

Estimación de la cinética de las partículas sólidas y flujo líquido de la ingesta en rumiantes

Dr. Héctor González García ¹, Dr. Hugo. E. Hernández Contreras ², y Dr. Orestes La O León ³

^{1/} Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, México ^{2/} Universidad Mundial, Campus La Paz, Baja California Sur, México ^{3/} Instituto de Ciencia Animal, Cuba.

Contenido

Generalidades.....	3
Definiciones asociadas con la cinética digestiva.....	5
Flujo de la ingesta y digestión ruminal.....	6
Cinética digestiva en rumiantes.....	10
Marcadores.....	11
Factores que afectan a la tasa de pasaje.....	15
Características de los animales.....	15
Características del alimento.....	17
Efecto del pasaje sobre la utilización de los nutrientes.....	20
Fase líquida de la ingesta.....	22
Metodología para estimar la cinética de la fracción líquida.....	23
Fase sólida.....	24
Modelos matemáticos.....	27
Metodología para estimar la cinética de la fracción sólida.....	33
Bibliografía a consultar.....	38

Lista de Abreviaturas

% = Porcentaje
/h = por hora(s)
° C = Grado(s) Celsius
Co = Cobalto
EDTA = Ácido Etildiaminotetracetato disódico
FDN = Fibra detergente neutro
g = Gramo(s)
h = hora(s)
K₁ = Velocidad de salida de las partículas fuera del rumen
K₂ = Velocidad de salida de las partículas fuera del ciego y colon proximal
Kd = Tasa de digestión
Kg = Kilogramo(s)
Kp = Tasa de pasaje
ml = Mililitro(s)
mm = milímetro(s)
MO = Materia orgánica
MS = Materia seca
msnm = metros sobre el nivel del mar
PV = Peso vivo
rpm = Revoluciones por minuto
TT = Tiempo de tránsito
TGI = Tubo gastrointestinal
TMR = Tiempo medio de retención
TMRT = Tiempo medio de retención total
Cr = Cromo
mg = Miligramo(s)
TMRC = Tiempo medio de retención compartamental
Yb = Iterbio
CMS = Consumo de materia seca
AGV = Ácidos grasos volátiles
FDNi = FDN indigestible
FDNpd = FDN potencialmente degradable
ln = Logaritmo natural
ATP = Adenosín trifosfato
CNCPS = Sistema de carbohidratos y prtoteína neta de Cornell

Generalidades

Los procesos de simulación (modelos) aplicados a la nutrición de rumiantes que involucran el control del consumo de alimento y el suministro de nutrientes para el animal son una herramienta ampliamente utilizada en la actualidad para tener un mejor entendimiento de los mecanismos físicos y químicos que se llevan a cabo en el mismo así como para evaluar los resultados esperados al ejecutar diversas asunciones, además del desarrollo de un marco mecanístico capaz de hacer una predicción más precisa.

Existen dos tipos de modelos: la cinética de la ingesta y los modelos metabólicos. El primer tipo se relaciona con la predicción del consumo y la digestión, y asume que la tasa de consumo está limitada por la disminución en el volumen de la ingesta ruminal debido a la velocidad o tasa de la digestión (K_d) y del pasaje (K_p). El segundo tipo se basa en la producción, la absorción y la utilización de nutrientes por vía microbiana y el metabolismo del animal. Los modelos se desarrollan a principios de los años setenta del siglo pasado mediante los trabajos clásicos de Baldwin *et al.* (1970) y Waldo *et al.* (1972). El primero se sustentó en la fermentación y en la predicción de los productos finales de la misma, y considera a la digestión como un proceso de segundo orden afectado por la masa microbiana. Por otra parte, el modelo simple de Waldo *et al.* (1972) se relacionó con la desaparición de la celulosa más que con los productos finales de la fermentación, separando además a la celulosa en una fracción potencialmente digestible por los microbios y una fracción indigestible. El substrato, fue así definido biológicamente más que químicamente, y las K_d y K_p que se asumieron como de primer orden.

El valor nutritivo del forraje consumido por los rumiantes es influenciado tanto por la tasa a la cual se degrada en el rumen, como por la tasa de la remoción física del mismo (pasaje). Este proceso está determinado en una parte considerable, no sólo por la liberación de nutrientes en el rumen a partir de los microorganismos que ahí se encuentran, sino también por la cantidad de forraje que el animal puede consumir; lo anterior es el eje central para conocer el comportamiento de este tipo de animales (Krizsan *et al.*, 2010). Todos los estudios de la función ruminal están diseñados para entender parte de las complejas interacciones entre el animal, su dieta y su medioambiente, las cuales controlan la degradación y el pasaje de los componentes alimenticios fuera de este compartimiento (González *et al.* 2004; Huhtanen *et al.*, 2006).

Por medio de un modelo simplificado de la dinámica de digestión y pasaje en rumiantes se puede apreciar las posibles aplicaciones del resultado de la K_p en la nutrición animal. En este modelo (Ellis *et al.*, 1979), el alimento ingerido se divide en: pared celular digerible, pared celular indigestible y contenido celular. La mayor parte del contenido celular que entra al tubo digestivo desaparece por digestión con una tasa de velocidad (K_d). El contenido celular que desaparece por pasaje (K_p) es pequeño y hace que esta fracción del alimento se considere de una disponibilidad nutritiva casi total y uniforme. La porción digerible de la pared celular (fibra detergente neutro; FDN) puede desaparecer del rumen por K_d y K_p , pero la fracción indigestible de la pared celular sólo puede desaparecer por K_p (Figura 1; Lascano y Quiroz, 1990). En el caso de los forrajes, la pared celular constituye la fracción que tiene mayor influencia en el flujo de la ingesta y por ende en el consumo voluntario (Huhtanen *et al.*, 2006), que es el factor principal que determina la productividad del animal. Para incrementar el consumo es necesario que el animal pueda recambiar constantemente el contenido ruminal por medio de la reducción del tamaño del forraje (Welch, 1982).

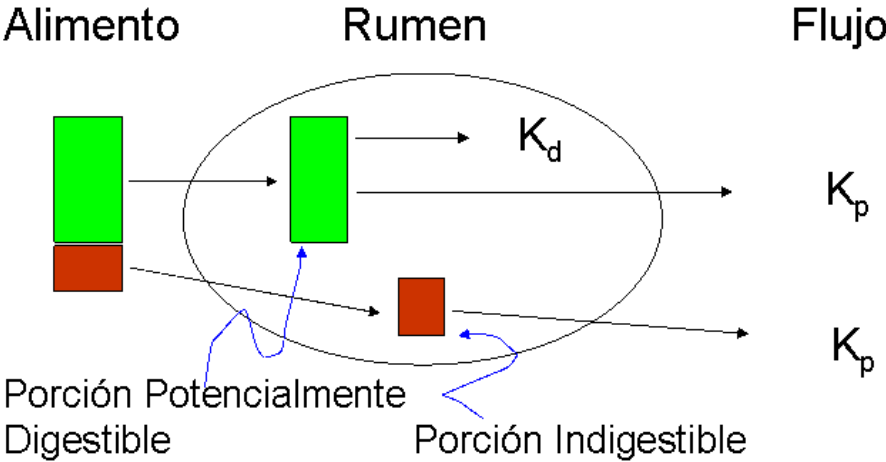


Figura 1. Modelo de la dinámica de digestión y pasaje de la fibra detergente neutra en rumiantes.

El tiempo de retención en el rumen es la suma de dos procesos, resultando en una retención selectiva de partículas. El primero es un proceso basado en la edad o tiempo sobre la masticación y la fermentación (alteración del tamaño de partícula, densidad, etc.) y esto es requerido para entrar al segundo proceso, el cual es el simple escape pasivo del rumen (Ellis *et al.*, 1999). La FDN no es un componente homogéneo, debido a que la FDN indigestible (FDNi) y la FDN potencialmente digestible (FDNpd) tienen diferentes Kd y Kp (Huhtanen *et al.*, 2007). La mayor Kp de la FDNi comparada a la de la FDNpd para la fracción de las partículas pequeñas, indican que la FDNpd es selectivamente retenida en el rumen (Rinne *et al.*, 2002; Huhtanen *et al.*, 2007; Bayat *et al.*, 2010).

En rumiantes es cada vez más importante el estudio de la cinética de la ingesta a través del tubo gastrointestinal (TGI), con el propósito de un mejor entendimiento de los procesos digestivos que ocurren en este sistema de múltiples compartimentos; diversos autores han revisado la cinética de la ingesta en rumiantes (Blaxter *et al.*, 1956; Matis, 1972; Grovum y Williams, 1973; Ellis *et al.*, 1979, 1994, 1999 y 2002; Dhanoa *et al.*, 1985; France *et al.*, 1985; Pond *et al.* 1988; Quiroz *et al.*, 1988; Lallés *et al.*, 1991; Faichney, 1993; Mertens 1993 a y 1993 b; Huhtanen y Kukkonen, 1995; Wylie *et al.*, 2000; Huhtanen y Hirstov, 2001; Lund, 2002; Lund *et al.*, 2006; Huhtanen *et al.*, 2006; Krizsan *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2015).

Una precisa descripción de la cinética del pasaje de la ingesta es esencial para describir el grado y los mecanismos que controlan la fermentación en el rumen, y más específicamente para predecir la producción de ácidos grasos volátiles (AGV) y la eficiencia de la síntesis de proteína microbial (Dijkstra *et al.*, 2007), así como también del llenado del rumen y de la regulación del consumo de materia seca (CMS; Jung y Allen, 1995). La Kp estimada es usada en el cálculo de la digestibilidad ruminal de las fracciones de carbohidratos y proteínas en los modelos compartamentales de ganado lechero (NRC, 2001; Fox *et al.*, 2004).

Definiciones asociadas con la cinética digestiva

La tasa de desaparición también se llama tasa de alimentación, y es igual al CMS dividido por el contenido de la materia seca (MS) en el rumen. La tasa de desaparición combina el efecto de la Kp y de la Kd, con un promedio de 5 a 6 % por hora (Hernández, 1994).

El pasaje o tránsito se refiere al flujo de residuos no digeridos a través del TGI (Van Soest, 1994). La tasa de pasaje también se denomina tasa de intercambio o tasa de dilución de la ingesta líquida. Es igual a la proporción de los residuos no digeridos de una toma de alimento que pasa por un punto determinado en un lapso de tiempo (Faichney, 2005). Se calcula como el flujo de residuos no digeridos en el rumen dividido por el volumen ruminal, con un promedio de 2 a 3 % por hora (González, 1996).

El tiempo de retención o tiempo de intercambio (recambio) se define como el tiempo promedio que las partículas de la ingesta permanecen en el rumen (Ellis *et al.*, 1999), y usualmente se calcula como el recíproco de la K_p , y está directamente relacionada con el consumo de alimento (Ellis *et al.*, 1994).

La K_d se define como la proporción de la fracción digestible de un alimento o nutriente contenido en el mismo que se digiere en un determinado lapso de tiempo. Se calcula matemáticamente como la diferencia entre la tasa de desaparición y la K_p ; y se mide comúnmente con la digestión *in vitro* o *in situ* (González, 1996).

Flujo de la ingesta y digestión ruminal

Los rumiantes son animales capaces de utilizar alimentos fibrosos (forrajes) y transformarlos en diversos productos (carne, leche, etc.) de utilidad para la población mundial. La mayor ventaja de éstos sobre los animales monogástricos (un solo estómago) es su habilidad para utilizar los constituyentes de la pared celular de las plantas (Van Soest, 1994). Lo anterior se basa en que su sistema digestivo está compuesto por cuatro compartimentos (rumen, retículo, omaso y abomaso) y, además cuentan con el proceso de rumia (reducción del tamaño de partícula). El rumen es el más grande de ellos, y en él se encuentran diversos microorganismos [bacterias, protozoarios, hongos] que viven en simbiosis con el animal, los cuales degradan el alimento a través de su fermentación en este sitio (Owens y Goetsch, 1994; Figura 2).

El resultado de las actividades físicas y microbiológicas que se llevan a cabo en el rumen se denomina fermentación ruminal, la cual transforma los componentes de la dieta en productos que son de utilidad, como los AGV, la proteína microbiana y las vitaminas del complejo B, o bien inútiles directamente (metano, bióxido de carbono) o incluso nocivos como el amoníaco en exceso para el animal huésped (Owens y Goetsch, 1994).

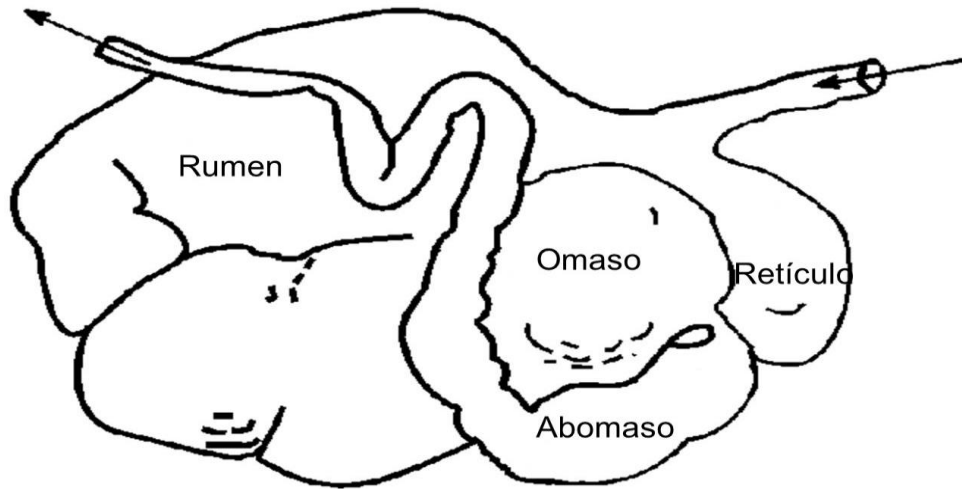


Figura 2. Sistema digestivo del rumiante.

La degradación microbiana de los constituyentes de la pared celular (digestión) es un proceso relativamente lento y presenta dos resultantes: un gran tiempo medio de retención (TMR) de las partículas alimenticias en el rumen, lo que incrementa su uso, pero restringe el consumo de alimento, esto se debe a que el consumo de forrajes es limitado mayormente por la capacidad del rumen (Mertens, 1987; Pond *et al.*, 1988; Lechner-Doll y Engelhardt, 1989).

