente ruminal, além de que a saliva desses animais atua no processo de reciclagem de nitrogênio, participando do ciclo da ureia (PAGANI, 2008).

O esôfago dos ruminantes possui duas estruturas concêntricas, sendo a camada interna formada por uma camada mucosa não-glandular, recoberta por epitélio escamoso esterificado, e uma camada externa muscular, formada por musculatura estriada (BERCHIELLI *et al.*, 2006). O esôfago dos ruminantes atua na eructação e ruminação, por meio de reflexos de contração e relaxamento dos esfíncteres. Sendo que, durante o ato de ruminação, o bolo alimentar é conduzido do retículo-rúmen para a boca por meio de movimentos antiperistálticos do esôfago (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

O processo evolutivo concedeu aos ruminantes a capacidade de aproveitarem, de forma eficiente, carboidratos fibrosos como fonte de energia e compostos nitrogenados não proteicos como fonte de proteína (VALADARES FILHO e PINA, 2006). Essa capacidade de aproveitar esses nutrientes se deve ao fato do estômago de ruminantes ser dividido em quatro compartimentos (rúmen, retículo, omaso e abomaso) e da relação simbiótica que desenvolveu com microrganismos fermentadores de fibra: fungos, protozoários e bactérias (NOSCHANG *et al.*, 2019).

Os três primeiros compartimentos do estômago dos ruminantes (rúmen, retículo e omaso) abrigam os microrganismos e, portanto, possuem atividade fermentativa. A fermentação realizada pela microbiota ruminal, sintetiza nutrientes como proteínas, ácidos

graxos de cadeia curta (AGCC) e vitaminas do complexo B (OLIVEIRA *et al.*, 2013). As adaptações evolutivas do sistema digestório dos ruminantes, resultaram em melhor aproveitamento da fibra dietética e concedeu a esses animais menor necessidade de consumirem fontes externas de vitaminas do complexo e aminoácidos essenciais (VAN SOEST, 1994).

O estômago multicavitário dos ruminantes deriva embrionariamente do estômago simples, sendo que, os três primeiros compartimentos (rúmen, retículo e omaso) possuem função fermentativa, como já mencionado, e por essa razão, são revestidos por um epitélio não glandular com mucosa absorptiva (FURLAN *et al.*, 2006). O abomaso assemelha-se o estômago dos não ruminantes, possuindo epitélio revestido por mucosa com glândulas secretoras de ácido, muco e hormônios.

As câmaras fermentativas do estômago dos ruminantes precedem o principal sítio digestivo (abomaso), o que confere a esses animais melhor aproveitamento dos carboidratos fibrosos, maximizando o aproveitamento desses carboidratos para animais mantidos em pastejo (VAN SOEST, 1994). As câmaras de fermentação retêm o alimento, para que os microrganismos possam fermentá-los em meio anaeróbico, além de fornecer condições ideais de pH (entre 5,5 e 6,8).

DESENVOLVIMENTO

Fatores que influenciam o desenvolvimento ruminal

Os animais ruminantes quando nascem, não possuem os pré-estômagos (rúmen, retículo e omaso) desenvolvidos, sendo necessário desenvolvê-los tanto em estrutura como em tamanho (CARVALHO *et al.*, 2003). Nessa fase de vida, o alimento básico é o leite, sendo a atividade gástrica digestiva exercida pelo abomaso, e do ponto de vista nutricional, é a fase de vida mais crítica do animal (ITAVO *et al.*, 2007).

O modo como o leite é oferecido ao lactente também interfere no desenvolvimento do sistema digestório dos ruminantes. O aleitamento convencional, consiste na restrição constante da quantidade de leite diária fornecida aos animais em 10% do seu peso corporal ao nascimento, durante 60 dias. Este tipo de manejo vem sendo questionado, visto que geralmente não atendem às exigências nutricionais de bezerros leiteiros para o crescimento e desenvolvimento, resultando em menor desenvolvimento do rúmen (VAN AMBURGH e DRACKLEY, 2005). Em alternativa a esse manejo é o aleitamento acelerado, inicialmente, com restrições gradativas até a desmama, este método tem demonstrado efeito positivo no desenvolvimento do sistema digestório (STAMEY *et al.*, 2005; VELAYUDHAN *et al.*, 2008; AZEVEDO *et al.*, 2013).

No trabalho desenvolvido por Azevedo *et al.* (2013), os bezerros foram divididos em dois tratamentos, um com aleitamento convencional, com quatro litros de leite diários, e o outro com aleitamento fracionado, respectivamente com seis, quatro e dois litros de leite diários do 6º ao 25º, do 26º ao 45º e do 46º ao 59º dias de vida, sendo os resultados apresentados na Tab. 01.

Tabela 01: Peso corporal vazio (PCVZ), dos compartimentos do trato digestivo de bezerros holandeses mantidos em diferentes sistemas de aleitamento artificial até os 60 dias de idade.

PARÂMETRO	TIPO DE ALEITAMENTO		EPM	P (valor)
	Convencional	Fracionado		
Trato digestivo (g)	4360,5	5210,5	182,35	0,01
Trato digestivo (%)	6	7	0,17	0,16
Ruminorretículo (g)	1124	1393	67,65	0,04
Ruminorretículo (%)	1,6	1,8	0,06	0,1
Omaso (g)	246	351	23,74	0,02
Omaso (%)	0,3	0,4	0,02	0,03
Abomaso (g)	348,5	375,6	16,88	0,45
Abomaso (%)	0,5	0,5	0,02	0,63
Intestino delgado (g)	1969	2264,5	85,64	0,08
Intestino delgado (%)	2,8	1,1	0,28	0,01
Intestino grosso (g)	671,5	825,5	31,89	0,01
Intestino grosso (%)	0,9	1,1	0,04	0,02

E.P.M. = Erro padrão da média. As médias de Intestino grosso (%PCVZ) foram ajustadas para a covariável peso ao nascimento ($p \leq 0,05$).

Para que ocorra o desenvolvimento dos pré-estômagos e o animal passe a ter o máximo aproveitamento dos alimentos fibrosos, é necessário que haja a ingestão de alimentos sólidos, para que o animal passe da fase não ruminante (jovem) para fase de ruminante (adulto) (OLIVEIRA *et al.*, 2013). O tipo de alimento ingerido influencia no desenvolvimento da estrutura e tamanho do rúmen (BERCHIELLI *et al.*, 2006). Estas afirmações podem ser constatadas no trabalho clássico desenvolvido por Stobo *et al.* (1966), que estudaram o desenvolvimento do trato digestório de bezerros alimentados com dieta rica em feno ou dieta rica em concentrado, cujo resultados estão na Tab. 02.

Tabela 02: Crescimento do trato digestivo em função da alimentação em bezerros.

PARÂMETRO	IDADE (21 dias)	IDADE (3 meses)	
		Rico em feno	Rico em concentrado
Concentrado kg/d	-	0,45	2,27
Peso corporal (Kg)	36,9	59,1	76,7
Rúmen-retículo (g)	244	1679	2120
Omaso (g)	54	397	410
Abomaso (g)	239	405	555
Intestino (g)	1778	5315	6722

Adaptado de Stobo *et al.* (1966)

Durante a fase lactante, o abomaso é o compartimento com maior volume no estômago do ruminante, sendo que, o rúmen não está desenvolvido e não é funcional, o esôfago se liga diretamente ao abomaso através da goteira esofágica (ITAVO *et al.*, 2007). À medida que é introduzido alimento sólido na dieta, os demais compartimentos se desenvolvem até a plenitude, quando o animal se torna um ruminante o rúmen passa a ter o maior volume, ocupando quase toda a cavidade abdominal (SILVA e LEÃO, 1979; BERCHIELLI *et al.*, 2006).