El grado de digestión del alimento está en función de la velocidad K_d y del tiempo de exposición del material a la actividad digestiva. La velocidad K_p de la ingesta fuera del rumen es de primordial interés en estos animales. El flujo de las partículas de los forrajes para salir del rumen se encuentra asociado con el grado de la digestión de los constituyentes de la pared celular del forraje, lo cual resulta en una forma de regulación del consumo voluntario en los animales (Curtis *et al.*, 1994; Krizsan *et al.*, 2010).

El flujo de la ingesta se puede medir en términos de velocidad, tasa de flujo o K_p . La velocidad, en unidades de distancia (longitud) por unidad de tiempo se aplica sólo a los segmentos tubulares del TGI, donde ésta provee una medición de la motilidad intestinal. La tasa de flujo se refiere al volumen o masa de la ingesta que pasa a un punto en el TGI por unidad de tiempo y su medición se encuentra asociada con análisis particulares que permiten estimar el grado de digestión, absorción y secreción que ocurre en segmentos definidos del TGI (Figura 3; Giradlez *et al.*, 1997).

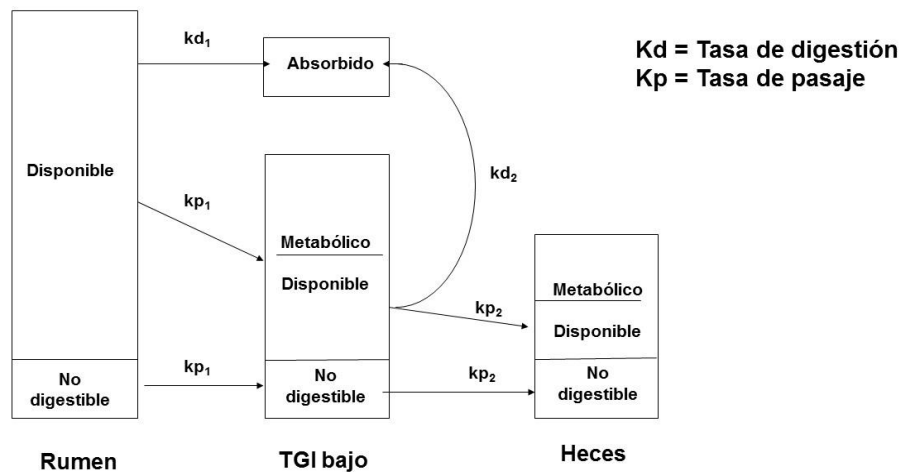


Figura 3. Efecto de las tasas de digestión y de pasaje en la digestión de nutrientes

La K_p es una medición del tiempo durante el cual una porción de la ingesta es expuesta al proceso de mezclado, digestión y absorción en el TGI o en un segmento específico de éste; su cuantificación es en términos de TMR, el cual es la relación de la cantidad de cualquier componente en el segmento con respecto al flujo de ese componente de la ingesta a través o a partir de dicho segmento (Mayes *et al.*, 1997). En condiciones estables (por ejemplo, volumen y tasas constantes), la tasa de flujo fraccional de un componente de la ingesta a partir de un segmento del TGI se calcula como el recíproco de su TMR. Para cualquier componente de la ingesta, el TMR en los segmentos sucesivos del TGI es aditivo. Por otra parte, dentro de un segmento del TGI, las tasas fraccionales aplicables a un componente de la ingesta son aditivos; debido a ello, en el rumen la tasa de desaparición fraccional de un componente de la ingesta es la suma de su tasa de degradación fraccional y su tasa de flujo fraccional (Huhtanen y Kukkonen, 1995).

La digestión ruminal es el resultado de la tasa de digestión de la materia orgánica (MO) potencialmente digestible, y del tiempo de retención en el rumen (es el recíproco de la tasa de pasaje fraccional) de la ingesta. La K_p puede explicarse en términos de la dinámica de los líquidos como una función del tamaño de partícula y del compartimiento ruminal donde se encuentra la ingesta. La tasa de digestión es dependiente no sólo del ataque y de la acción microbiana, sino también de las propiedades químicas del sustrato. El tiempo requerido

para la inoculación y conformación del ataque microbiana al sustrato es llamado tiempo de retraso (Luginbuhl *et al.* 1994).

La fracción indigestible de cualquier alimento puede desaparecer del TGI sólo por pasaje a una tasa específica que se designa como K_p . Un valor de K_p de 0.05 por hora indica que el 5 % deja el compartimento cada hora; por ejemplo, se asume que un novillo de 350 kg consume el 1.5 % de su peso vivo (PV), esto es, 5.25 kg diarios de una dieta de paja que contiene 70 % de FDN, y tiene un K_p de 0.05 por hora. Si el 40 % de la FDN es indigestible, la porción de FDN indigestible en el rumen debe ser de 1,225 g ($5,250 \text{ g} \times 0.7 \times 0.4 / 0.05 \text{ por hora} \times 24 \text{ horas}$) y el flujo de salida de la FDN indigestible deberá de ser equivalente al consumo o 61.3 g por hora ($1,225 \text{ g} \times 0.05 \text{ por hora}$). Si a los animales se les ofrecen varias tomas de alimento más que un consumo *ad libitum*, el tamaño de la porción y el pasaje pueden fluctuar.

Los componentes potencialmente digeribles, en contraste con los indigestibles, desaparecen por dos rutas: por K_p y por K_d . Al igual que la K_p , una K_d de 0.04 por hora implica que el 4 % del compartimento se digiere cada hora. Este modelo asume que las condiciones existentes son estables y que las tasas son de primer orden (proporcional al tamaño del compartimento o porción). El llenado del rumen con los componentes potencialmente digeribles puede ser calculado cuando se conocen la K_d y la K_p . Al considerar otra vez el ejemplo de la dieta de paja, si el 60 % de los 3,675 g de la FDN consumida es potencialmente digerible, y si las K_p y K_d son 0.05 y 0.04 por hora, respectivamente, la tasa de desaparición total (por pasaje más digestión de esta fracción) será de 0.09 por hora ($K_d + K_p$). Esto significa que la porción ruminal potencial de la FDN es de 1,021 g ($3,675 \text{ g} \times 0.6 / 0.09 \text{ por hora} \times 24 \text{ horas}$), de los cuales 51 g están pasando sin digerir cada hora ($1,021 \text{ g} \times 0.05 \text{ por hora}$), y 40.8 g son digeridos cada hora ($1,021 \text{ g} \times 0.04 / \text{hora}$). De la fracción digerible de la FDN, sólo el 44 por ciento es digerida en el rumen ($40.8 \text{ g} / (40.8 \text{ g} + 51 \text{ g})$), el cual puede también ser calculado por $K_d / (K_d + K_p)$. Al considerar tanto las fracciones potencialmente digeribles como la indigestible, el total de FDN ruminal es 2,246 g ($1,225 \text{ g} + 1,021 \text{ g}$), el flujo de salida es 112 g por hora ($61 \text{ g} + 51 \text{ g}$) y la digestión es 40.8 g por hora. Como un porcentaje de la FDN ofrecida, la digestión ruminal es solamente 26.6 % [$40.8 \text{ g} / (3,675 \text{ g} / 24 \text{ horas})$]. Un aumento en la K_p , en la K_d o en el grado potencial de digestión podría disminuir el llenado ruminal, lo que resultaría en un incremento en el consumo.

Otro ejemplo práctico es el de una vaca que consume 20 kg por día o 0.83 kg por hora, y cuyo rumen contiene 15 kg de MS, entonces el cálculo de la tasa de desaparición será igual a $0.83 \text{ kg por hora} / 15 \text{ kg} = 0.055$ por hora o bien 5.5 % por hora; la misma vaca registra 0.32 kg de MS por hora pasando al duodeno, por lo cual la K_p es igual a $0.35 \text{ kg por hora} / 15 \text{ kg de MS} = 0.023$ por hora o bien 2.3 % por hora. La tasa de retención se obtiene del recíproco de la K_p , por lo cual es igual a $1 / 0.023 \text{ por hora} = 43.5 \text{ h}$. Si la K_d se obtiene a través de la diferencia entre la tasa de desaparición y la K_p , entonces sería igual a $5.5 \text{ \% por hora} - 2.3 = 3.2 \text{ \% por hora}$, y con la relación entre este valor y el de la tasa de desaparición se puede obtener la proporción de nutrientes que fueron digeridos en el rumen ($3.2 / 5.5 = 58 \text{ \%}$), mientras que con la relación entre la K_p y la tasa de desaparición se obtiene la proporción de nutrientes que salen del rumen ($2.3 / 5.5 = 42 \text{ \%}$).

Cinética digestiva en rumiantes

Los procedimientos usados para estimar la K_p en rumiantes se han diferenciado con respecto al marcador y a los métodos. Los marcadores se relacionan con el tipo (externo e interno), el número de los marcadores (simple, doble y triple), la dosificación del marcador (dosis única o infusión continua) y el sitio de muestreo. Además, la K_p se puede estimar por un método directo (sacrificio del animal o evacuación del rumen) o por uno indirecto (modelos compartamentales).

El TGI de los rumiantes contiene dos compartimentos voluminosos el rumen-retículo y el ciego-colon proximal (Grover y Williams, 1973), en los cuales el proceso de mezclado y la K_p interactúan e influyen sobre el tiempo de residencia de los residuos de los alimentos en éstos (Moore *et al.*, 1990). La ingesta, en relación a su cinética, se conforma de dos fases muy definidas, una fase sólida consistente de partículas no digeridas que son insolubles, y una fase líquida consistente de materiales solubles en solución acuosa. Estas fracciones presentan una cinética (velocidad) diferente y son independientes una de la otra (Faichney, 2005). Las técnicas para medir la velocidad de paso y el TMR dependen del empleo de marcadores indigestibles; y el éxito de ello dependerá del uso de un marcador asociado de forma específica con dicha fase (Uden *et al.*, 1980).

Faichney (1993) menciona que las sustancias utilizadas como marcadores deben de tener las siguientes características: ser inertes, sin efectos negativos o tóxicos, y que no se transformen o se absorban en el sistema digestivo, que no tengan un volumen demasiado grande, que se mezclen rápidamente, que se mantengan

uniformemente distribuidos en la ingesta, que no afecten la secreción, la digestión, la absorción o la motilidad del tubo digestivo, que no afecten la microflora y que sea fácil su determinación; sin embargo, posiblemente ninguno de los marcadores que se utilizan para la estimación del pasaje cumpla con todos estos criterios (Ellis *et al.*, 1994). Para controlar el paso de partículas no digeridas procedentes de una determinada toma de alimento, es necesario que los marcadores permanezcan fijados a las partículas procedentes de dicha toma a lo largo de todo el TGI (Ellis *et al.*, 1982).

El intercambio de la ingesta o K_p puede ser valorado mediante la administración continua de un marcador, seguida del sacrificio del animal y de la medición del volumen del sistema digestivo y de las concentraciones del marcador, por medio de los cuales se puede calcular el intercambio y los tiempos de retención (Hernández, 1994). Aunque este procedimiento resulta exacto, ha sido descartado en gran parte en favor de técnicas en las que los marcadores son dosificados de forma intermitente o única y se determina la cinética del pasaje de la ingesta mediante la interpretación matemática de datos sobre la concentración del marcador en relación con el tiempo (Van Soest, 1994).

Marcadores

Se asume que un marcador apropiado debe de estar en equilibrio con el compartimento de la fracción líquida o sólida que se intenta marcar y que es recuperable; los marcadores adecuados son aquellos que son específicos para la fase en particular de la ingesta que se va a estudiar. El uso de estos métodos en forma individual o en conjunto puede proporcionar una gran cantidad de datos, incluyendo la K_p , el volumen o llenado del TGI, la producción de heces, el TMR, y la relación entre el consumo y la digestibilidad de la dieta. Los marcadores de la ingesta se pueden agrupar en dos categorías: marcadores internos o marcadores externos (Hernández, 1994).

Los marcadores internos son los que son inherentes a los alimentos, tanto en bajas concentraciones como la sílica, la ceniza ácido insoluble o la lignina, o en grandes concentraciones como la FDNi, y son usados para estimar la materia de partículas (Warner, 2013). Cada una de estas fracciones alimenticias presentan limitaciones en su utilidad; la lignina es una fracción teóricamente indigestible de la pared de celular de la planta; sin embargo, Merchen (1988) reporta desaparición de la lignina durante la digestión. El uso de la ceniza

ácido insoluble o de la silica puede dar lugar a resultados sesgados si hay contaminación del alimento con tierra o bien si se consumen porciones de ésta. La mayor ventaja de los marcadores internos sobre los demás es que como son inherentes al alimento, no se tiene que preparar ningún marcador.

Los marcadores internos de la pared celular de las plantas (^{13}C , ^{14}C) deben de ser los marcadores ideales, debido a que indudablemente fluyen con los residuos alimenticios no digeridos; sin embargo, el uso de marcadores internos (FDA por ^{15}N) es demasiado laborioso y costoso para uso rutinario (Huhtanen y Hristov, 2001), pero pueden ser una herramienta útil para evaluar la confiabilidad de los marcadores externos.

La mayoría de la variación en la digestibilidad de los forrajes en rumiantes es el resultado de la concentración y de la digestibilidad de la FDN (Huhtanen *et al.*, 2006). La FDNi ha sido usada como un marcador interno para estimar la cinética del pasaje (Tamminga *et al.*, 1989; Huhtanen y Kukkonen, 1995) y la del rompimiento de las diferentes fracciones de tamaño de partícula (Bruining *et al.*, 1998; Rinne *et al.*, 2002; Huhtanen *et al.*, 2007). El rompimiento físico de las partículas grandes durante la ingesta y en la rumia conforma una parte importante del proceso de digestión en los rumiantes (Allen y Mertens, 1988; Huhtanen *et al.*, 2006), una de las ventajas de utilizar la FDNi como marcador en conjunto con la técnica de evacuación del rumen es la posibilidad de estudiar las K_p , las tasas de rompimiento y K_d de las diferentes fracciones de tamaño de partícula en forma simultanea.

Los marcadores externos son las preparaciones no reactivas que se pueden administrar o agregar a la dieta. Los óxidos metálicos insolubles (óxido de cromo; Cr_2O_3) o los elementos denominados como tierras raras (disproseo, cerio, lantano, samario, iterbio, europio, rutenio) se han utilizado para investigar digestibilidad y el flujo de la ingesta (Cannas *et al.*, 2003; Huhtanen *et al.*, 2006), y las partículas alimenticias se tienen que teñir o marcar. Un ejemplo didáctico, del uso del cromo (Cr) para estimar la digestibilidad y la producción de heces se proporciona a continuación: a una vaca se le ofrecen 20 kg de MS por día, y se adicionan 0.03 g de Cr como Cr_2O_3 por 7 días, y en los últimos 3 días se colectan heces. El análisis de Cr de las heces indica que contienen 4 mg/kg de MS. La producción de heces = $(0.03 \text{ g Cr} \times 1000 \text{ mg/g}) / 4 \text{ mg/kg de MS fecal} = 7.5 \text{ kg de MS fecal}$. La digestibilidad de la MS = $(20 \text{ kg consumidos} - 7.5 \text{ kg de MS fecal}) / 20 \text{ kg consumidos} \times 100 = 12.5/20 \times 100 = 62.5 \%$.