O tamanho dos pré-estômagos dos bovinos recém-nascidos é quase igual ao do abomaso; enquanto adultos, o volume gástrico total corresponde a mais de 90%, porém a velocidade em que ocorre esse aumento depende do tipo de dieta. A ingestão de alimentos sólidos logo após o nascimento pelos ruminantes, leva ao máximo desenvolvimento dos pré-estômagos (HERDT, 2004).

O consumo de alimentos sólidos disponibiliza substrato e ambiente propício para o desenvolvimento dos microrganismos ruminais, promovendo mudanças anatômicas, fisiológicas e metabólicas no trato gastrointestinal dos ruminantes (LUCCI, 1972; CARVALHO *et al.*, 2003; OLIVEIRA *et al.*, 2007). A ingestão de forragem, auxilia no desenvolvimento do tamanho e volume do rúmen, retículo e omaso, já a ingestão de alimento concentrado desenvolve as estruturas (papilas ruminais) do rúmen.

De acordo com Herdt (2004), o desenvolvimento dos pré-estômagos de bovinos pode ser dividido em três fases: pré-ruminante (do nascimento até 3 semanas de idade); período de transição (de 3 a 8 semanas de idade, quando os animais têm acesso à alimento grosseiro) e ruminante funcional (após 8 semanas de idade), nesta fase, os animais que têm acesso a alimento sólido já apresentam as proporções dos estômagos semelhantes à de animais adultos. Bezerros que recebem dietas apenas de leite ou sucedâneos, permanecem com pré-estômagos rudimentares entre 14 e 15 semanas.

Na Fig. 01 (A, B, C), pode-se observar o desenvolvimento dos compartimentos estomacais até a fase adulta do ruminante. Evidencia-se, como já citado, o aumento do rúmen em relação aos demais compartimentos estomacais.

Os ácidos graxos de cadeia curta que são produzidos pela atividade fermentativa dos microrganismos ruminais, aumentam a atividade metabólica ruminal (ANDERSON *et al.*, 1987; COSTA *et al.*, 2003). O consumo de alimento volumoso assegura que o pH do rúmen permaneça dentro da faixa considerada ideal (5,5 a 6,8) para o estabelecimento da microbiota ruminal (OLIVEIRA *et al.*, 2007). A ingestão de fibra também auxilia no desenvolvimento da musculatura do retículo-rúmen, sendo que a ingestão de alimentos de alta digestibilidade auxiliam no desenvolvimento estrutural da mucosa ruminal, devido a produção de AGCC, como dito anteriormente (FEEL *et al.*, 1968; WEINGAND *et al.*, 1975). O crescimento estomacal em bovinos, ovinos e bubalinos, pode ser visto nas Figs. 1.A, 1.B e 1.C, respectivamente.

Entre os ácidos graxos de cadeia curta o butirato é o que mais exerce influência no desenvolvimento das papilas ruminais, seguido pelo propionato e acetato (OLIVEIRA *et al.*, 2007; SANTOS, 2008). A ingestão de alimento fibroso com fibra de baixa qualidade, leva a formação de papilas ruminais anormais, devido a queratinização da mucosa ruminal, resultando em problemas na absorção de nutrientes no rúmen.

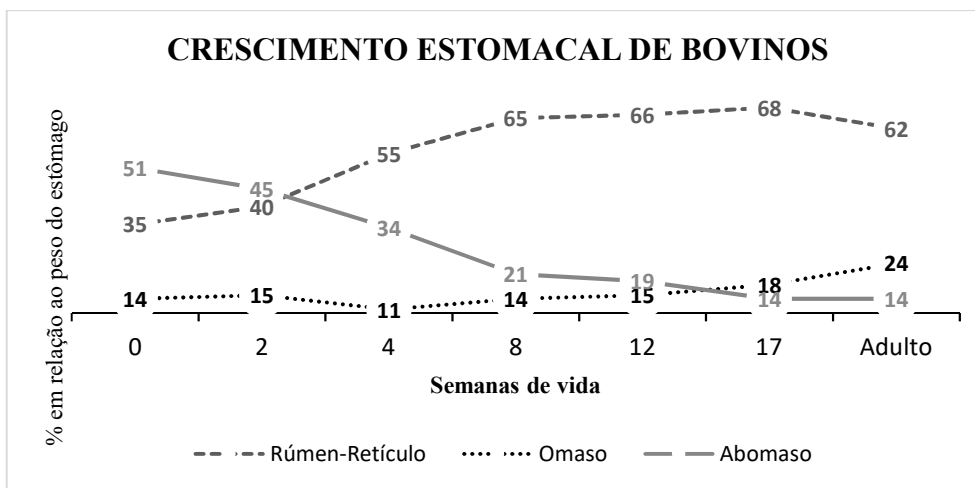


Figura 01.A: Porcentagem dos compartimentos gástricos de bovinos em relação ao peso estomacal total, durante o desenvolvimento corporal. (Adaptado de Lyford Jr, 1988)

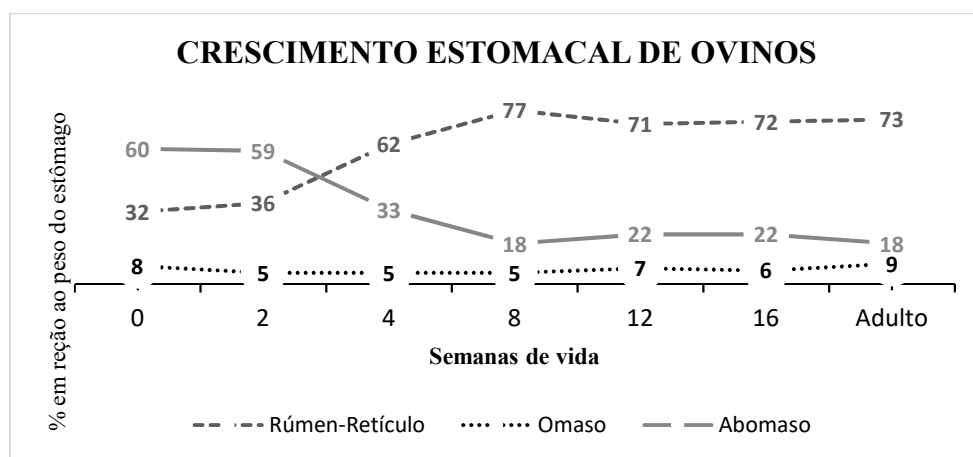


Figura 01.B: Porcentagem dos compartimentos gástricos de ovinos em relação ao peso estomacal total, durante o desenvolvimento corporal. (Adaptado de Lyford Jr, 1988)

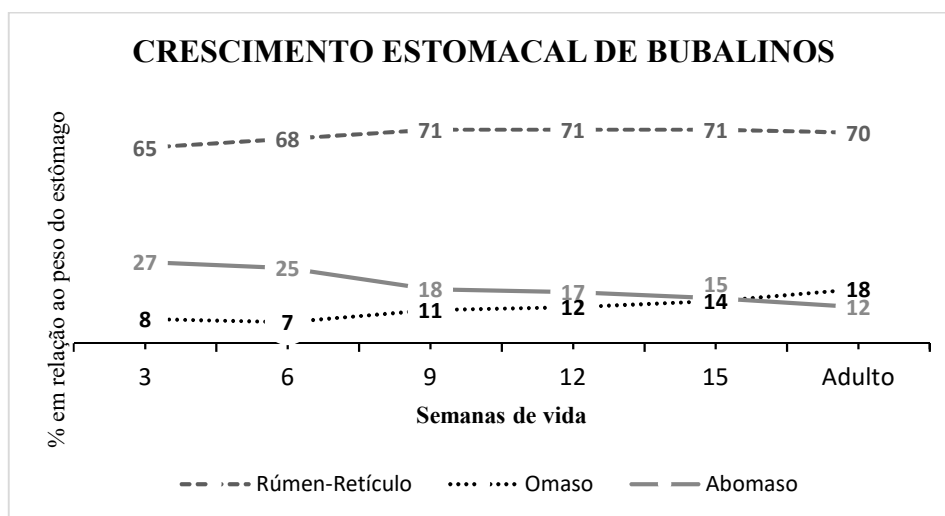


Figura 01.C: Porcentagem dos compartimentos gástricos de bubalinos em relação ao peso estomacal total, durante o desenvolvimento corporal. (Adaptado de Lyford Jr, 1988)

A colonização do sistema digestivo dos ruminantes jovens pelos microrganismos ocorre por contato da cria com a vagina e saliva da mãe, pelo bolo alimentar, pela cama e microbiota do ambiente, além de outros fatores como contato com outros animais, úbere, leite, saliva, urina, fezes e outras fontes de alimento (BALDWIN *et al.*, 2004).

Características do epitélio dos pré-estômagos

O epitélio que reveste os pré-estômagos possui características particulares, pois atuam nos processos fisiológicos da digestão e absorção, sendo que, esse epitélio é escamoso estriado com intensa cornificação (Fig. 02), com intensa ação protetora e mecânica (GRANDE e SANTOS, 2008). Devido a função absorptiva do epitélio, este possui em seu estrato basal células com organelas (vesículas, ribossomos, mitocôndrias e complexo de Golgi) que atuam na absorção dos produtos gerados pela fermentação (AGCC e amônia).

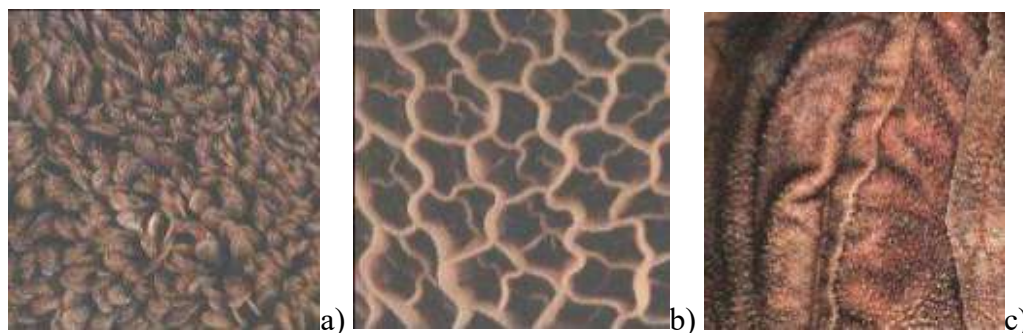


Figura 02: Mucosa e epitélio do rúmen (a), retículo (b) e omaso (c). (Fonte: Sandoval, 2016)

A musculatura dos pré-estômagos atua na motilidade, possuindo inervação parassimpática, sendo que seu desenvolvimento depende do tipo de dieta do animal, como já exposto acima, dietas a base de alimentos fibrosos desenvolvem a musculatura ruminal, devido ao aumento da motilidade do rúmen (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

O rúmen é o maior compartimento do estômago de um ruminante adulto, sendo dividido em sacos dorsal e ventral, separados por espaçamentos internos denominados pilares (BERCHIELLI *et al.*, 2006). Sendo que, possui projeções caudal, dorsal e ventral, caracterizado por sacos cegos dorsal e ventral.

O rúmen possui papilas cônicas projetadas para a luz a partir da membrana mucosa, essas papilas são formadas no centro por tecido conjuntivo coberto por epitélio, sendo que, possuem a função de aumentarem a superfície de contato da mucosa ruminal, para absorverem os produtos da fermentação. As papilas ruminais são visíveis a olho nu, sendo que seu formato e tamanho variam de acordo com a dieta (CUNNINGHAM, 1992). As papilas ruminais não são distribuídas uniformemente, sendo que em áreas com maior absorção há maior número delas, além de serem mais desenvolvidas nessas áreas.

O retículo é o menor compartimento do estômago dos ruminantes, possuindo o formato aproximadamente esférico, formado por membrana mucosa com numerosas pregas orientadas na forma de um retículo ou favo de mel. Esse compartimento seleciona as

partículas que saem do rúmen para passarem a diante do trato digestório do animal, sendo que, apenas partículas com aproximadamente 2 mm e alta densidade ($>1,2$ g/mL) passam pelo orifício retículo-omasal (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

O omaso possui formato ovoide com curvatura dorsal voltada para o fígado, sendo formado por pregas aderidas a curvatura maior com bordas livres e contato com o canal omasal. Esse compartimento possui alta capacidade de absorção, permitindo a reciclagem da água e minerais (como o sódio e fósforo) que retornam para o rúmen através da saliva (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

O abomaso corresponde ao estômago químico dos ruminantes, sendo formado por uma mucosa retorcida em dobras que formam um espiral. O abomaso secreta ácido clorídrico e enzimas digestivas que iniciam a digestão do alimento ingerido (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

Estabelecimento dos microrganismos no rúmen

A microbiota ruminal, que é composta por bactérias, protozoários e fungos, os quais estão distribuídos entre a fase sólida e a fase líquida do conteúdo ruminal (Fig. 03), interagem através de relações como, predação, competição, antibiose e mutualismo (ARCURI *et al.*, 2006). Para que os microrganismos se estabeleçam e se desenvolvam no rúmen, o hospedeiro (no caso o animal ruminante) deve oferecer condições favoráveis para microbiota ruminal (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

As condições que devem ser oferecidas pelo animal hospedeiro para o estabelecimento da microbiota no rúmen são: pH ideal entre 5,5 e 6,8, substrato constante para fermentação, temperatura ideal entre 38 e 42 °C, anaerobiose, potencial redutor e taxa de passagem constante da digesta (BERCHIELLI *et al.*, 2006), além da remoção dos produtos da fermentação (AGCC, CH₄, CO₂, entre outros gases). Além desses fatores, o rúmen deve oferecer suprimento de amônia e nitrogênio amoniacal, para que os microrganismos ruminais (Fig. 03) possam utilizar esses compostos na síntese de proteína microbiana (BERCHIELLI *et al.*, 2006).

A concentração ideal de N-NH₃ no rúmen, que possibilita o adequado desenvolvimento da população microbiana é de 5,0 mg/dL de fluido ruminal. Sendo que, a concentração de nitrogênio amoniacal depende da degradação das fontes proteicas e do equilíbrio entre a produção e utilização pela microbiota do rúmen (MANELLA *et al.*, 2003).