El líquido del rumen actúa como un lubricante y proporciona un medio para que los microbios ruminales tengan acceso a las partículas y actúa como solución amortiguadora (Seo *et al.*, 2007), y por lo tanto es importante para determinar el TMR del líquido. El polietilenglicol (PEG) es frecuentemente usado como marcador de la fase líquida, aunque hay cierta incertidumbre en relación a su absorción y a la imprecisión de los métodos de análisis; se han utilizado varios marcadores plásticos inertes con éxito (Van Soest, 1994); Welch (1990) en una revisión discute su uso potencial y sus limitaciones. Entre las ventajas de los marcadores plásticos están su flexibilidad en el tamaño y en la densidad específica que les permite asociarse con los diversos tamaños de partícula en la ingesta. En el caso de los rumiantes, si las partículas son lo suficientemente pequeñas, éstas pueden ser regurgitadas durante la rumia, permitiendo al investigador incluir estos patrones; sin embargo, los marcadores plásticos no experimentan los cambios de la hidratación, y los cambios en la densidad y en el tamaño que ocurren con las partículas alimenticias normales (Welch, 1990). Los marcadores más adecuados para la fase líquida resultan del uso del ácido etilendiaminotetracético (EDTA) con el cromo (Cr-EDTA) y con el cobalto (Co-EDTA), los cuales producen resultados similares (Udén *et al.*, 1980; Berchielli *et al.*, 2005). En el caso de la Kp de la fracción sólida, el método de la fibra mordantada (marcada) con Cr, descrito por Udén *et al.* (1980), ha sido criticado debido a que tiende a incrementar la densidad de la partícula (Ehle *et al.*, 1984; Ramanzin *et al.*, 1991), lo cual puede aumentar la Kp. En contraste a la relación, que generalmente se observa, entre la densidad y la Kp (Lechner-Doll *et al.*, 1991), Lirette y Milligan (1989) reportaron un menor TMR total (TMRT) para las partículas marcadas con un reducido nivel de Cr con respecto a uno alto (0.2 y 5 g por cada kilogramo de MS, respectivamente), probablemente debido en parte a que un reducido grado de mordantado (marcado) tiene menos efecto en la digestibilidad de las partículas marcadas; se observó que el TMRT fue de 13 a 14 horas mayor para las partículas de 10 mm con respecto a aquellas de 1 a 2 mm, por lo que se demostró la importancia del tamaño de partícula en la determinación de la cinética del pasaje; ya que el tamaño de las partículas del alimento marcado debe de ser similar al del alimento sin marcar.

Las tierras raras son probablemente los marcadores externos más comúnmente usados en la cinética del pasaje. Éstas son indigestibles y son resistentes al desplazamiento de los residuos alimenticios dentro del rango de pH normal en el rumen (Ellis *et al.*, 1994). Las tierras raras han sido criticadas por que emigran al líquido ruminal

(Beauchemin y Buchanan-Smith, 1989; Combs *et al.*, 1992), y de que están preferentemente unidas a las partículas pequeñas más que a las grandes. Un mayor TMR compartamental (TMRC) de la fibra marcada con Cr en comparación con la fibra marcada con iterbio (Yb; Beauchemin y Buchanan-Smith, 1989; Huhtanen y Kukkonen, 1995), sugiere que al menos uno de estos marcadores no presenta el comportamiento de un marcador ideal. La remoción de las tierras raras no ligadas o de aquellas pobremente ligadas por el lavado con una solución ligeramente ácida tal vez resuelva el problema de disociación del marcador por una reducida afinidad de los sitios de ligadura en las partículas alimenticias marcadas por los microorganismos ruminales y la fase líquida, o por las partículas grandes a pequeñas (Ellis *et al.*, 1994), las que presentan una Kp más rápida. La validez del sistema de marcado se puede evaluar por la comparación del tiempo de retención del marcador que se realiza a través de la técnica de evacuación del rumen con un marcador interno que se incluye en el alimento, tal como la FDNi o la lignina. Ellis *et al.* (2002) reportaron un similar TMRC que se estimó de la cinética del pasaje mediante el uso de tierras raras o bien del intercambio de la FDNi del rumen; y recomendaron la migración de las tierras raras de las partículas marcadas, lo que ha sido observado en ciertas ocasiones y es probablemente un resultado de la aplicación de las mismas en un nivel elevado a su capacidad de enlace y a una falla en la remoción del exceso de tierras raras no ligadas. Huhtanen y Kukkonen (1995) compararon en bovinos bajo dos niveles de consumo, el TMRC estimado de las concentraciones de Yb y de Cr con respecto a la estimada mediante la técnica de evacuación del rumen y el intercambio de la FDNi, y encontraron que el promedio del TMR fue de 67, 57 y 63 horas para el Cr, el Yb y la FDNi, respectivamente; éstos resultados indican que el Cr ligeramente sobrestima el TMR, mientras que el Yb la subestima con respecto a la FDNi y a la evacuación del rumen. Lo anterior es similar a lo encontrado por Lund (2002), quién menciona que la subestimación del Yb es más marcada cuando se utilizan dietas con altos TMR de la FDNi.

Factores que afectan a la tasa de pasaje

La Kp o TMR pueden ser afectadas por varios factores, los cuales se pueden agrupar en características del animal y del alimento. Las características del animal se relacionan con la especie, el peso corporal (PV), el sexo, la etapa de la gestación, y de la lactancia. Por otra parte, las características del alimento se relacionan con las características físicas (el tamaño de partícula, la tasa de reducción de tamaño de partícula, y la gravedad

específica funcional) y los factores relacionados con la composición de la dieta (contenido de carbohidratos, de proteína, suplementación de grasa) (Ellis *et al.*, 1994; Huhtanen *et al.*, 2006).

Características de los animales

Nivel de consumo. A medida que el consumo se incrementa, el pasaje de la ingesta líquida y sólida se aumenta (González *et al.*, 2002), con un efecto mayor en los alimentos concentrados que en los forrajes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Efecto del consumo de alimento en la cinética de la ingesta en bovinos.

<u>Consumo, % de PV</u>	<u>Volumen, L</u>	<u>Tasa de pasaje, % / h</u>		
		<u>Líquidos</u>	<u>Concentrado</u>	<u>Forraje</u>
< 1.24	58.4	4.4	3.6	1.8
1.25 – 1.75	52.4	6.2	3.6	3.1
1.75 – 2.25	45.7	7.8	4.5	3.9
> 2.25	38.0	8.6	6.3	4.5

El aspecto central de la Kp diferenciada de los alimentos es el nivel de consumo del animal, razón por la cual todos los aspectos que pueden influenciar el nivel de consumo puede afectar la Kp o el TMR, y consecuentemente la digestibilidad. Una relación negativa entre el consumo de alimento y el TMR de las partículas en el rumen de ovinos y bovinos ha sido reportada previamente (Colucci *et al.*, 1990; Huhtanen y Kukkonen, 1995; Atti *et al.*, 2002; Dias *et al.*, 2011), lo cual repercute en la digestibilidad de la dieta. Por ejemplo, un decremento en el consumo en general resulta en un aumento en la digestibilidad de la dieta (Doreau *et al.*, 2003, 2004; Galvani *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2011), debido a un incremento en el TMR.

Especie animal. La Kp en el rumen ha sido considerada en especies (Evans, 1981; Owens y Goetsch, 1986; Csiro, 1990; Lescoat y Sauvant, 1995) que presentan diferencias morfológicas (glándulas salivales, labios, lengua, etc.), tamaño corporal y capacidad digestiva entre especies (Hofmann, 1989; Van Soest, 1994). Por lo tanto, las diferencias en la cinética del pasaje y en la digestibilidad entre especies pueden ser posibles. Sin embargo, no se encontró ningunas diferencias entre ovinos y bovinos en la Kp ruminal (Cannas y Van Soest, 2000; Cannas *et al.*, 2003), pero no está claro si otros factores influyeron en los resultados, creando confusión. El mismo autor (Cannas, 2000) comparó las predicciones de la Kp del modelo CNPCS de Cornell desarrollado

para bovinos contra la Kp en pequeños rumiantes, y encontraron que en éstos las predicciones subestimaron el pasaje ruminal de las partículas del alimento. En el sistema implementado en Cornell para pequeños rumiantes las ecuaciones de Kp incorporadas fueron desarrolladas con una base de datos de pequeños y grandes rumiantes (Tedeschi *et al.*, 2010).

El PV tiene una influencia positiva sobre el TMR y una correlación entre éstos factores ha sido reportada en pruebas comparativas entre especies diferentes de herbívoros (Demment y Van Soest, 1983; Illius y Gordon, 1992; Gordon e Illius, 1994). Adicionalmente el consumo de forraje puede ser limitado por la capacidad del TGI y en particular del rumen (Mertens, 1994; Van Soest, 1994), por lo cual, los animales grandes poseen una mayor capacidad para retener el alimento por más tiempo y digerirlo más extensamente que los animales pequeños (Hackmann 2008; Hackmann y Spain, 2010; Steuer *et al.*, 2011).

Estado fisiológico. La Kp puede ser influenciada por el estado fisiológico del animal, como la gestación y la lactancia (Faichney y White, 1988; Weston, 1988). Hay una alta demanda de nutrientes en el final de la preñez, debido al desarrollo del feto y de la placenta (Cronje, 2000), simultáneamente, el aumento del tamaño fetal promueve la compresión en el rumen y otros segmentos por el útero, disminuyendo el CMS. Sin embargo, el CMS se reduce menos que el volumen del TGI debido a un aumento en la Kp (Macedo Junior *et al.*, 2012). En este caso, los mecanismos que controlan la Kp son diferentes comparada a los animales en crecimiento o en lactancia. Aparentemente, la compresión del útero en el TGI aumenta la presión intraruminal y estimula la motilidad, incrementándose la Kp, independientemente de la baja en el consumo. Mientras que las ovejas lactantes aumentan la Kp de las partículas comparadas con las ovejas no lactantes (Coffey *et al.*, 1989), relacionándose esto con un mayor CMS (Okine y Mathison, 1991), debido a la alta demanda de nutrientes para producir la leche.

Sexo. El sexo es una característica inherente del animal que influencia el requerimiento nutricional (NRC, 2007). Los estudios previos han reportado que los machos intactos tienen un mayor CMS comparado con los machos castrados y con las hembras, debido a los diferentes requerimientos nutricionales relacionados con la ganancia de peso y el mantenimiento (Bailey y Duff, 2005; NRC, 2007). Por lo tanto, si el CMS puede cambiar

según el sexo, y el nivel de consumo es el factor que mayor influencia tiene en el TMR, entonces el sexo podría tener un impacto significativo en el TMR.

Características del alimento

Es extensamente aceptado que la probabilidad que tienen las partículas del alimento para salir del rumen depende de sus características físicas, es decir del tiempo requerido para reducir el tamaño de partícula (Welch, 1982) y para aumentar la densidad de la partícula (Ehle *et al.*, 1984). Por lo tanto, el pasaje fuera del rumen se basa en el tamaño de partícula (Poppi *et al.*, 1980), en la gravedad específica (Hooper y Welch, 1985), y en la densidad de la partícula (Sutherland, 1988). Además, los gases de la fermentación por la degradación microbiana del alimento pueden influenciar la gravedad específica de las partículas alimenticias (aumenta la flotación debido al gas atrapado en las partículas del alimento (Sutherland, 1988) y de ese modo se reduce su probabilidad de escapar del rumen. Asimismo, la forma de la partícula (Troelsen y Campbell, 1968) y la localización física de las partículas alimenticias dentro del rumen (Welch, 1982; Poppi *et al.*, 2001) pueden ser relevantes para salir del rumen (Warner, 2013).

Cuando se aumenta la densidad específica de la partícula hasta 1.2, esto incrementará la K_p de las partículas, pero si ésta se encuentra por encima de 1.2, entonces la K_p se reduce; las partículas pesadas permanecen en el retículo y en el saco ventral del rumen. Al aumentar la presión osmótica del líquido en el rumen con cloruro de sodio (NaCl) o bicarbonato de sodio (NaHCO₃), se incrementa el pasaje de la ingesta líquida y de las partículas alimenticias. Si se aumenta la K_d se incrementa la K_p de las partículas alimenticias (Hernández, 1994). Cuando se reduce la forma física de la dieta por el molido o el peletizado, se disminuye la K_p de la ingesta líquida, aumentándose la K_p de las partículas alimenticias, lo cual puede estar relacionado con un mayor CMS (González *et al.*, 2000; Cuadro 2).

Nivel de fibra en la dieta. A mayor concentración de la fibra en la dieta, el pasaje de la ingesta líquida y de las partículas pequeñas se aumenta, sin embargo, el efecto en las partículas grandes es cuestionable (Hernández, 1994; Cuadro 3). El efecto de la fibra varía con el tipo de forraje, en el caso de ofrecerse alfalfa como tal, la ingesta se separa en el rumen en una fracción líquida y en la matriz fibrosa, incluyéndose las partículas de los granos en la

Cuadro 2. Efecto de la forma física del alimento y el nivel de consumo en la tasa de pasaje (Kp; %/h) de la fracción sólida de la ingesta.

	<u>Nivel de mantenimiento¹</u>		
	1X	2X	3X
	-----% / h-----		
Salvadillo trigo	2.0	2.5	3.0
Maíz entero	2.5	4.0	6.5
Maíz quebrado	3.5	4.0	5.0
Leguminosa			
Larga	2.5	3.0	4.0
Picada	4.0	5.0	6.0
Heno gramínea			
Larga	2.0	2.5	3.0
Picada	3.0	3.5	4.5
Ensilaje maíz	2.0	2.5	3.0

^{1/} Consumo diario de acuerdo al nivel de mantenimiento ofrecido, 1X=una vez, 2X=dos veces, 3X=tres veces.

fracción líquida. Un aumento en la cantidad del forraje en la dieta incrementa la masticación y por lo tanto se favorece una mayor producción de saliva (solución amortiguadora), lo cual aumenta la presión osmótica del contenido ruminal, por lo que resulta en un pasaje más rápido de la ingesta líquida y con ello se aumenta el pasaje de los granos, a la vez que disminuye la digestión de las partículas de los granos en el rumen (González *et al.*, 2000). En el caso de cascarilla de la semilla de algodón como fuente de forraje, ésta no fermenta tan rápido como la alfalfa, no se forma la matriz fibrosa, pero se conforma una mezcla homogénea entre la ingesta líquida y el grano, por lo cual al incrementar la cantidad de cascarilla se reducirá la tasa de pasaje del grano, y aumenta la cantidad de partículas del grano que serán remasticadas en la rumia, por lo cual la digestibilidad del grano en el rumen será mayor.

Una disminución de la temperatura ambiental produce una disminución en la Kp de la ingesta líquida y de las partículas de alimento; mientras que el suministro de ionóforos, como la monensina produce una disminución en la Kp de la ingesta líquida y de las partículas de alimento y esto posiblemente se relacione con efecto en el consumo. El tratamiento de la proteína con formaldehído aumenta el pasaje de la proteína en el rumen (sobre paso)

Cuadro 3. Efecto del nivel de fibra en la dieta en la cinética de la ingesta en bovinos.

<u>Concentrado en dieta, %MS</u>	<u>Volumen, L</u>	<u>Tasa de pasaje, % / h</u>		
		<u>Líquido</u>	<u>Concentrado</u>	<u>Forraje</u>
< 20	51.9	8.4	5.0	3.1
20 – 50	50.9	8.0	6.9	3.7
50 – 80	54.7	6.7	3.4	3.5
> 80	39.2	5.2	3.1	2.9

reduciendo el pasaje de la proteína en el abomaso y en el intestino delgado. Cuando se ofrece un suplemento protéico durante el día se reduce la Kp de la proteína, pero aumenta la Kp durante la noche; no obstante, cuando el suplemento se ofrece durante la noche no se afecta la Kp de la proteína durante el día o la noche.

La cinética del pasaje y de la digestión es también afectada por la composición de la dieta, y le puede ser atribuido a un desbalance de nutrientes (Huhtanen *et al.*, 2006) y a su efecto sobre los microbios ruminales. En el caso de forrajes de mala calidad se limita mucho las Kp y Kd por la deficiencia en el suministro de los nutrientes esenciales, en contraste, en rumiantes de alta producción alimentados con dietas mezcladas, la Kd de la pared celular puede ser fuertemente retrasada por los sustratos que inhiben el crecimiento de las bacterias celulolíticas en el rumen.

Efecto del pasaje en la utilización de los nutrientes

Efecto del pasaje sobre el consumo de alimento. A un volumen ruminal determinado, un aumento en la Kp incrementará el CMS (González *et al.*, 2002; Cuadro 4). Los factores que estimulan las contracciones reticulares, como la lactancia o las inyecciones de somatotropina, estimulan el pasaje y el consumo de alimento. Los factores que reducen el volumen ruminal, como una talla pequeña en el animal o la preñez aumentan la Kp, pero reducen el CMS.

Efecto del pasaje en la digestión de los nutrientes. La Kp afecta tanto la tasa como el sitio de digestión; a una tasa constante de digestión, al aumentarse la Kp se producirá una disminución de la digestibilidad del alimento en todo el TGI, aumentándose la proporción de digestión que ocurre en el TGI bajo (Cuadro 5).

Debido a un aumento en la Kp, la digestibilidad puede disminuir 1.8 % por cada 10 ° C que disminuye la temperatura ambiental por debajo de 20 ° C. El decremento en la digestibilidad se encuentra asociado con un

Cuadro 4. Efecto del tipo de dieta y del nivel de consumo en la tasa de pasaje y de digestión en ovinos.

Variable	Tipo de dieta				
	Rastrojo de maíz	Heno de trébol - avena		Heno de alfalfa	
	<i>Ad libitum</i>	Restringido	<i>Ad libitum</i>	Restringido	<i>Ad libitum</i>
Kp, por hr	0.013	0.018	0.025	0.022	0.058
Kd, por hr	0.077	0.088	0.089	0.084	0.103
Consumo, % PV	1.69	1.8	3.11	1.81	4.52

Cuadro 5. Efecto de la forma física del forraje en la tasa de pasaje y el sitio de digestión en ovinos.

	Heno de Gramínea	
	<u>Picado largo</u>	<u>Molido peleteado</u>
Tasa de pasaje, / hr	0.037	0.042
Consumo MO, gm / d	559	606
Digestión,		
Rumen, g	200	186
%	35.8	30.7
TGI total, g	288	309
%	53.3	51.0

aumento en la Kp y ésta es mayor en el almidón que en la celulosa. La disminución en la digestibilidad de la MS puede ser aceptable si el incremento en el consumo aumenta la cantidad total de MS digestible consumida. En una dieta típica para ganado lechero, por cada 0.9 % de incremento en la Kp, el CMS digestible debe de aumentarse en 1 %. El molido es más efectivo en aumentar el CMS digestible en forrajes de baja calidad que en aquellos de alta calidad (González, 1996). El aumento en la Kp de los suplementos protéicos será de utilidad para incrementar la cantidad de proteína que escapa de la degradación ruminal; aunque la efectividad depende de la Kd del suplemento, siendo más efectiva en los suplementos que son degradados rápidamente en el rumen.

Efecto del pasaje en la producción de AGV. Al aumentarse la Kp ruminal se ocasiona una disminución en la producción total de AGV, lo cual está asociado con una reducción en la digestión de la MS. En una dieta

determinada, un aumento en la tasa de dilución de los líquidos resultará en un aumento en la producción y en la concentración de los ácidos acético y butírico, así como del metano, y por consecuencia un decremento en la producción y en la concentración del ácido propiónico (Cuadro 6).

Cuadro 6. Efecto de la tasa de dilución de la fracción líquida de la ingesta en la producción de AGV.

	<u>Tasa de recambio de líquidos, / hr</u>	
	<u>.038</u>	<u>.098</u>
AGV	(moles/día)	
Acetato	3.88	3.95
Propionato	1.83	1.23
Butirato	<u>0.35</u>	<u>0.62</u>
Total	6.21	5.95
Metano	5.76	6.88

Efecto del pasaje en la eficiencia del crecimiento microbiana. La eficiencia microbiana se describe por el término Y_{ATP} , el cual es igual a los g de células secas producidas por moles de ATP utilizados. Entre la mayoría de las especies, el valor teórico de Y_{ATP} es de 26 a 32, aunque en realidad el Y_{ATP} en el rumen es de 10.5 variando de 4.6 hasta 20.9, siendo la razón de esto la cantidad de energía que es utilizada para el mantenimiento de una población alta en la curva de crecimiento (Cuadro 7).

Cuadro 7. Efecto de la tasa de dilución de la fracción líquida en la eficiencia del crecimiento microbiano.

<u>Tasa de Dilución</u>	<u>Y_{ATP}</u>	<u>Proporción de ATP para mantenimiento</u>
0.02	8.5	0.65
0.06	13.6	0.38
0.12	20.3	0.24

Las tablas de requerimientos nutricionales para ganado de carne (NRC, 1996) utilizan valores de 13.05 g de proteína cruda bacteriana por 100 g de total de nutrientes digestibles. Para forrajes de baja calidad, el NRC recomienda un valor de 7.8 g de proteína bruta bacteriana por 100 g de total de nutrientes digestibles.

Fase líquida de la ingesta

Es relativamente fácil determinar el TMR de la fracción líquida de la ingesta en el rumen, así como su volumen, a partir de la curva de dilución de un marcador soluble en agua, y ajustar una curva a una función simple monoexponencial (Huhtanen *et al.*, 1995). La técnica consiste en la administración de una dosis única de marcador, infundada a través de una fístula en el rumen. Se deja que la dosis del marcador se mezcle perfectamente con el contenido del rumen y posteriormente se toman muestras secuenciales del líquido ruminal, en las cuales la concentración del marcador desciende conforme avanza el tiempo. La regresión del logaritmo natural (ln) de la concentración del marcador en el transcurso del tiempo se traducirá en una línea recta, cuya pendiente negativa representa la tasa de dilución fraccional del marcador en el rumen (Figura 4).

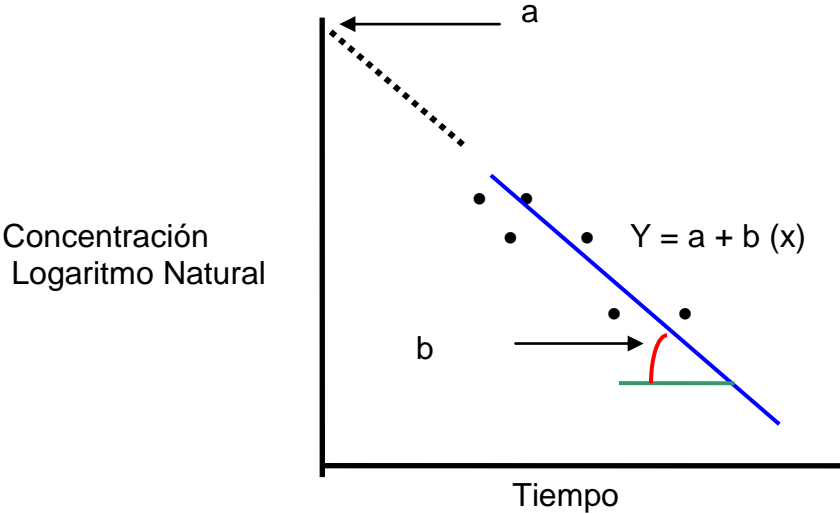


Figura 4. Regresión establecida entre el tiempo (x) y el logaritmo natural de la concentración del marcador de la fase líquida (Ferreiro, 1990).

La extrapolación de la línea hasta la intersección con el eje vertical determinará un valor para la concentración del marcador a tiempo cero. Al dividir la cantidad de marcador que constituye la dosis por este valor se obtiene

un cálculo razonable del volumen del rumen. La aplicación de esta técnica requiere suponer que el rumen funciona de forma similar a como trabaja un fermentador de flujo continuo (González *et al.*, 2004).

El flujo o salida del rumen hacia el omaso (ml por hora ó g por hora) dividido por el volumen del rumen (ml ó g) proporciona la tasa fraccional de paso (por hora). Dicha tasa puede multiplicarse por 100 para expresarse en términos de porcentaje de pasaje por unidad de tiempo (% por hora); esta fracción líquida suele denominarse tasa de dilución. Aunque los líquidos y las partículas comparten el rumen, las partículas abandonan el mismo más lentamente que los líquidos (De Smet *et al.*, 1992).

Metodología para estimar la cinética de la fracción líquida

El Co-EDTA se debe de introducir directamente al rumen de los animales fistulados (200 ml en bovinos y 20 ml en ovinos) previamente a la alimentación de la mañana, una vez que los animales experimentales se adaptaron con anticipación a las dietas de 10 a 12 días, debiendo tomarse muestras del líquido ruminal de cada animal a las 0, 1.5, 3, 6, 9, 12, 16, y 24 horas después de infundir la dosis, siguiendo el procedimiento descrito por Ferreiro (1990) y Galyean (1997). Las muestras obtenidas se deberán centrifugar a 3,000 rpm durante 15 minutos para eliminar el sedimento; posteriormente la determinación del Co se debe de llevar a cabo en un espectrofotómetro de absorción atómica con una flama de aire-acetileno (Galyean, 1997). Con los datos obtenidos se deberá de estimar la cinética de la fracción líquida a través de las ecuaciones descritas por Ferreiro (1990) y Galyean (1997) y que se muestran en los ejemplos de ovinos (Cuadro 8) y de bovinos (Cuadro 9).

Fase sólida de la ingesta

La cinética del pasaje de la materia de partículas en el TGI se puede estimar por un método directo (sacrificio del animal o evacuación del rumen) o por uno indirecto (modelos compartamentales).

La técnica del sacrificio del animal estima el tiempo de residencia en diversos segmentos del TGI (Paloheimo y Mäkelä, 1959). Robinson *et al.* (1987) aplicaron la evacuación del rumen (adaptación de la técnica del sacrificio) para estimar la cinética digestiva y de pasaje de la digestión de la pared celular, y de ahí en adelante el método ha sido ampliamente utilizado (Huhtanen *et al.*, 2007), usándose también para la cinética del almidón (Oba y Allen, 2003; Tothi *et al.*, 2003). La técnica del sacrificio y de la evacuación del rumen estiman el TMR como el tiempo requerido para la tasa del flujo de entrada de la porción indigestible para sustituirla en un

Cuadro 8. Estimación de la cinética de la fracción líquida de la ingesta en un borrego a través del suministro de un marcador (Co-EDTA)¹.

X		Y
Tiempo (hrs)	Concentración	Logaritmo Natural
0	0	0
1.5	8.29	2.1151
3	7.25	1.981
6	6.91	1.933
9	5	1.6094
12	3.96	1.3762
16	3.66	1.2975
24	2.14	0.7608

$$y = a + bx \quad y = 2.19293 - 0.05983(X) \quad \text{antilog. de } a (2.19293 = 8.9614 \text{ g/litro})$$

Dosis inicial del marcador 110 g.

Volumen = g marcador / antilog. de a = 110 / 8.9614 = 12.27 litros

Tasa de dilución = valor de b x 100 = 0.05983 x 100 = 5.98 % / hora

Tiempo Medio = Log. Nat. de 2 / valor de b = 0.693/0.05983 = 11.58 horas

Flujo = Log. Nat. de 2 x Volumen / Tiempo Medio = 0.693 x 12.27 / 11.58 = 0.73 l / hora

Recambio = Flujo x 24 / Volumen = 0.73 x 24 / 12.27 = 1.4278 veces por día

¹/ Hernández (1994).

Cuadro 9. Estimación de la cinética de la fracción líquida de la ingesta en un novillo a través del suministro de un marcador (Co-EDTA)¹.

X		Y
Tiempo (hrs)	Concentración	Logaritmo Natural
0	0	0
1.5	10.10753	2.31328
3	8.817204	2.176705
6	7.419355	2.004092
9	6.344086	1.847523
12	3.655914	1.296346
16	2.903226	1.065822
24	2.258065	0.814508

$$y = a + bx \quad y = 2.378665 - 0.07178(X) \quad \text{antilog. de } a (2.19293 = 10.79048 \text{ g/litro})$$

Dosis inicial del marcador 424.732 g.

Volumen = g marcador / antilog. de a = 424.732 / 10.79048 = 39.36 litros

Tasa de dilución = valor de b x 100 = 0.07178 x 100 = 7.178 % / hora

Tiempo Medio = Log. Nat. de 2 / valor de b = 0.693/0.07178 = 9.656 horas

Flujo = Log. Nat. de 2 x Volumen / Tiempo Medio = 0.693 x 39.36 / 9.656 = 2.825 l / hora

Recambio = Flujo x 24 / Volumen = 2.825 x 24 / 39.36 = 1.722 veces por día

¹/ Hernández (1994).

compartimento físicamente definido de la ingesta.