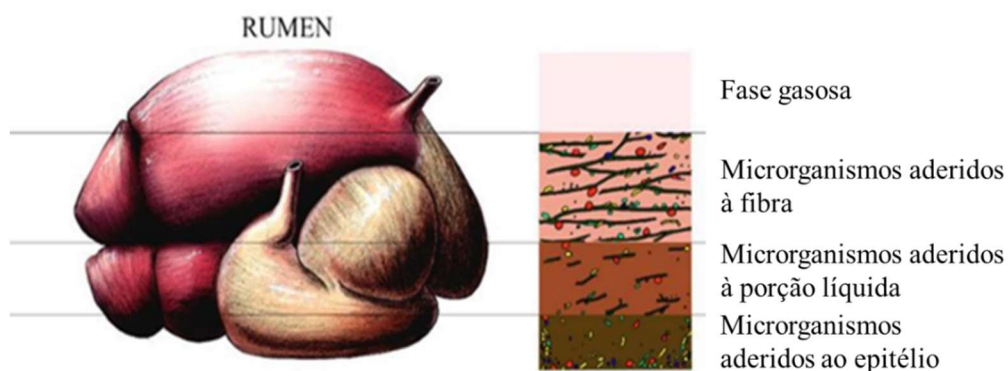


Figura 03: Nichos ocupados pelos microrganismos presentes no rúmen. (Adaptado de Romagnoli *et al.*, 2017)

Regulação neural e hormonal da motilidade, secreção e absorção do trato digestório

As funções motoras, de secreção e absorção do trato digestivo dos ruminantes são reguladas pela interação dos mecanismos de controle do sistema nervoso central e pelo sistema endócrino (ONÇALVES *et al.*, 2009), de maneira semelhante aos demais órgãos e sistemas do organismo (MARTINS *et al.*, 2016). Entretanto, há um segundo nível de regulação do trato digestório que é único desse sistema, sendo esse controle exercido por componentes nervosos e hormonais localizados na parede do aparelho digestivo (RODRIGUES *et al.*, 2008).

O controle exercido pelos componentes nervosos e hormonais localizados na parede do trato digestivo é intrínseco, permitindo ao sistema digestivo regular suas funções de maneira autônoma, baseado nas condições locais, tais como quantidade e tipo de alimento presente no lúmen (MARIEB e HOEHN, 2009). O controle que o sistema nervoso central exerce sobre o trato digestivo é secundário, pois esse sistema influencia o sistema intrínseco (nervoso e endócrino), os quais regulam diretamente as funções do trato gastrointestinal.

O sistema nervoso intrínseco contém um número de neurônios aproximadamente igual ao da medula, sendo formado por corpos celulares e neurônios localizados na parede do trato gastrointestinal. Os corpos celulares situados na parede do aparelho digestivo são arranjados em dois sistemas de gânglios, o plexo mioentérico e o plexo submucoso. O plexo mioentérico consiste em gânglios localizados entre as camadas musculares longitudinal e circular (ROMERO-TRUJILLO *et al.*, 2012). O plexo submucoso possui gânglios situados na camada submucosa do trato (Fig. 04).

O sistema nervoso entérico possui receptores, neurônios sensoriais, interneurônios e neurônios motores (RODRIGUES *et al.*, 2008; VEDOVATO *et al.*, 2014). A informação sensorial vem de mecanorreceptores localizados nas camadas musculares e de quimiorreceptores localizados na mucosa ruminal (ARAUJO-FERES, 2005; PATRICIO, 2012). Os mecanorreceptores são responsáveis por detectarem distensões do trato gastrointestinal, enquanto os quimiorreceptores detectam modificações químicas na luz do sistema digestivo (MOBIGLIA *et al.*, 2013).

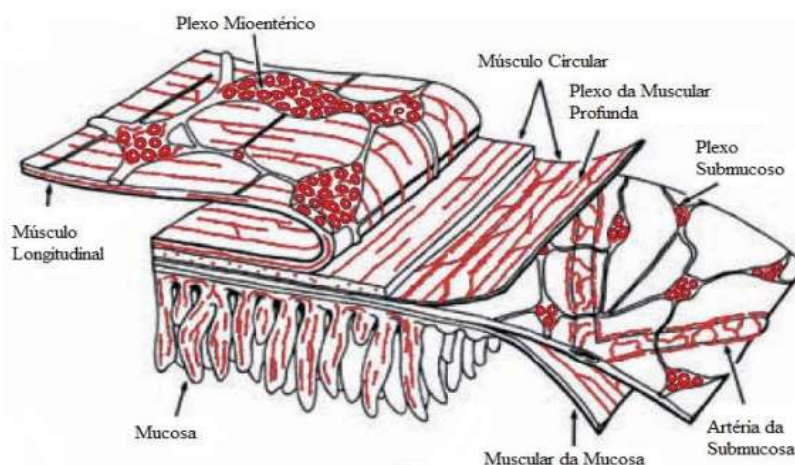


Figura 04: Representação estratificada da parede do trato digestivo. (Fonte: Furness, 2006)

O trato digestório também recebe inervação extrínseca do sistema nervoso autônomo, sendo essa conexão entre o sistema nervoso intrínseco e extrínseco feita pelos sistemas nervosos simpáticos e parassimpáticos (BORON e BOULPPAEP, 2015). O nervo vago é a principal inervação parassimpática do trato gastrointestinal, sendo que, a porção final do cólon recebe inervação da medula sacral, pelo nervo pélvico (RICHERSON, 2015).

O sistema gastrointestinal possui um sistema endócrino intrínseco, formado por uma grande variedade e número de células endócrinas, estas células formam grupos que originam glândulas (ROTTA, 2003). Porém, as células endócrinas gastrointestinais se encontram distribuídas por todo epitélio do trato digestivo.

As células endócrinas do sistema digestório se encontram localizadas entre as células da mucosa, tanto secretoras quanto absorptivas, essas células possuem glândulas secretoras que armazenam hormônios. Os hormônios são liberados na camada submucosa e não na luz do trato digestivo (GUYTON *et al.*, 2006). Quando são liberados, os hormônios tanto podem ser absorvidos pelo sistema vascular sanguíneo, sendo então transportados para fora do trato digestório, como podem difundir-se no líquido extracelular exercendo efeito sobre as células alvo locais.

Movimentos do sistema gastrointestinal

Os movimentos do trato digestório atuam sobre o alimento ingerido, exercendo funções como: propelir o alimento ao longo do trato digestivo, reter o alimento em locais específicos para que ocorra a digestão, absorção ou armazenamento, promover quebra física do alimento e misturar o alimento com as secreções digestivas (OLIVEIRA, 2016).

A motilidade do trato gastrointestinal consiste no relaxamento e contração da parede dos esfíncteres, correspondendo ao movimento do trato, a função da motilidade é triturar, misturar e fragmentar o alimento ingerido (BERNER *et al.*, 2004). A atividade da musculatura lisa do trato digestório é iniciada pelo mecanismo intrínseco localizado nesses músculos, sendo que, esse mecanismo é quem determina o ritmo das contrações, com exceção dos pró-ventrículos do estômago dos ruminantes, que são estimulados por nervos (RODRIGUES, 2018).

A apreensão e conseqüente deglutição do alimento formam a primeira parte do processo de movimentação do trato digestivo dos ruminantes, constituindo uma seqüência ordenada de eventos que misturam o bolo alimentar com a saliva, sendo então empurrado para os pré-estômagos (ANDRIGUETTO *et al.*, 2006).