Estas técnicas son consideradas como el método estándar para medir el TMR (Huhtanen *et al.*, 2007), además de que el método del sacrificio proporciona información del TMR de la ingesta separado en varios segmentos del TGI, y son independientes de descripciones matemáticas y del uso de marcadores externos. Desafortunadamente, este procedimiento exige terminar la vida de los animales experimentales, lo cual resulta en mucha demanda de tiempo, es costosa y laboriosa; lo anterior imposibilita claramente su uso para el análisis rutinario. Para obtener estimaciones confiables del TMR usando la técnica del sacrificio y la evacuación del rumen, es crucial que el TGI de los animales se encuentre en estado constante (estable), que la evacuación se realice para asegurar una estimación precisa y confiable del tamaño medio del rumen, para determinar el flujo y la masa compartamental de la porción indigestible (Huhtanen *et al.*, 2007).

Asimismo, para aplicar este método es requerido el uso de marcadores externos para lograr la condición de estado constante o en equilibrio. Sin embargo, para la fracción sólida la dificultad de obtener muestras representativas de la materia de partículas en el rumen contiene limitaciones para una adecuada curva de dilución de las partículas marcadas. Un mínimo de dos diferentes compartimentos de partículas se ha distinguido, lo cual nos lleva a una desviación de la curva de concentración de las partículas marcadas desde la cinética de un solo compartimiento de marcadores de líquidos en el rumen (Hernández, 1994).

Las velocidades de paso de la ingesta en forma de partículas se pueden determinar mediante una técnica similar en la que se incorpora una dosis única de marcador a una toma de alimento (partículas marcadas). Posteriormente se controla la excreción de marcador hasta que haya sido eliminada la totalidad de la dosis (Susmel *et al.*, 1996).

Un procedimiento para calcular los tiempos de retención o la velocidad de paso, es el análisis matemático de las curvas que relacionan las concentraciones fecales de marcador con el tiempo transcurrido tras su dosificación (Figura 5; Faichney y Boston, 1983). Grovum y Williams (1973) propusieron un modelo bicompartamental para el análisis de los datos y, determinaron por medio de la técnica de la curva de peeling (Figura 6) la asunción de que la parte descendente de esta regresión lineal calculada contra el tiempo, expresa

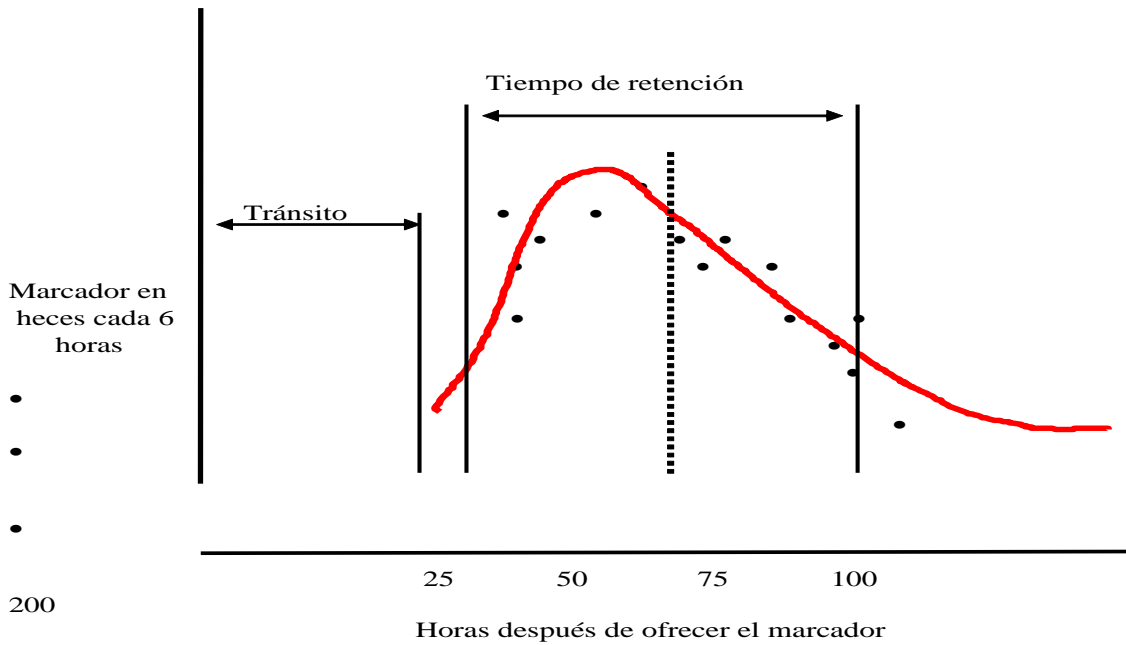


Figura 5. Curva típica de excreción fecal entre la concentración en las heces de un marcador y el tiempo transcurrido. (TT = 21 horas, Tiempo de retención = 61 horas, Tiempo medio = 62 horas) (Ferreiro, 1990).

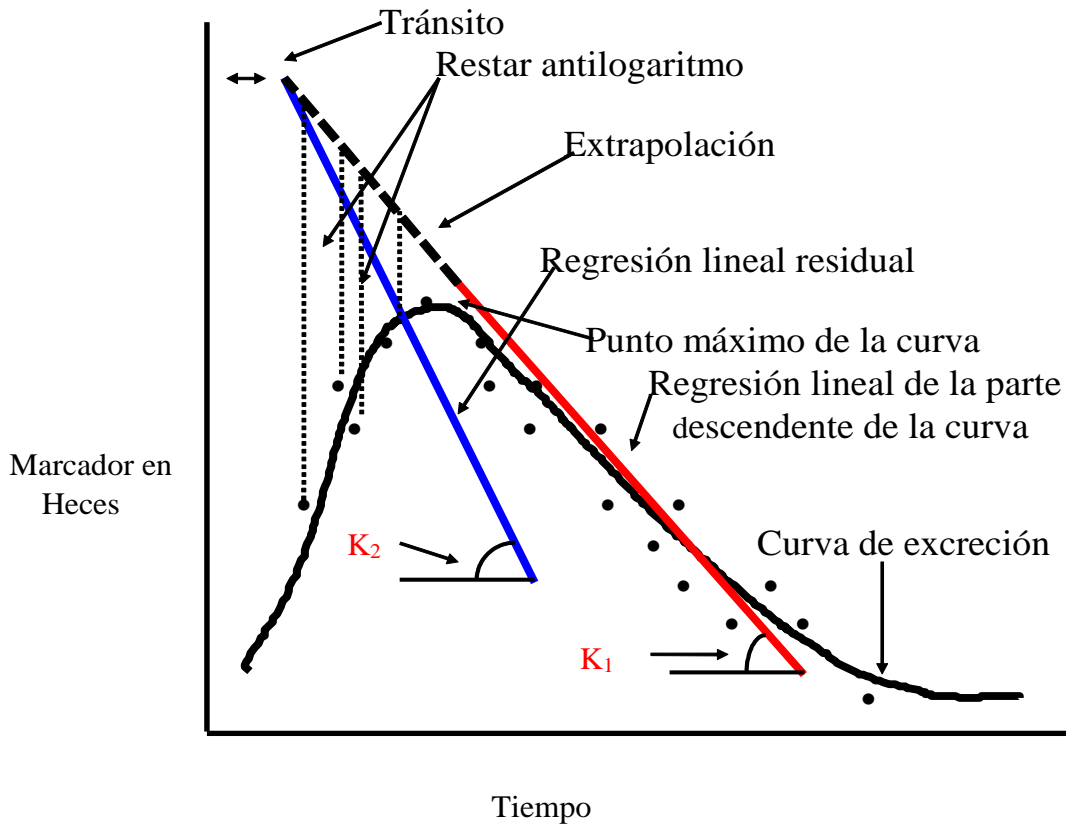


Figura 6. Interpretación matemática de la curva de excreción de partículas en el modelo de Grovum y Williams (Ferreiro, 1990).

la tasa constante más lenta (K_1), además de que la regresión debe de extrapolarse en dirección del eje vertical (Ferreiro, 1990).

Los valores obtenidos en la extrapolación expresados en antilogaritmos, deben de ser restados a los resultados obtenidos en la curva de excreción expresados también como antilogaritmos. Esta nueva serie de valores, llamados residuales sirven para calcular una regresión lineal residual contra el tiempo. La pendiente de esta segunda regresión expresa la tasa constante más rápida (K_2 ; Ferreiro, 1990). El tiempo transcurrido entre la administración del marcador con la dieta y la aparición del marcador en el sitio de muestreo se le llama tiempo de tránsito (TT) y se representa por el punto en donde las dos líneas de regresión se interceptan. El recíproco de cada tasa constante genera el tiempo de intercambio en cada compartimento y la sumatoria de ambos proporciona el TMR, mientras que la suma de los dos recíprocos y del TT resulta en el TMRT (González, 1996).

En una compilación de trabajos diversos en ganado bovino se encontró que la tasa de dilución de líquidos oscilaba entre 4 y 10 % por hora, mientras que para partículas de concentrado variaba de 2 a 7 % por hora, mientras que para las partículas de forraje era de 1 a 6 % por hora. Las tasas de dilución de las partículas de concentrado y de forraje tendieron a incrementarse conforme aumentaba el consumo de alimento, no obstante, los cambios diferían y las partículas de concentrado fueron un 10 % mayor (Owens y Goetsch, 1994). En la práctica, la mayoría de los casos en donde el TMR de las partículas en el rumen es de interés, la medición del TMR de los líquidos y partículas en el TGI es suficiente. El nivel uno del modelo CNCPS asume una K_p de 4.05 % por hora para concentrados y de 3.43 % por hora para los forrajes, considerando un CMS de tres veces el nivel de mantenimiento (3X).

Modelos matemáticos

Al igual que para la cinética de la digestión, se han propuesto varios modelos matemáticos para la estimación de la cinética del pasaje. Los primeros modelos compartamentales para describir el flujo de la ingesta basado en los datos de excreción fecal de un marcador fue descrito por Blaxter *et al.* (1956). El modelo consistía de dos compartimentos secuenciales de mezclado independientes de la edad con un tiempo de retraso. Grovum y

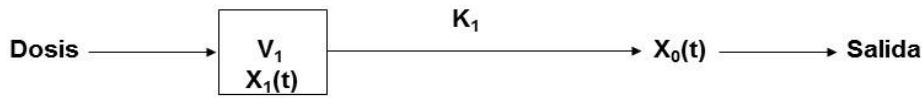
Williams (1973) manifiestan que los dos compartimentos secuenciales representan la retención de las partículas alimenticias en el rumen y en el ciego y colon proximal.

En tanto que Matis (1972) propuso un modelo con compartimentos secuenciales dependiente de la edad e independiente de la misma y con un tiempo de retraso. Este autor asignó una distribución dependiente de la edad en el tiempo de residencia para el compartimento rápido, el cual describe los procesos de hidratación, colonización microbiana y fragmentación de las partículas alimenticias por la rumia. El flujo del segundo compartimento, independiente de la edad, se describe por una cinética simple de primer orden. Los modelos de Dhanoa *et al.* (1985) y France *et al.* (1985) también describen procesos dependientes de la edad, pero utilizan diferentes enfoques matemáticos.

Los modelos matemáticos describen el efecto del mezclado en los compartimentos, y se han desarrollado extensamente para líquidos de mezclado rápido y para partículas inertes o similares (Shipley y Clark, 1972). El flujo de la ingesta a través del TGI de los animales ha sido extensamente revisado (Warner, 1981). Los modelos compartimentales del flujo de la ingesta se basaron inicialmente en modelos para líquidos (Blaxter *et al.*, 1956; Brandt y Thacker, 1958; Hungate, 1966; Grovum y Williams, 1973). Todos estos primeros modelos asumían; 1) un mezclado instantáneo y completo de los fragmentos que entran al rumen; 2) igual oportunidad de escape (salida) de todos los fragmentos residentes, sin importar su edad (tiempo de residencia) en el compartimento; y 3) un flujo constante de entrada y salida, y por tanto una constante masa compartamental (estado constante); estas asunciones producen una distribución exponencial del tiempo de residencia para la población de partículas en el compartimento (por ejemplo, una dilución simple del consumo por la masa compartamental determina la competencia por el escape); los modelos iniciales del flujo de la ingesta asumían una acción de dilución e intercambio en la masa. El término independiente de la edad se utilizó para indicar la tasa constante de intercambio causada por una acción de dilución en la masa.

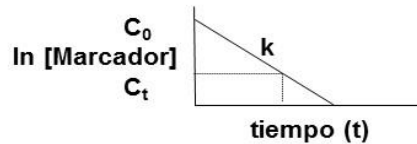
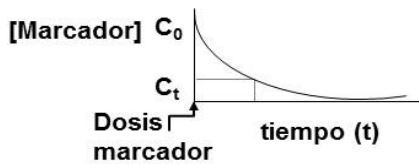
Otros modelos propuestos por Matis (1972) y Matis *et al.* (1989) utilizan una distribución noexponencial para el tiempo de residencia, funciones gamma para incluir el proceso dependiente de la edad requerido para el escape de los residuos de los fragmentos; mientras que el modelo de Dhanoa *et al.* (1985) incluye múltiples subcompartimentos dentro del compartimento de mezclado; en tanto que el modelo de France *et al.* (1985)

propuso una distribución de tiempos de retraso, y más recientemente de difusión como una base determinística para el flujo dependiente de la edad (France *et al.*, 1993; Figuras 7, 8 y 9).



$X_1(t)$ = Dosis que permanece al tiempo t
 k_1 = Tasa de pasaje
 $X_0(t)$ = Dosis pasando al tiempo t
 Concentración del marcador a tiempo 0 = $C_0 = \text{Dosis} / V_1$
 Concentración del marcador pasando a cualquier tiempo $t = C_t = X_0(t) / V_1$

• **Medición**



$C_t = C_0 e^{-kt}$
 Tiempo de retención = $1/k$
 Volumen del sitio = Dosis / C_0
 Salida total = $V \times k$

- Asume que todas las partículas del alimento tienen igual oportunidad de salir del sitio, sin considerar su tamaño
- Es llamado independiente de la edad
- La asunción es corregida por la reducción del tamaño de partícula

Figura 7. Modelo exponencial de un compartimento.

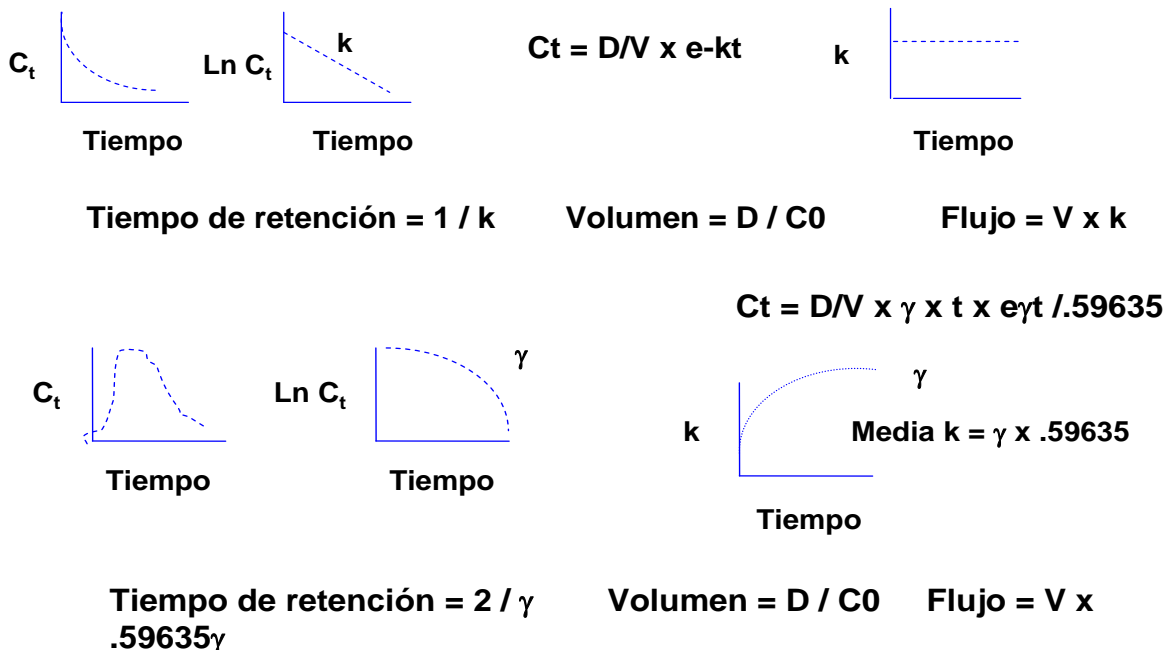
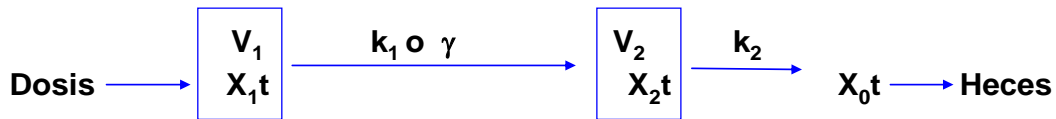


Figura 8. Modelo exponencial (arriba) y modelo dependiente de la edad (tiempo de residencia; abajo).



X_{1t} or X_{2t} = Dosis encontrada en el compartimento 1 o 2 a un tiempo t

X_0t = Dosis que pasó a un tiempo t

Interpretación del modelo

	<u>Tasa lenta</u>	<u>Tasa rápida</u>
Teoría 1	Pasaje fuera del rumen Exponencial	Pasaje fuera del TGI bajo Exponencial
Teoría 2	Tasa de convertir partículas grandes a pequeñas Exponencial	Tasa de preparación de partículas, Gamma

Figura 9. Modelo de dos compartimentos.

Cuando los compartimentos sin mezclado y con mezclado se encuentran en secuencia, el flujo no mezclado resulta en un tiempo de retraso entre la dosificación y la primera aparición de los fragmentos marcados en las heces. Blaxter *et al.* (1956) emplearon el término τ para identificar el tiempo de retraso, asumiendo que éste representaba el tiempo de residencia asociado con el flujo a través de los intestinos. En contraste, France *et al.* (1985) utilizaron el término tiempo de desfase retrasado con el símbolo τ para aplicar al proceso que involucra el tiempo de residencia dentro del compartimento de mezclado sin el correspondiente flujo.

El término tiempo de retraso o τ no debe de ser confundido con el término tiempo de tránsito (TT), el cual es comúnmente usado como un equivalente al TMRC (por ejemplo, TMR en el sistema de compartimentos que mezclan). Grovum y Williams (1973) utilizaron el término de TT para representar el flujo sin mezclar de una manera análoga al τ utilizado por Blaxter *et al.* (1956). Dhanoa *et al.* (1985) aplicaron el término TT al TMRC debido al flujo secuencial a través de los múltiples compartimentos de mezclado.

En el modelo de Blaxter *et al.* (1956) la curva de excreción de las partículas marcadas en las heces fue biexponencial con K_1 como pendiente rápida y K_2 como pendiente lenta, con un tiempo de desfase o τ . Los autores sugirieron que la K_1 representaba la tasa de pasaje del alimento del rumen, mientras que la K_2

proporcionaba la tasa de pasaje de partículas del abomaso, y el τ interpreta el tiempo de flujo de las partículas entre el duodeno y las heces. En forma contraria, en el modelo de Grovum y Williams (1973), se detecta que la tasa lenta de recambio K_1 estaba asociada con un primer compartimento en el rumen, mientras que la tasa rápida de recambio K_2 se relacionaba con el ciego y colon proximal (Lascano y Quiroz, 1990).

Hungate (1966) basó su modelo en que el flujo de la ingesta es dependiente de sus atributos, por lo cual manifestó que un primer compartimento podría ser el de las partículas grandes en el rumen, con una tasa rápida que representaría la reducción de su tamaño, estas pasaban a un segundo compartimento de partículas pequeñas en la fase líquida del rumen, que se asocia a una tasa lenta que representa la salida de las partículas pequeñas del rumen (Lascano y Quiroz, 1990).

Matis (1972) encontró que los fragmentos alimenticios en el rumen están sujetos a muchos procesos digestivos, los cuales requieren tiempo antes de que posean las propiedades necesarias para incrementar su posibilidad de escape. Este autor propuso una distribución noexponencial del tiempo de residencia para modelar el efecto de la edad de los fragmentos en el compartimento en su distribución del tiempo de residencia (por ejemplo, una distribución dependiente de la edad del tiempo de residencia).

Matis (1972) seleccionó las funciones gamma para modelar los efectos de un proceso dependiente de la edad. Estas funciones son descritas como G_n , con n representando a los números enteros de la función gamma. Un G_1 representa una distribución exponencial del tiempo de residencia y es independiente de la edad. La función gamma de G_2 o mayor representa una distribución dependiente de la edad del tiempo de residencia. A medida que el valor de la función gamma se incrementa a más de dos, el modelaje del efecto de la edad, disminuye la tasa de escape dependiente de la edad, acercándose a una tasa asintótica independiente de la edad. Por lo tanto, el orden del valor de la función gamma provee un parámetro de forma para la distribución del tiempo de residencia, mientras que la tasa asintótica, λ , caracteriza la tasa de escape independiente de la edad. Este autor afirma que existe una tasa de escape nula o extremadamente lenta para los fragmentos masticados que en forma inicial entran a la ingesta en el rumen, y que con la edad, la tasa de escape debería aumentar progresivamente hasta alcanzar un valor máximo.

El modelo de Ellis *et al.* (1979) se basó en el concepto de una tasa dependiente del tiempo (edad) en uno de los compartimentos, lo cual incrementa la probabilidad de escape de las partículas a medida que el tamaño de éstas disminuye con el tiempo de residencia. El uso de una distribución exponencial del tiempo de permanencia de las partículas en el compartimento representa una probabilidad similar de escape de todas las partículas, independientemente de su tamaño o edad (en el rumen). Los autores sugirieron que los dos compartimentos identificables en el flujo de ingesta en rumiantes estaban asociados con el rumen; con esta interpretación, la tasa rápida dependiente del tiempo (λ_1) representa la velocidad de mezcla de partículas ingeridas con partículas presentes en el rumen, mientras que la K_2 , no dependiente del tiempo, representa la salida de partículas de este órgano (Lascano y Quiroz, 1990).

Metodología para estimar la cinética de la fracción sólida

El alimento por evaluar se marca con Yb utilizando la técnica de Prigge y Varga citados por Galyean (1997). Los animales experimentales se deben de adaptar con anticipación a las dietas (de 10 a 12 días) posteriormente se debe de infundir el alimento marcado en el rumen de los animales equipados con una cánula ruminal (200 g en bovinos y 20 g en ovinos) previamente a la alimentación de la mañana, tomándose muestras de heces del recto de cada bovino a las 0, 4, 8, 12, 16, 24, 36, 48, 60, 72, 84, 96, 108, 120, 132, 144, 156, 168, 180, 192, 204, 216, 240 y 264 horas después de introducida la dosis (Ferreiro, 1990). El muestreo en el caso de los ovinos será bajo un horario similar pero hasta la hora 192. Las heces se deben de secar a temperatura ambiente inmediatamente después de su recolección y posteriormente se procesan en un molino Wiley con criba de 1 mm. La extracción del Yb de las heces se puede llevar a cabo por el método de Hart y Polan (1984). La cuantificación del Yb se debe de efectuar en un espectrofotómetro de absorción atómica, utilizando una flama de óxido nitroso (Ellis *et al.*, 1982).

La cinética de la fracción sólida se puede estimar utilizando el modelo matemático bicompartamental propuesto por Grovum y Williams (1973):

$$Y = A e^{-K_1(t-TT)} - A e^{-K_2(t-TT)}$$

Donde:

Y = Concentración del marcador en todas las partículas de los compartimentos en el tiempo (t) y A = Concentración del marcador en todas las partículas en el compartimento al momento de la dosificación y e = Base de los logaritmos naturales y K₁ = Tasa constante lenta y K₂ = Tasa constante rápida y TT = Tiempo de tránsito. A continuación se muestran dos ejemplos del cálculo de la tasa de pasaje de la fase sólida de la ingesta en el TGI de ovinos (Cuadro 10) y bovinos (Cuadro 11):

Procedimiento uno:

A un borrego canulado en el rumen se le infundona vía ruminal 20 g de una muestra de forraje marcado previamente con Yb, tal y como se describe anteriormente, obteniéndose los valores descritos en el Cuadro 10. El modelo de Grovum y Williams asume dos compartimentos con tasas constantes K₁ y K₂, para el pasaje de las partículas sólidas fuera del rumen y en el ciego y colon proximal, respectivamente.

Cuadro 10. Estimación de la cinética de la fracción sólida de la ingesta en un borrego a través del suministro de forraje marcado con Yb¹.

X Tiempo (h)	Concentración	Y Logaritmo natural
0	0	0
4	0	0
8	0	0
12	22.13104	3.096981
16	808.9862	6.695782
24	1320.442	7.185722
36	1556.499	7.350194
48	1320.442	7.185722
60	848.329	6.743269
72	612.2724	6.417177
84	179.5021	5.190187
96	100.8166	4.613303
108	0	0
120	0	0
132	0	0
144	0	0
156	0	0
168	0	0
180	0	0
192	0	0

Para el cálculo de la K_1 se deben de llevar a cabo los siguientes pasos;

- 1) Revisar los datos,
- 2) Encontrar el pico máximo de la concentración del marcador, en este ejemplo es en la hora 36,
- 3) Llevar a cabo una regresión entre la concentración del marcador transformado a logaritmo natural (\ln) y el tiempo de muestreo.

$$Y = 9.392385 - 0.04761 \text{ (Ecuación 1)}$$

Donde $9.392385 = A_1$

Por lo tanto, $K_1 = 4.76 \% / \text{hora}$; $r = 0.963$

Para el cálculo de la K_2 se deben de llevar a cabo los siguientes pasos;

- 1) A partir de la regresión utilizada para estimar K_1 , se debe de predecir la concentración de las horas anteriores al pico máximo, en este ejemplo es para las horas 12, 16 y 24,
- 2) Llevar a cabo una regresión entre la diferencia del valor estimado y el valor observado, en \ln , con respecto al tiempo de muestreo.

X Tiempo (h)	Predicción del valor	A Antilogaritmo	B Lectura original	Diferencia valores A - B	Y Logaritmo natural
12	8.821038	6775.293	22.13104	6753.162	8.817766
16	8.630589	5600.375	808.9862	4791.389	8.474576
24	8.249691	3826.442	1320.442	2506	7.826443

$$Y = 9.800893 - 0.08238, r = 0.999 \text{ (Ecuación 2)}$$

Donde $9.800893 = A_2$

Por lo tanto, $k_2 = 8.238 \% / \text{hora}$

Para calcular el TT, el cual representa el tiempo desde la infusión hasta la primera aparición del marcador en las heces:

$$TT = (\ln A_2 - \ln A_1) / (k_2 - k_1) = (9.800893 - 9.392385) / (0.08238 - 0.04761) = 11.7488 \text{ horas}$$

El recíproco de K_1 ($1 / K_1$) proporciona la estancia de las partículas en el rumen: esto es $1 / 0.04761 = 21$ horas; si este valor se relaciona con las 24 horas del día se puede obtener el número de veces que recambian las partículas sólidas en el rumen: esto es $24 / 21 = 1.14$ veces por día. En tanto que el recíproco de K_2 ($1 / K_2$) proporciona la estancia de las partículas en el ciego y colon proximal: esto es $1 / 0.08238 = 12.13$ horas.

El TMR se obtiene de la suma de los dos recíprocos ($1 / K_1 + 1 / K_2$), esto es, $21 + 12.13 = 33.13$ horas. El TMRT se estima de la suma del TMR y el TT, esto es, $33.13 + 11.75 = 44.78$ horas (González, 1996).

Procedimiento dos:

A un novillo canulado en el rumen se le infundona vía ruminal 200 g de una muestra de forraje marcado previamente con Yb, tal y como se describe anteriormente, obteniéndose los valores descritos en la Cuadro 11.

Cuadro 11. Estimación de la cinética de la fracción sólida de la ingesta en un novillo a través del suministro de forraje marcado con Yb¹.