O alimento após ser mastigado entra no segmento ruminoreticular, onde é submetido ao ataque microbiano e às forças de mistura e propulsão geradas pelas contrações coordenadas da musculatura destes compartimentos, movimentos mostrados esquematicamente na Fig. 05. De acordo com Dijkstra *et al.* (2005), estes movimentos dos estômagos dos ruminantes são coordenados não apenas para misturar a digesta, mas também para permitir a remoção de gases de fermentação por eructação, a regurgitação da digesta para ruminação.

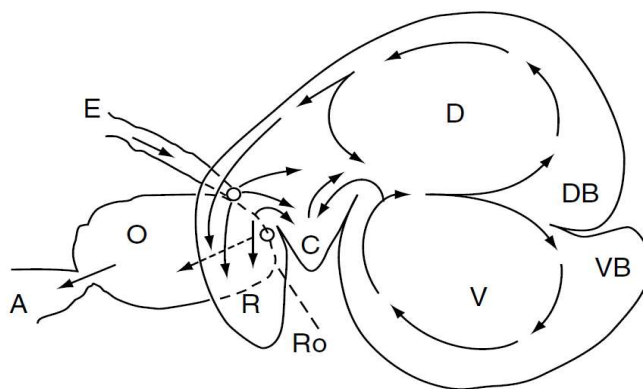


Figura 05: Movimento da digesta dentro do retículo, rúmen, omaso e abomaso.

(Fonte: Adaptado de Dijkstra *et al.*, 2005)

(E) esôfago, (R) Reticulo, (Ro) Orifício retículo omasal, (C) saco dorsal, (V) Saco ventral, (DB) saco cego caudoventral, (VB) saco cego caudodorsal, (O) Omaso e (A) abomaso.

O segmento ruminoreticular possui paredes musculares com extenso sistema nervoso, dando a esse segmento a capacidade de realizar movimentos com padrões complexos e coordenados (VAN CLEE *et al.*, 2009). O núcleo vagal dorsal do tronco cerebral possui um centro motor que controla e regula a atividade do rúmen-retículo, apesar desse segmento possuir um sistema nervoso intrínseco, o nervo vago possui papel fundamental na regulação da motilidade destes pré-estômagos (GARCIA NETO, 2018).

Os estímulos que desencadeiam os mecanismos de controle da motilidade iniciam-se na luz do retículo-rúmen. Os mecanorreceptores localizados nas paredes e, principalmente nos pilares, controlam o volume e a distensão do rúmen. Quando o rúmen é distendido moderadamente, ocorre o aumento da motilidade e da ruminação (NASCIMENTO, 2009).

Os demais segmentos do trato digestório têm a sua atividade motora controlada pelo mecanismo intrínseco, que funciona como um marca-passo na cobertura do músculo liso determinando o ritmo de contração (MOYES e SCHULTE, 2009). As contrações da musculatura lisa ocorrem através do potencial elétrico das células do músculo, por meio de dois mecanismos de despolarização: as ondas lentas, que são despolarizações espontâneas, lentas e transitórias do potencial de membrana, que podem ser conduzidas por longas distâncias do trato gastrointestinal; e os potenciais de pico ou espículas, que são despolarizações transitórias e mais rápidas que podem gerar ondas agudas e repetitivas.

Controle endócrino e regulação das secreções do trato digestório

O trato digestivo também possui um sistema de regulação endócrino, sendo que o trato gastrointestinal é o maior órgão endócrino do organismo. As células endócrinas estão presentes em todo o tecido gástrico, intestinal e pancreático, sendo que, essas células sintetizam e secretam hormônios em resposta a estímulos (RODRIGUES *et al.*, 2008).

Os hormônios sintetizados pelo sistema gastrointestinal podem agir de forma endócrina, parácrina, ou exócrina sendo liberados na corrente sanguínea (RODRIGUES *et al.*, 2008). Os hormônios sintetizados e liberados pelo trato digestivo são: a gastrina, colescistoquinina (CCK), secretina, motilina, enteroglucagon e o peptídeo YY

(RODRIGUES *et al.*, 2008). As células que secretam a gastrina, CCK e secretina estão localizadas no estômago e no duodeno, sendo que, a secreção desses hormônios é estimulada pela presença do alimento no lúmen do trato gastrointestinal, estando envolvidos na fase inicial da digestão gástrica e intestinal. As células que secretam enteroglucagon e peptídeo YY estão localizadas no jejuno e íleo, sendo esses hormônios responsáveis pelo retardo do esvaziamento gástrico e do trânsito intestinal (PEREIRA, 2010).

As secreções das glândulas do trato digestivo ocorrem em resposta a presença do alimento que percorre o tubo digestório. A secreção da saliva é estimulada pela presença do alimento, sendo que, o sistema nervoso autônomo (simpático e parassimpático) controla a produção e secreção das glândulas parótidas e submandibulares (APS e MERTENS, 2005; MESE e MATUSO, 2007).

As secreções gástricas são reguladas por vias afarentes e eferentes dos sistemas nervoso central e entérico, assim como por mecanismos neuroendócrinos e células do sistema imune que atuam nas vias autócrinas, parácrinas e hormonais (LIMA *et al.*, 2016). Essas vias convergem para as células de secreção ácida (células parietais ou oxínticas), que estão localizadas no epitélio do estômago e secretam ácido gástrico e fator intrínseco, essas células são semelhantes às interocromafins (responsáveis pela síntese de histamina, hormônio de estimulação parácrina da secreção ácida), células G das glândulas pilóricas, produtoras de gastrina, principal hormônio que estimula a secreção ácida e células D, responsáveis pela síntese de somatostatina, inibidor da secreção de HCl (SCHUBERT, 2000).

A secreção de pepsinogênio no estômago, forma inativa da enzima pepsina (responsável por iniciar a digestão da proteína), ocorre através da liberação de acetilcolina, estimulada pela presença do bolo alimentar na luz do estômago, os neurônios colinérgicos intramurais secretam esse neurotransmissor (acetilcolina), sendo esse o principal estímulo fisiológico da secreção de pepsinogênio (LIMA *et al.*, 2016).

A secreção do suco pancreático ocorre em três fases: cefálica, gástrica e intestinal, sendo que, os acinos e ductos pancreáticos possuem receptores para diversos hormônios e neurotransmissores que regulam essa secreção (GUYTON e HALL, 2011; LEE *et al.*, 2012). Os três principais estímulos para a secreção exócrina do pâncreas são: a acetilcolina, a colecistocinina e a secretina (GUYTON e HALL, 2011). Porém, além desses estímulos, diversos agentes humorais (como a secretina e pancreozimina) também atuam na regulação da secreção do suco pancreático, sendo que, o principal estímulo para a liberação desses agentes é a acidez do quimo que adentra no tubo.

O estímulo para a secreção dos hepatócitos e dos sais biliares, ocorre por ação da CCK, sendo os ductos biliares estimulados pela ação da secretina. A liberação dos sais biliares ocorre em resposta a digestão gástrica e, principalmente, devido a chegada de lipídeos no duodeno (LIMA *et al.*, 2016).

Mecanismos de absorção ruminal e intestinal do sistema digestivo de ruminantes

As taxas de produção dos ácidos graxos de cadeia curta variam com o tempo após a ingestão e com o tipo de alimento. Quando o alimento é a base de concentrado, a curva é

mais aguda e o pico de produção ocorre em torno de duas a três horas após a ingestão. De outro modo, quando a dieta é composta por forragens (volumoso), a curva de produção é menos aguda e o pico ocorre em torno de quatro a cinco horas após a ingestão (Fig. 06).

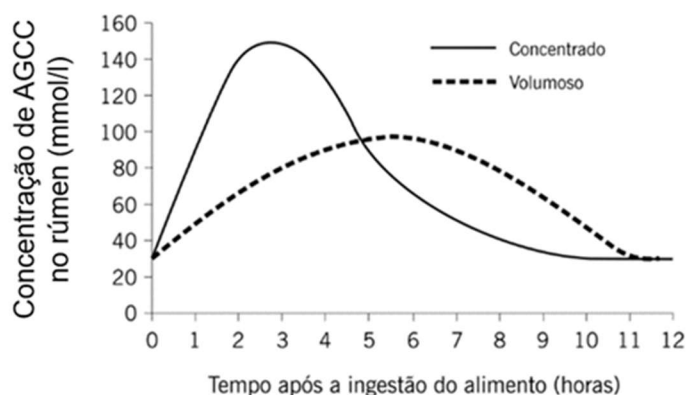


Figura 06: Curvas características de produção ruminal de ácidos graxos de cadeia curta (AGCC) em animais recebendo dietas à base de concentrado ou volumoso. (Fonte: Kozloski *et al.*, 2016)

A dieta, por sua vez, influencia tanto o volume total de AGCC, quanto o tipo de ácido graxo que é produzido em determinado tempo (Fig. 07), sendo o aumento do concentrado na dieta dos animais resultando em diminuição das proporções de butirato e acetato ruminal.

A absorção a nível ruminal de ácidos graxos de cadeia curta (AGCC) e NH_3 ocorre por difusão de forma passiva, visto que, tanto os AGCC quanto a amônia se encontram na forma dissociada, e a concentração sanguínea desses compostos é menor do que no líquido ruminal. O pH do líquido ruminal interfere na absorção tanto dos AGCC quanto do NH_3 , sendo que, a absorção de AGCC aumenta com a diminuição do pH, já a absorção de amônia é maior em pH mais alto (KOZLOSKI, 2002).

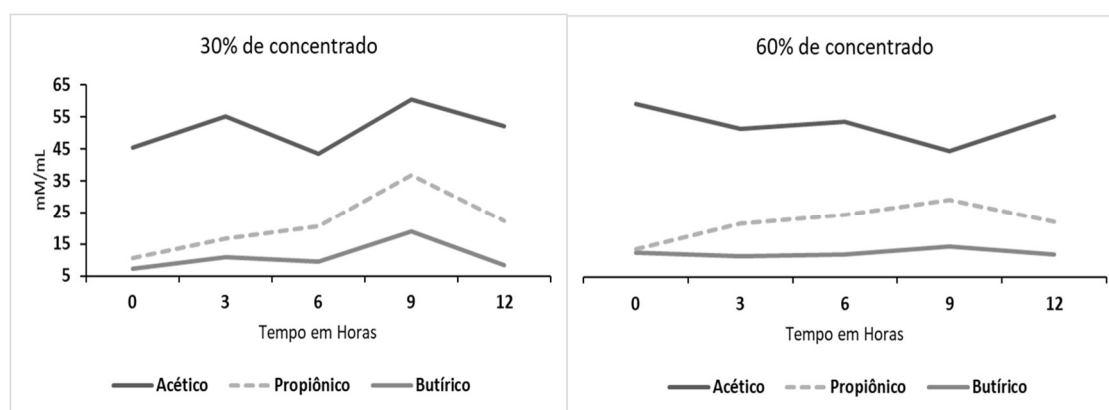


Figura 07: Concentrações (mM/mL) dos ácidos acéticos, propiônico e butírico no líquido ruminal de vacas alimentadas com diferentes teores de concentrado em função do tempo (h) pós-prandial. (Fonte: Adaptado de Goularte *et al.*, 2011)

A absorção intestinal de glicose em ruminantes ocorre por meio de transporte ativo, envolvendo a entrada de sódio, por meio de uma proteína transportadora de

glicose/Na⁺. Os lipídeos são absorvidos na forma de ácidos graxos esterificados (triglicerídeos, fosfolipídeos, e ésteres de colesterol) nos enterócitos, sendo que, uma pequena parte de ácidos graxos livres entram na circulação portal (TREVIAZN e KESSLER, 2009). Os lipídeos esterificados são absorvidos pelo sistema linfático, na forma de quilomicrons ou lipoproteínas de muito baixa densidade (VLDL).

As proteases luminiais e peptidases da borda em escova hidrolisam as proteínas que chegam ao duodeno, sendo que, da ação dessas enzimas resultam tri e dipeptídeos e aminoácidos livres, sendo estes absorvidos através da membrana luminal ou borda em escova dos enterócitos (SANIOTO, 2016). No intracelular, por ação das peptidases citosólicas, os tripeptídeos e os dipeptídeos são hidrolisados a aminoácidos.

Os aminoácidos são transportados por vários sistemas onde células não epiteliais estão envolvidas, na membrana luminal existem no mínimo sete sistemas de transporte de aminoácidos conhecidos, sendo que, esses sistemas possuem afinidades pouco específicas com os diversos tipos de aminoácidos (SANIOTO, 2016). Aproximadamente 10 % dos aminoácidos que adentram o meio intracelular dos enterócitos, tanto os transportados como aminoácidos livres como os hidrolisados pelas peptidases citosólicas, a partir dos di e tripeptídeos, são utilizados pelas células dos enterócitos para síntese proteica (SANIOTO, 2016).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os ruminantes podem utilizar em sua dieta uma variedade de alimentos, dos quais se destacam os carboidratos fibrosos, tornando animais diferenciados por conseguirem degradar a fibra, através da microbiota existente no rúmen. Essa fibra é de fundamental importância para manter as condições ideais dentro do rúmen e conseqüentemente manter a saúde do ruminante.

Existe uma variedade de funções neuro-hormonais presentes na digestão dos alimentos, a regulação da motilidade destes pré-estômagos depende do sistema nervoso central, a liberação de hormônios irá agir na degradação gástrica e intestinal, além do retardo do esvaziamento gástrico e do trânsito intestinal. A complexa participação desses hormônios irá garantir a degradação e absorção dos alimentos, dos quais são fundamentais para o desenvolvimento e produção dos animais ruminantes.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, K.L.; NAGARAJA, T.G.; MORRILL, J.L. Ruminant metabolic development in calves weaned conventionally or early. *Journal of Dairy Science*, v.70, n.5, p.1000-1005, 1987.
- ANDRIGUETTO, J.M.; PERLY, L.; MINARDI, I.; GEMAE, A.; FLEMMING, J.S.; SOUZA, G.A.; BONA FILHO, A. *Nutrição Animal*. Volume 1. São Paulo: Nobel, 1ª ed., 2006. 384p.

APS, J.K.M.; MARTENS, L.C. The physiology of saliva and transfer of drugs into saliva. *Forensic Science International*, v.150, n.2-3, p.119-131, 2005.

ARAUJO-FEBRES, O. Factores que afectan el consumo voluntario en bovinos a pastoreo en condiciones tropicales. IX Seminario de pastos y forrajes. Facultad de Agronomía. Zulia, 2005.