X Tiempo (h)	Concentración	Y Logaritmo natural
0	0	0
4	0	0
8	0	0
12	0	0
16	297.5304	5.695516
24	572.9297	6.350763
36	3326.923	8.109803
48	4349.835	8.377893
60	3917.064	8.273098
72	3444.951	8.144665
84	2894.153	7.970448
96	1949.926	7.575547
108	1477.813	7.298319
120	966.3573	6.873534
132	1005.7	6.913439
144	730.3007	6.593456
156	454.9014	6.120081
168	415.5586	6.029624
180	179.5021	5.190187
192	22.13104	3.096981
204	61.4738	4.118611
216	0	0
240	0	0
264	0	0

Para el cálculo de la K_1 se deben de llevar a cabo los siguientes pasos;

- 1) Revisar los datos,
- 2) Encontrar el pico máximo de la concentración del marcador, en este ejemplo es en la hora 48,
- 3) Llevar a cabo una regresión entre la concentración del marcador en logaritmo natural (ln) y el tiempo de muestreo.

$$Y = 10.34724 - 0.02964 \text{ (Ecuación 1)}$$

$$\text{Donde } 10.34724 = A_1$$

$$\text{Por lo tanto, } K_1 = 2.96 \% / \text{ hora; } r = 0.94$$

Para el cálculo de la K_2 se deben de llevar a cabo los siguientes pasos;

- 1) A partir de la regresión utilizada para estimar K_1 , se debe de predecir la concentración de las horas anteriores al pico máximo, en este ejemplo es para las horas 16, 24 y 36,
- 2) Llevar a cabo una regresión entre la diferencia del valor estimado y el valor observado, en ln, con respecto al tiempo de muestreo.

$$Y = 10.6764 - 0.04823 \text{ (Ecuación 2)}$$

$$\text{Donde } 10.6764 = A_2$$

$$\text{Por lo tanto, } k_2 = 4.823 \% / \text{ hora; } r = 0.99$$

Para calcular el TT, el cual representa el tiempo desde la infusión hasta la primera aparición del marcador en las heces:

$$TT = (\ln A_2 - \ln A_1) / (k_2 - k_1) = (10.6764 - 10.34724) / (0.04823 - 0.02964) = 17.7 \text{ horas.}$$

El recíproco de K_1 ($1 / K_1$) proporciona la estancia de las partículas en el rumen, esto es $1 / 0.02964 = 33.78$ horas; si este valor se relaciona con las 24 horas del día se puede obtener el número de veces que recambian las partículas sólidas en el rumen, esto es $24 / 33.78 = 0.71$ veces por día. En tanto que el recíproco de K_2 ($1 / K_2$) proporciona la estancia de las partículas en el ciego y colon proximal, esto es $1 / 0.04823 = 20.74$ horas.

El TMR se obtiene de la suma de los dos recíprocos ($1 / K_1 + 1 / K_2$), esto es, $33.78 + 20.74 = 54.52$ horas. El

TMRT se estima de la suma del TMR y el TT, esto es, $54.52 + 17.7 = 72.22$ horas (González, 1996).

X Tiempo (h)	Predicción del valor	A Antilogaritmo	B Lectura original	Diferencia valores A - B	Y Logaritmo natural
16	9.872996	19399.3697	297.53036	19101.84	9.85754
24	9.635873	15304.0605	572.92968	14731.13	9.597718
36	9.28019	10723.4678	3326.92288	7396.545	8.908768

Bibliografía a consultar

- Allen, M. S. y D. R. Mertens. 1988. Evaluation constraints of fibre digestion by rumen microbes. *J. Nutr.* 118, 261–270.
- Atti, N., C. Kayouli, M. Mahouachi, A. Guesmi y M. Doreau. 2002. Effect of a drastic and extended underfeeding on digestion in Barbary ewe. *Anim Feed Sci Tech.* 100: 1-14.
- Bailey, C. R. y G. C. Duff. 2005. Protein requirements of finishing beef cattle. In: *Southwest Nutrition Conference. Proceedings: University of Arizona*, pp.78-85.
- Baldwin, R. L., H. L. Lucas, y R. Cabrera. 1970. Energetic relationships in the formation and utilization of fermentation endproducts. In: A. T. Phillipson (Ed.) *Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant*. Oriel Press, Newcastle upon Tyne, U.K.
- Bayat, A. R., M. Rinne, K. Kuoppala, S. Ahvenjärvi, A. Vanhatalo y P. Huhtanen. 2010. Ruminal large and small particle kinetics in dairy cows fed red clover and grass silages harvested at two stages of growth. *Anim Feed Sci Tech.* 155: 86-98.
- Beauchamin, K. A. y J. G. Buchanan-Smith. 1989. Evaluation of markers, sampling sites and models for estimating rates of passage of silage or hay in dairy cows. *Anim. Feed Sci. Technol.* 27:59.
- Berchielli, T. T. S. G. Oliveira y A. G. De vega. 2005. Considerações sobre os principais indicadores utilizados em estudos de nutrição com ruminantes. *Arquivo de ciências veterinárias e zoológia.* 8: 205-211.
- Blaxter, K. L., N. Graham y F. W. Wainman. 1956. Some observations on the digestibility of food by sheep, and on related problems. *Brit. J. Nutr.* 10: 69-91.

- Brandt, C. S. y E. J. Thacker. 1958. A concept of rate of food passage through the gastro-intestinal tract. *J. Anim. Sci.* 17: 218-223.
- Bruining, M., R. Bakker, J. van Bruchem y S. Tamminga. 1998. Rumen digesta kinetics in dairy cows fed grass, maize and alfalfa silage. 1. Comparison of conventional, steady-state and dynamic methods to estimate microbial degradation, comminution and passage of particles. *Anim. Feed Sci. Technol.* 73, 37-58.
- Cannas, A. 2000. Sheep and cattle nutrient requirement system, ruminal turnover, and adaption of Cornell Net Carbohydrate and Protein System to sheep. PhD Diss., Cornell Univ. Ithaca, NY.
- Cannas, A. y P. J. Van Soest. 2000. Simple allometric models to predict rumen feed passage rate in domestic ruminants. In: J. P. McNamara, J. France, y D. E. Beever Eds, *Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals*. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK. pp 49-62.
- Cannas, A., P. J. Van Soest, y A. N. Pell. 2003. Use of animal and dietary information to predict rumen turnover. *Anim Feed Sci Tech.* 106: 95-117.
- Coffey, K. P., J. A. Paterson, C. S. Saul, I. S. Coffey, K. E. Turner y J. G. Bowman. 1989. The influence of pregnancy and source of supplemental protein on intake, digestive kinetics and amino acid absorption by ewes. *J Anim Sci.* 67: 1805-1814.
- Colucci, P. E., G. K. Macleod, W. L. Grovum, I. Mcmillan y D. J. Barney. 1990. Digesta kinetics in sheep and cattle fed diets with different forage to concentrate ratios at high and low intakes. *J Dairy Sci.* 73: 2143-2156.
- Combs, D. K., R. D. Shaver, y L. D. Satter. 1992. Retention of rare earths by hay particles following incubation in fresh or autoclaved rumen fluid. *J. Dairy Sci.* 75:132.
- Cronje, P. B. 2000. Ruminant physiology In: *Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction*. New York, CABI Publishing. pp. 1-6.
- CSIRO. 1990. *Feeding Standards for Australian Livestock: Ruminants*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.

- Curtis, K. M. S., P. J. Holst, y P. J. Murray. 1994. Measuring supplement intake in the field using ytterbium as a marker. *Aust. J. Exp. Agric.* 34: 339-343.
- De Smet, S., D. I. Demeyer y C. J. Van Nevel. 1992. Effect of defaunation and hay: concentrate ratio on fermentation, fibre digestion and passage in the rumen of sheep. *Anim. Feed Sci. Tech.* 37: 333-344.
- Demment, M. W. y P. J. Van Soest. 1983. Body size, digestive capacity, and feeding strategies of herbivores. Winrock International Livesock Research & Training Center, Morrilton, Arkansas.
- Dhanao, M. S., R. C. Siddons, J. France y D. L. Gale. 1985. A multicompartmental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. *Brit. J. Nutr.* 53: 663-671.
- Dias, R. S., H. O. Patino, S. López, E. Prates, K. C. Sswanson y J. France. 2011. Relationships between chewing behavior, digestibility, and digesta passage kinetics in steers fed oat hay at restricted and ad libitum intakes. *J Anim Sci* 89: 1873-1880.
- Dijkstra, J., E. Kebreab, J.A.N. Mills, W.F. Pellikaan, S. López, A. Bannink y J. France. 2007. Predicting the profile of nutrients available for absorption: from nutrient requirement to animal response and environmental impact. *Animal* 1: 99–111.
- Doreau, M., B. Michalet-Doreau y G. Bechet. 2004. Effect of underfeeding on digestion in cows. Interaction with rumen degradable N supply. *Liv Prod Sci.* 88: 33-41.
- Doreau, M., B. Michalet-Doreau, P. Grimaud, N. Atti y P. Noziere. 2003. Consequences of underfeeding on digestion and absorption in sheep. *Small Ruminant Res.* 49: 289-301.
- Ehle, F. R. 1984. Influence of feed particle density on particulate passage from rumen of Holstein cow. *J. Dairy Sci.* 67:693.
- Ellis, W. C., C. Lascano, R. G. Teeter y F. N. Owens. 1982. Solute and particulate flow markers. In: *Protein Requiriments for Cattle: Symposium.* Oklahoma State Univ. MP-109: 37.
- Ellis, W. C., D. P. Poppi, J. H. Matis, H. Lippke, T. M. Hill, y F. M. Rouquette, Jr. 1999. Dietary-digestive-metabolic interactions determining the nutritive potential of ruminant diets. In: *Nutritional Ecology of Herbivores: Proc. Vth Int. Symp. on the Nutrition of Herbivores.* Am. Soc. Anim. Sci., Savoy, IL. pp 423-481.

- Ellis, W. C., J. H. Matis y C. Lascano. 1979. Quantitating ruminal turnover. *Fed. Proc.* 38: 2702-2706.
- Ellis, W. C., J. H. Matis, K. R. Pond, C. E. Lascano, y J. P. Telford. 1984. Dietary influences on flow rate and digestive capacity. In: F.M.C. Gilchrist and R. I. Mackie. (Ed.) *Herbivore Nutrition in the Subtropics and Tropics*. The Science Press, Johannesburg, South Africa. pp 269-293.
- Ellis, W. C., J. H. Matis, T. M. Hill y M. R. Murphy. 1994. Methodology for estimating digestion and passage kinetics of forages. In: G. C. Fahey (Ed.) *Forage Quality, Evaluation, and Utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America and the Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin. p. 682-756.
- Ellis, W. C., M. J. Wylie, y J. H. Matis. 2002. Validity of specifically applied rare earth elements and compartmental models for estimating flux of undigested plant tissue residues through the gastrointestinal tract of ruminants. *J. Anim. Sci.* 80: 2753-2758.
- Evans, E. 1981. An evaluation of the relationships between dietary parameters and rumen solid turnover rate. *Can J Anim Sci.* 61: 97-103.
- Faichney, G. J. 1985. The mean retention time of particles in the rumen of sheep given chopped or ground lucerne hay. In: S. K. Baker, J. M. Hawthorne, J. B. Mackintosh y D. B. Purser (Eds). *Ruminant Physiology, Concepts and Consequences..* University of Western Australia, Perth. p.126.
- Faichney, G. J. 1993. Digesta flow. In: J. M. Forbes, y J. France (Eds) *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. CAB International, Wallingford, UK. p. 53-85.
- Faichney, G. J. Digesta flow. In: J. Dijkstra, M. Forbes y J. France. 2005. 2nd Ed. *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 49-86.
- Faichney, G. J. y G. A. White. 1988. Rates of passage of solutes, microbes and particulate matter through the gastro-intestinal tract of ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Aust J Agric Res.* 39: 481-492.
- Faichney, G. J. y R. C. Boston. 1983. Interpretation of the fecal excretion patterns of solute and particle markers introduced into the rumen of sheep. *J. Agric. Sci., Camb.* 101: 571-581.

- Ferreiro, G. H. M. 1990. Técnicas usadas para medir la cinética de líquidos y sólidos en el tubo gastrointestinal. En: R. A. Castellanos, L. G. LLamas y A. S. Shimada (Eds) .Manual de Técnicas de Investigación en Rumiología. S.E.C.P.A. México, D.F.
- Fox, D. G., I. O. Tedeschi, T. P. Tylutki, J. B. Russel, M. E. Van Amburgh, I. E. Chase, A. N. Pell y T. R. Overton. 2004. The Cornell Net Carbohydrate and Protein System model for evaluating herd nutrition and nutrient excretion. *Animal Feed Science and Technology*. 112: 29-78.
- France, J., J. H. Thornley, M. S. Dhanoa, y R. C. Siddons. 1985. On the mathematics of digesta flow kinetics. *J. Theor. Biol.* 113: 743-758.
- France, J., J. H. Thornley, R. C. Siddons, y M. S. Dhanoa. 1993. On incorporating diffusion and viscosity concepts into compartmental models for analysing faecal marker excretion patterns in ruminants. *Br. J. Nutr.* 70: 369-378.
- Galvani, D. B., C. C. Pires, T. P. Wommer, F. Oliveira y M. F. Santos. 2010. Chewing patterns and digestion in sheep submitted to feed restriction. *Anim Physiol Anim Nutr.* 94: E366-E373.
- Galyean, M. 1997. Techniques and procedures in animal nutrition research. Texas Tech University.
- Giráldez, F. J., R. W. Mayer y C. S. Lamb. 1997. Estudio de los alcanos sintéticos de cadena par como marcadores para estimar el ritmo de paso de los alimentos. Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario. VII Jornadas Sobre Producción Animal. p. 13-15.
- González, G. H. 1996. Dinámica digestiva en bovinos y ovinos alimentados con dietas basales de paja de avena. Tesis de Doctorado. Facultad de Zootecnia, UACH. Chihuahua, México.
- González, G. H., E. S. García, O. B. Ruiz, H. E. C. Hernández y A. E. Orozco. 2004. Utilización de modelos para estimar la dinámica digestiva en rumiantes. XXVIII Reunión Nacional Buiatría. Morelia, México. p. 204
- González, G. H., H. C. Hernández y O. B. Ruiz. 2002. Voluntary feed intake and digesta kinetics in steers fed with a basal diet of oat straw and supplemented with alfalfa hay. Responding to Increasing Global Demand for Animal Products, Mérida, México. pp. 155-156.