ARCURI, P.B.; LOPES, F.C.F.; CARNEIRO, J.C. Microbiologia do Rúmen. In: BERCHIELLI, T.T.; PIRES, A.V.; OLIVEIRA, S.G. *Nutrição de Ruminantes*, Jaboticabal: Funep, p.111-141, 2006.

AZEVEDO, R.A.; ARAÚJO, L.; DUARTE, D.V.; CRUZ, M.S.; COSTA, S.F.; OLIVEIRA, N.J.; DUARTE, D.V.L.; GERASEEV, L.C. Desenvolvimento do trato digestivo de bezerros leiteiros criados em sistema de aleitamento fracionado. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, v.33, n.7, p.931-936, 2013.

BALDWIN, R.L. Use of isolated ruminal epithelial cells in the study of rumen metabolism. *Journal of Nutrition*, (suplement), v.128, p.293-296, 1998.

BALDWIN, R.L.; McLEOD, K.R.; KLOTZ, J.L.; HEITMANN, R.N. Rumen development, intestinal growth and hepatic metabolism in the pre-and postweaning ruminant. *Journal of Dairy Science*, v.87, p.55-65, 2004.

BERCHIELLI, T.T.; PIRES, A.V.; OLIVEIRA, S.G. *Nutrição de ruminantes*. 2006. 616p.

BERNER, R.M.; LEVY, M.N.; KOEPPEN, B.M.; STANTON, B.A. *Fisiologia*. 5ª ed., Editora Elsevier, Rio de Janeiro, 2004. 258p.

BORON, W.F.; BOULPAEP, E.L. *Fisiologia Médica*. 2ª ed., Elsevier Brasil, 2015. 1352p.

CARVALHO, P.A.; SANCHEZ, L.M.B; VIÉGAS, J.; VELHO, J.P.; JURIS, G.C.; RODRIGUES, M.B. Desenvolvimento de Estômago de Bezerros Holandeses Desaleitados Precocemente. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.32, n.6, p.1461-1468, 2003.

COSTA, R.G.; RAMOS, J.L.F.; MEDEIROS, A.N.; BRITO, L.H.R. Características morfológicas e volumétricas do estômago de caprinos submetidos a diferentes períodos de alimento. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science*, v.40, supl. 2, p.118-125, 2003.

CUNNINGHAM, J.G. *Tratado de Fisiologia Veterinária*. Rio de Janeiro: 4ª ed., Guanabara Koogan, 1992. 454p.

DIJKSTRA, J.; FORBES, J.M. FRANCE, J. Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism. 2ª ed., Wallingford, United Kingdom: CAB International, Scientific Book or Proceedings, 2005. 746P.

GOULARTE, S.R.; ÍTAVO, L.C.; SANTOS, G.T.; ÍTAVO, C.C.B.; OLIVEIRA, L.C.; FAVARO, S.P.; DIAS, A.M.; TORRES JUNIOR, R.A.A.; BITTAR, C.M. Ácidos graxos voláteis no rúmen de vacas alimentadas com diferentes teores de concentrado na dieta. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.63, n.6, p.1479-1486, 2011.

FELL, B.F.; KAY, M.; WHITELAW, F.G.; BOYNE, R. Observations on the development of ruminal lesions in calves fed on barley. *Research in Veterinary Science*, v.9, n.5, p.458-470, 1968.

FURLAN, R.L.; MACARI, M.; FARIA FILHO, D. Anatomia e fisiologia do trato gastrointestinal. *Nutrição de Ruminantes*. Jaboticabal. FUNEP, 1ª ed., p.1-23, 2006.

FURNESS, J. *The enteric nervous system*. Massachusetts: s.n., Blackwell Publishing, 2006. 274p.

GARCIA NETO, A.F. Ruminite, abscessos hepáticos e enfermidades podais em bovinos: avaliação dos achados após o abate. 94P. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal), Universidade Federal de Goiás. 2018.

GONÇALVES, L.C.; BORGES, I.; FERREIRA, P.D.S. Alimentação de gado de leite. Belo Horizonte: FEPMVZ, 1ª ed., 2009. 412 p.

GRANDE, P.A.; SANTOS, G.T. O uso do perfil metabólico na nutrição de vacas leiteiras. Núcleo Pluridisciplinar de Pesquisa e Estudo da cadeia Produtiva do Leite, 2008. Disponível em: <http://sites.uem.br/nupel/nutricao-e-manejo-animal/pasta-pdf/o-uso-do-perfil-metabolico-na-nutricao-de-vacas-leiteiras/view>

GUYTON, A.C.; HALL, J.E.; GUYTON, A.C. *Tratado de fisiologia médica*. 11ª ed., Elsevier Brasil, 2006. 1115p.

GUYTON, A.C.; HALL, J.E. Funções secretoras do trato alimentar. In: *Tratado de Fisiologia Médica*. 13ª ed., Elsevier, 2011. 1176p.

HERDT, T. Fisiologia gastrointestinal e metabolismo. p.231 In: CUNNINGHAM, J.G.

Tratado de Fisiologia Veterinária; Rio de Janeiro: 4ª ed., Guanabara Koogan, 2004. 579 p.

ITAVO, C.C.B.F.; SOUZA, S.R.M.B.O.; DIAS, A.M.; COELHO, E.M.; MORAES, M.G.; SILVA, F.F.; Avaliação da produção de bezerros em confinamento ou em suplementação exclusiva. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.59, n.4, p.948-954, 2007.

KÖNIG, H.E.; LIEBICH, H.G. *Anatomia dos Animais Domésticos: Texto e Atlas Colorido*. 6ª ed., Artmed Editora, 2016. 824p.

KOZLOWSKI, J.A.; KITS, K.D.; STEIN, L.Y. Complete genome sequence of nitrosomonas ureae strain nm10, an oligotrophic group 6a nitrosomonad. *Genome Announc*, v.4, n.2, p.94-116, 2016.

LEE, M.G.; OHANA, E.; PARK, H.W.; YANG, D.; MUALLEM, S. Molecular mechanism of pancreatic and salivary gland fluid and HCO-3 secretion. *Physiology Revisit*, v.92, p.39-74, 2012.

LIMA, V.; MELO, I.M.; ARAÚJO, V.M.A.; DINIZ FILHO, J. Fisiologia das secreções salivares e gastrintestinais. s/n., 2016. 44p.

LUCCI, C.S. *Bovinos leiteiros jovens*. São Paulo: s/n., Nobel/Edusp, 1989. 371p.

LYFORD Jr., S.J. Growth and development of the ruminant digestive system. In: The Ruminant Animal. Digestive Physiology and Nutrition. Englewood Cliffs, 1ª ed., New Jersey: Prentice Hall, p.44-63, 1988.

MANELLA, M.Q.; LOURENÇO, A.J.; LEME, P.R. Recria de bovinos nelore em pastos de *Brachiaria brizantha* com suplementação proteica ou com acesso a banco de proteína de *Leucaena leucocephala*. Características de fermentação ruminal. Revista Brasileira de Zootecnia, v.32, n.4, p.1002-1012, 2003.

MARIEB, E.N.; HOEHN, K. Anatomia e Fisiologia, 3ª ed., Art Med Editora. 2009. 547p.

MARTINS, C.B.; DEMINICIS, B.B.; MOREIRA, G.R.; MENDONÇA, P.P. Tópicos especiais em especiais em Ciência Animal IV. 1ª ed., Alegre, ES: CAUFES, 2016. 483p.