- González, G. H., O. B. Ruiz, L. C. De la Vega, A. E. Orozco, A. C. Correa, A. M. Pérez, y H. C. Hernández. 2000. Effect of particle size of forage on voluntary intake, digesta passage and characterization of particles on the ruminal content and feces of steers fed with a basal diet of oat straw. *Proc. Western Sec. Am. Soc. Anim. Sci.* 51: 341-344.
- Gordon, I. J. y A. W. Illius. 1994. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia.* 98:167-175.
- Grovum, W. L., y V. J. Williams. 1973. Rate of passage of digesta in sheep. 4. Passage of markers through the alimentary tract and the biological relevance of rate-constants derived from changes in concentration of markers in faeces. *Brit. J. Nutr.* 30: 377-389.
- Hackmann, T. J. 2008. Studies of ruminant digestion, ecology and evolution. MS Thesis. University of Missouri, Columbia.
- Hackmann, T. J. y J. N. Spain. 2010. Ruminant ecology and evolution: Perspectives useful to ruminant livestock research and production. *J Dairy Sci.* 93: 1320-1334.
- Hart, S. P., y C. E. Polan. 1984. Simultaneous extraction and determination of ytterbium and cobalt ethylenediaminetetraacetate complex in feces. *J. Dairy Sci.* 67: 888–892.
- Hernandez, C. H. E. 1994. Efectos fisiológicos de la suplementación de heno de alfalfa a novillos en una dieta basal de paja de avena. Tesis de Doctorado. Facultad de Zootecnia, UACH. Chihuahua, México.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia.* 78: 443- 457.
- Hooper, A. P. y J. G. Welch. 1985. Effects of particle size and forage composition on functional specific gravity. *J Dairy Sci.* 68: 1181- 1188.
- Huhtanen, P. y U. Kukkonen. 1995. Comparison of methods, markers, sampling sites and models for estimating digesta passage kinetics in cattle fed at two levels of intake. *Anim. Feed Sci. Tech.* 52: 141-158.
- Huhtanen, P. y A. N. Hristov. 2001. Estimating passage kinetics using fibre-bound 15N as an internal marker. *Anim. Feed Sci. Technol.* 94, 29–41.

- Huhtanen, P. y H. Khalili. 1991. Sucrose supplements in cattle given grass silage-based diet. 3. Rumen pool size and digestion kinetics. *Anim. Feed. Sci. Technol.* 33, 275–287.
- Huhtanen, P., S. Ahvenjarvi, M. R. Weisbjerg y P. Nørgaard. 2006. Digestion and passage of carbohydrates. In: K. Sejrsen, T. Hvelplund, y M. O. Nielsen (Eds.). *Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism and Impact of Nutrition in Gene Impression, Immunology and Stress*. Wageningen Academic Publishers, pp. 87–135.
- Huhtanen, P., S. Jaakkola, y U. Kukkonen. 1995. Ruminal plant cell wall digestibility and passage kinetics utilizing mathematical models. *Anim. Feed. Sci. Technol.* 52, 159–173.
- Huhtanen, P., U. Asikainen, M. Arkkila, y S. Jaakkola. 2007. Cell wall digestion and passage kinetics estimated by marker and *in situ* methods or rumen evacuation technique in cattle fed hay 2 or 18 times daily. *Anim. Feed Sci. Tech.* 133: 206-227.
- Hungate, R. E. 1966. *The rumen and its microbes*. Academic Press. New York.
- Illius, A. W. e I. J. Gordon. 1992. Modeling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia.* 89: 428-434.
- Jung, H.G. y M.S. Allen. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *J. Anim. Sci.* 73: 2774–2790.
- Krizsan, S. J. S. Ahvenjärvi y P. A. Huhtanen. 2010. A meta-analysis of passage rate estimated by rumen evacuation with cattle and evaluation of passage rate prediction models. *J Dairy Sci.* 93: 5890-5901.
- Lallés, J. P., E. Delval y C. Poncet. 1991. Mean retention time of dietary residues within the gastrointestinal tract of the young ruminant: a comparison of non-compartmental (algebraic) and compartmental (modeling) estimation methods. *Anim. Feed Sci. Tech.* 35: 139-159.
- Lascano, C. y R. Quiroz. 1990. Metodología para estimar la dinámica de la digestión en rumiantes. En: M. E. Ruiz y A. Ruiz (Eds.). *Nutrición de Rumiantes: Guía metodológica de investigación*. IICA-ALPA-RISPAL. San José, Costa Rica.

- Lechner-Doll, M. y W. V. Engelhardt. 1989. Particle size and passage from the forestomach in camels, compared to cattle and sheep fed a similar diet. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 61: 120.
- Lechner-Doll, M., M. Kaske, y W. V. Engelhardt. 1991. Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. In: T. Tsuda, Y. Sasasaki, and R. Kawashima (Eds.) *Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants.* pp 455–482. Academic Press, San Diego, CA.
- Leite, R. F., S. J. Krizsan, F. O. Figueiredo., V. B. Carvalho, I.A.M.A. Teixeira y P. Huhtanen. 2015. Contribution of different segments of the gastrointestinal tract to digestion in growing Saanen goats. *J. Anim. Sci.* 93:1802–1814.
- Lescoat, P. y D. Sauvant. 1995. Development of a mechanistic model for rumen digestion validated using the duodenal flux of amino acids. *Reprod Nutr Develop.* 35: 45–70.
- Lirette A. y L. P. Milligan. 1989. A quantitative model of reticulo-rumen particle degradation and passage. *Br. J. Nutr.* 62: 465-479
- Luginbuhl, J. M., K. R. Pond, y J. C. Burns. 1994. Whole-tract digesta kinetics and comparison of techniques for the estimation of fecal output in steers fed coastal bermudagrass hay at four levels of intake. *J. Anim. Sci.* 72: 201-211.
- Lund, P. 2002. The effect of forage type on passage kinetics and digestibility of fibre in dairy cows. Ph.D. thesis. The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen.
- Lund, P., M.R. Weisbjerg y T. Hvelplund. 2006. Passage kinetics of fiber in dairy cows obtained from duodenal and faecal ytterbium excretion. Effect of forage type. *Anim. Feed Sci. Technol.* 128: 229–252.
- Macedo Junior, G. L, Y. I. Benevides, W. E. Campos, I. Borges, N. M. Rodriguez y D. A. Ferreira. 2012. Consumo, digestibilidade e taxa de passagem ruminal em ovelhas gestantes. *Ci. Anim. Bras., Goiania.*13: 429-439.
- Matis, J. H. 1972. Gamma time-dependency in Blaxter's compartmental model. *Biometrics.* 28: 597-602.
- Matis, J. H., T. E. Wehrly, y W. C. Ellis. 1989. Some generalized stochastic models for digesta flow. *Biometrics.* 45: 703-720.

- Mayes, R. W., J. Giráldez y C. S. Lamb. 1997 Estimation of gastrointestinal passage rates of different plant components in ruminants using isotopically-labelled plant wax hidrocarbons or sprayed even-chain alkanes. *Proc. Nutr. Soc.* 56: 187.
- Merchen, N. R. 1994. Digestion, Absorption and Excretion in Ruminants. In: D. C. Church (Ed.). *The Ruminant Animal. Digestive Physiology and Nutrition*. Prentice Hall, Englewood Cliff, N. J. pp. 172-201.
- Mertens, D. R. 1994. Regulation of Forage Intake. In: Fahey Jr. G.C., M Collins, D. R. Mertens y L. E. Moser (Eds.). *Forage Quality, Evaluation, and Utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society in America, Madison, WI, USA, pp. 450-493.
- Mertens, D. R. 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of rumen function. *J. Anim. Sci.* 64: 1548-1558.
- Mertens, D. R. 1993a. Kinetics of cell wall digestion in ruminants. In: H. G. Jung, D. R. Buxton, R. D. Hatfield, y J. Ralph (Eds.). *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. American Society of Agronomy. Madison, WI. pp. 535-570.
- Mertens, D. R. 1993b. Rate and extent of digestion. In: J. M. Forbes, y J. France (Eds.). *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. C. A. B. International. Oxon, United Kingdom. pp. 13-51.
- Moore, J. A., M. H. Poor y R. S. Swingle. 1990. Influence of roughage source on kinetics of digestion and passage, and on calculated extents of ruminal digestion in beef steers fed 65% concentrate diets. *J. Anim. Sci.* 68: 3412-3420.
- National Research Council - NRC. 2001. *Nutrient Requirements of Dairy Cattle*. 7th ed. National Academy of Science, Washington, D.C.
- National Research Council - NRC. 2007. *Nutrient Requirements of Small Ruminants*. 6th ed. National Academy of Science, Washington, D.C.
- National Research Council - NRC. 1996. *Nutrient Requirements of Beef Cattle*, 7th ed., National Academy of Science, Washington, D.C.
- Oba, M. y M. S. Allen. 2003. Effects of corn grain conservation method on ruminal digestion kinetics for lactating dairy cows at two dietary starch concentrations. *J Dairy Sci.* 86: 184-194.

- Okine, E. K. y G. W. Mathison. 1991. Reticular contraction attributes and passage of digesta from the ruminoreticulum in cattle fed roughage diets. *J Anim Sci.* 69: 2177–2186.
- Owens, F. N. y A. L. Goetsch. 1994. Ruminal Fermentation. In: D. C. Church (Ed.). *The Ruminant Animal. Digestive Physiology and Nutrition.* Prentice Hall, Englewood Cliff, N. J. p. 145-171.
- Owens, F.N. y A. L. Goetsch. 1986. Digesta passage and microbial protein synthesis. In: Milligan, L.P., Grovum, W.L., Dobson, A. (Eds.), *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Paloheimo, L. y A. Mäkelä. 1959. Further studies on the retention time of food in the digestive tract of cows. *Acta Agralia Fenniae.* 94: 15-39.
- Pond, K. R., W. C. Ellis, J. H. Matis, H. M. Ferreiro y J. D. Sutton. 1988. Compartments models for estimating attributes of digesta flow in cattle. *Brit. J. Nutr.* 60: 571-595.
- Poppi, D. B., B. W. Norton, D. J. Minson y R. W. Hendricksen. 1980. The validity of the critical particle size theory for particles leaving the rumen. *J Agric Sci.* 94: 275-280.
- Poppi, D. P., W. C. Ellis, J. H. Matis y C. E. Lascano. 2001. Marker concentration patterns of labelled leaf and stem particles in the rumen of cattle grazing bermuda grass (*Cynodon dactylon*) analysed by reference to a draft model. *Brit J Nutri.* 85: 553-563.
- Quiroz, R. A., K. R. Pond, E. A. Tolley y W. L. Johnson. 1988. Selection among nonlinear models for rate of passage studies in ruminants. *J. Anim. Sci.* 66: 2977-2986.
- Ramanzin, M., G. Bittante, y L. Bailoni. 1991. Evaluation of different chromium-mordanted wheat straws for passage rate studies. *J. Dairy Sci.* 74:2989
- Rinne, M., P. Huhtanen y S. Jaakkola. 2002. Digestive processes of dairy cows fed silages harvested at four stages of maturity. *J. Anim. Sci.* 80, 1986–1998.
- Robinson, P.J.; Tamminga, S; Van Vuuren, A.M. Influence of declining level of feed intake and varying proportion of starch in the concentrate on rumen ingesta quantity, composition and kinetics of ingesta turnover in dairy cows. *Livestock Production Science, Amsterdam, v. 17, p. 37-62, 1987.*
- SAS, 2002. User's Guide: Statistics, version 9th Ed. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

- Seo, S., C. Lanzas, L. O. Tedeschi y D. G. Fox. 2007. Development of a mechanistic model to represent the dynamics of liquid flow out of the rumen and to predict the rate of passage of liquid in dairy cattle. *J Dairy Sci.* 90: 840-855.
- Shipley, R. A. y R. E. Clark. 1972. *Tracer Methods for "in vivo" Kinetics*. Academic Press New York, NY.
- Steuer, P., K. Südekum, D. W. H. Müller, R. Franz, J. Kaadorp, M. Clauss y J. Hummel. 2011. Is there an influence of body mass on digesta mean retention time in herbivores? A comparative study of ungulates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 160: 355-364.
- Susmel, P. B. Stefanon, M. Spanghero y C. R. Mills. 1996. Ability of mathematical models to predict faecal output with a pulse dose of indigestible marker. *Brit. J. Nutr.* 75: 521-532.
- Sutherland, T. M. 1988. Particle separation in the forestomach of sheep. In: Dobson, A., Dobson, M.J. (Eds.), *Aspects of Digestive Physiology in Ruminants*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 43–73.
- Tamminga, S., P. H. Robinson, M. Vogt, y H. Boer. 1989. Rumen digesta kinetics of cell wall components in dairy cows. *Anim. Feed Sci. Technol.* 25 (1–2), 89–98.
- Tedeschi, L. O., A. Cannas y D. G. Fox. 2010. A nutrition mathematical model to account for dietary supply and requirements of energy and other nutrients for domesticated small ruminants: The development and evaluation of the Small Ruminant Nutrition System. *Small Rum. Res.* 89:174-184.
- Tothi, R., P. Lund, M. R. Weisbjerg y T. Hvelplund. 2003. Effect of expander processing on fractional rate of maize and barley starch degradation in the rumen of dairy cows estimated using rumen evacuation and in situ techniques. *Anim Feed Sci Technol.* 104: 71–94.
- Troelsen, J. E. y J. B. Campbell. 1968. Voluntary consumption of forage by sheep and its relation to the size and shape of particles in the digestive tract. *Anim Prod.* 10: 289-305.
- Uden, P., P. E. Colucci y P. J. Van Soest. 1980. Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies. *J. Sci. Food Agric.* 31: 625.
- Van Soest, P. J. 1994. *Nutritional Ecology of The Ruminant* (second edition). Cornell University Press, Ithaca.
- Varga, G. A. y E. C. Prigge. 1982. Influence of forage species and level of intake and ruminal turnover rates. *J. Anim. Sci.* 55: 1498.

- Waldo, D. R., L. W. Smith y E. L. Cox. 1972. Model of cellulose disappearance from the rumen. *J. Dairy Sci.* 55: 125.
- Warner, A. C. I. 1981. Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds. *Ser. B. Nutr. Abstr. Rev.* 51: 789-820.
- Warner, D. 2013. Passage of feed in dairy cows. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, Netherland.
- Welch, J. G., 1982. Rumination, particle size and passage from the rumen. *J. Anim. Sci.* 54, 885–894.
- Welch, J.G. 1990. Inert plastics as indicators of physiological processes in the gastrointestinal tract of ruminants. *J. Anim. Sci.* 68: 2930- 2935.
- Weston, R. H. 1988. Factors limiting the intake of feed by sheep. 11. The effect of pregnancy and early lactation on the digestion of a medium-quality roughage. *Aust J Agric Res.* 39: 659–669.
- Wylie, M. J., W. C. Ellis, J. H. Matis, E. M. Bailey, W. D. James y D. E. Beever. 2000. The flow of forage particles and solutes through segments of the digestive tract of cattle. *Br. J. Nutr.* 83, 295–306.