MESE, H.; MATSUO, R. Salivary secretion, taste and hyposalivation. Journal of Oral Rehabilitation, v.34, n.10, p.711-723, 2007.

MOBIGLIA, A.M.; CAMILO, F.R.; FERNANDES, J.J.R. Comportamento ingestivo e alguns reguladores de consumo em bovinos de corte. PUBVET, v.7, p.1653-1790, 2013.

MOYES, C.D.; SCHULTE, P.M. Princípios de fisiologia animal. 2ª ed., Artmed Editora, 2009. 938p.

NASCIMENTO, P.M.L.; FARJALLA, B. Consumo voluntário de bovinos-Bovines voluntary intake. RedVet, v.10, n.10, 2009.

NOSCHANG, J.P.; SCHMIDT, A.P.; BRAUNER, C.C. *Saccharomyces cerevisiae* na nutrição de ruminantes: Revisão. PUBVET, v.13, n.2, p.1-8, 2019.

OLIVEIRA, G.O. Fisiologia básica. 1ª ed., INTA, p.184, 2016.

OLIVEIRA, J.S.; ZANINE, A.M.; SANTOS, E.M. Diversidade microbiana no ecossistema ruminal. Revista Eletrônica de Veterinária, v.8, n.6, p.1-12, 2007.

OLIVEIRA, V.S.; SANTANA NETO, J.A.; VALENÇA, R.L. Características químicas e fisiológicas da fermentação ruminal de bovinos em pastejo—Revisão de Literatura. Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária, v.19, n.20, p.1-21, 2013.

PAGANI, J.A.B. Timpanismo em ruminantes. Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária, Garça, v.6, n.10, p.1-6, 2008.

PATRÍCIO, A.M.P.C. As Principais Afecções Gástricas dos Bovinos. 2012. 107p. Dissertação de Mestrado. Mestrado Integrado em Medicina Veterinária conferido pela Universidade Lusófona de Humanidades e Tecnologias, 2012.

PEREIRA, J.G. Imunolocalização de hormônios em células endócrinas do esôfago, estômago e duodeno do muçua Kinosternon scorpioides (Kinosternidae). 2010. 86p. Tese de doutorado em Medicina Veterinária, pela Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista, 2010.

RICHERSON, G.B. O sistema nervoso autônomo. 2ª ed., Fisiologia Médica, 2015. 351p.

RODRIGUES, S.S.; FONSECA, C.C.; DAS NEVES, M.T.D. Células endócrinas do sistema gastroenteropancreático: Conceitos, distribuição, secreções, ação e controle. Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR, v.8, n.2, p.171-180, 2008.

RODRIGUES, I.A. Aspectos semiológicos da obstrução intestinal em bovinos e relato de obstrução por fitobezoar. 2018. 35p. Trabalho de conclusão de curso. Bacharel em Medicina Veterinária concedido pela Universidade Federal da Paraíba, 2018.

ROMAGNOLI, E.M.; KMIT, M.C.P.; CHIARAMONTE, J.B.; ROSSMANN, M.; MENDES, R. Ecological Aspects on Rumen Microbiome. In: Diversity and Benefits of Microorganisms from the Tropics. Springer, Cham, 1^a ed., p.367-389, 2017.

ROMERO-TRUJILLO, J.O.; FRANK-MÁRQUEZ, N.; CERVANTES-BUSTAMANTE, R.; CADENA-LEÓN, J.F.; MONTIJO-BARRIOS, E.; ZÁRATE-MONDRAGÓN, F.; CÁZARES-MÉNDEZ, J.M.; RAMÍREZ-MAYANS, J. Sistema nervioso entérico y motilidad gastrointestinal. Acta pediátrica de México, v.33, n.4, p.207-214, 2012.

ROTTA, M.A. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura. In: V Embrapa Pantanal-Documents (INFOTECA-E), 2003.

SANDOVAL, O.R.E. Exploración Clínica del Aparato Digestivo (Rumiantes). 2016. Disponível em: <https://www.slideshare.net/oscarrespinozasandoval/exploracin-clnica-del-aparato-digestivo-rumiantes>. Acessado em 12 de maio de 2019.

SANIOTO, S.M.L. Digestão e absorção de nutrientes orgânicos. Sistema Digestório: Integração Básico-Clínica. s/n., Editora Edgard Blucher, São Paulo, p.838, 2016.

SANTOS, L.C. Desenvolvimento de papilas ruminais. PUBVET, v.2, n.40, 2008.

SCHUBERT, M.L. Gastric secretion. Current Opinion in Gastroenterology, v.16, n.6, p.463-468, 2000.

SILVA, J.F.C.; LEÃO, M.I. Fundamentos de nutrição dos ruminantes. Piracicaba: 1^a ed., Livroceres, 1979. 384p.

STAMEY, J.A.; JANOVICK GURETZKY, N.A.; DRACKLEY, J.K. Influence of starter protein content on growth of dairy calves in an enhanced early nutrition program. Journal of Dairy Science, v.88, p.254-261, 2005.

STOBO, I.J. F.; ROY, J.H.B.; GASTON, H.J. Rumen development in the calf: 2. The effect of diets containing different proportions of concentrates to hay on digestive efficiency. British Journal of Nutrition, v.20, n.2, p.189-215, 1966.

TREVIZAN, L.; KESSLER, A.M. Lipídeos na nutrição de cães e gatos: metabolismo, fontes e uso em dietas práticas e terapêuticas. Revista Brasileira de Zootecnia. v.38, Supl. Especial, p.15-25, 2009.

VALADARES FILHO, S.C.; PINA, D.S. Fermentação ruminal. Nutrição de ruminantes, v.2, p.161-189, 2006.

VAN AMBURGH, M.; DRACKLEY, J. Current perspectives on the energy and protein requirements of the pre-weaned calf. In: Garnsworthy P.C. (Ed.), Calf and Heifer Rearing:

principles of rearing the modern dairy heifer from calf to calving. 1^a ed., Nottingham University Press, Nottingham, p.67-82, 2005.

VELAYUDHAN, B.T.; DANIELS, K.M.; HORREL, D.P.; HILL, S.R.; MCGILLIARD, M.L.; CORL, B.A.; JIANG, H.; AKERS, R.M. Developmental histology, segmental expression, and nutritional regulation of somatotropic axis genes in small intestine of preweaned dairy heifers. *Journal of Dairy Science*, v.91, p.3343-3352, 2008.

VAN CLEEF, E.; PATIÑO, R.; NEIVA JR, A. SERAFIM, R.; REGO, A.; GONÇALVES, J. Distúrbios metabólicos por manejo alimentar inadequado em ruminantes: novos conceitos. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, v.1, n.2, p.319-341, 2009.

VAN SOEST, P.J. *Nutritional ecology of the ruminant*. New York: 2^a ed., Cornell University Press. 1994. 476pp.

VEDOVATO, K.; TREVIZAN, A.R.; ZUCOLOTO, C.N.; BERNARDI, M.D.L.; ZANONI, J.N.; MARTINS, J.V.C.P. O eixo intestino-cérebro e o papel da serotonina. *Arquivos de Ciências da Saúde da UNIPAR*, v.18, n.1, p.33-42, 2015.

WEIGAND, E.; YOUNG, J.W.; MCGILLIARD, A.D. Volatile fatty acid metabolism by rumen mucous from cattle fed hay or grain. *Journal of Dairy Science*, v.58, p.1294-1300, 1975.