

UNIVERSITAT AUTÒNOMA DE BARCELONA
DEPARTAMENT DE CIÈNCIA ANIMAL I DELS ALIMENTS

TESIS DOCTORAL

**INGESTIÓN DE ALIMENTO, DIGESTIBILIDAD Y CINÉTICA DE
TRÁNSITO EN OVINO LECHERO.
ESTUDIO COMPARATIVO ENTRE OVEJAS MANCHEGA Y
LACAUNE**

Ester Molina Ureste

Abril 2001

**INGESTIÓN DE ALIMENTO, DIGESTIBILIDAD Y CINÉTICA DE
TRÁNSITO EN OVINO LECHERO.
ESTUDIO COMPARATIVO ENTRE OVEJAS MANCHEGA Y
LACAUNE**

**Tesis doctoral presentada por
Ester Molina Ureste**

**bajo la dirección de
Dr. Gerardo Caja López
y Dr. Alfred Ferret Quesada**

**para acceder al grado de Doctor en el programa de Producción Animal de la
UNIVERSITAT AUTÒNOMA DE BARCELONA
DEPARTAMENT DE CIÈNCIA ANIMAL I DELS ALIMENTS**

Abril 2001

Gerardo Caja López, Catedrático de Universidad y **Alfred Ferret Quesada**, Profesor Titular de Universidad del Departament de Ciència Animal i dels Aliments de la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona

Certifican:

Que la memoria titulada **“Ingestión de alimento, digestibilidad y cinética de tránsito en ovino lechero. Estudio comparativo entre ovejas Manchega y Lacaune”** presentada por **Ester Molina Ureste** para optar al grado de Doctor por la Universitat Autònoma de Barcelona, ha sido realizada bajo su dirección y, considerándola concluida, autorizan su presentación para que sea juzgada por la comisión correspondiente.

Y, para que así conste, firman el presente en Bellaterra, 25 de abril de 2001

Dr. Gerardo Caja López

Dr. Alfred Ferret Quesada

Esta tesis doctoral ha sido financiada con el proyecto CICYT “Predicción de la capacidad de ingestión, durante la gestación y lactación, de ovejas de ordeño y su relación con las variaciones de volumen ruminal” (AGF93-0526). Investigador principal: Gerardo Caja López.

Ha dado lugar a las siguientes publicaciones y comunicaciones a congresos:

Molina E., Ferret A., Caja G., Calsamiglia S., Such X., Gasa J. 2001. Comparison of voluntary food intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content in Manchega and Lacaune dairy sheep in late pregnancy and early and mid lactation. *Animal Science* 72: 209-221.

Molina E., Ferret A., Caja G., Calsamiglia S., Gasa J. 1999. A comparative study of dry matter intake and digestive pool variations in Manchega and Lacaune dairy sheep. *Proceedings of the British Society of Animal Science*: 98.

Molina E., Ferret A., Caja G., Calsamiglia S., Gasa J. 1997. Comparación de la ingestión y digestibilidad de ovejas Lacaune y Manchega: 1. Gestación. *ITEA Producción Animal*, 18: 94-96.

Molina E., Caja G., Ferret A., Such X., Calsamiglia S., Peris S 1997. Comparación de la ingestión y digestibilidad de ovejas Lacaune y Manchega: 2. Lactación. *ITEA Producción Animal*, 18: 97-99.

*A Alba y a Sisco
A mis padres y hermanas*

*Por todo lo que me habéis dado,
por todo lo que os he robado.*

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo debe tributo a un buen número de personas que han hecho posible su realización:

A los directores de esta tesis, Gerardo Caja y Alfred Ferret, por brindarme la oportunidad de participar en este proyecto, por sus valiosas orientaciones y enseñanzas, por su trabajo y dedicación, por su paciencia y por la formación que gracias a ellos he adquirido.

A Josep Gasa por su inestimable ayuda y las interesantes aportaciones con las que ha contribuido en esta tesis.

A los profesores de la Unidad de Producción Animal: Sergi Calsamiglia, Xavier Such y Silvia Peris, que con su indispensable colaboración facilitaron el desarrollo de toda la fase experimental. A Ramón Casals porque de haber estado, hubiera participado con agrado.

A Ramón Costa, responsable del Servei de Granjas, así como a todo el personal que contribuyó en el trabajo experimental: Ricard Comorera, Manolo Martínez, Vale Martínez, Manel Pagès, Antonio Pomarol y en especial, a Alfredo Vega, por hacer las tardes más agradables tomando muestras con Serrat.

A Rosa Armengol y Blas Sánchez por su inestimable ayuda y dedicación en la realización de los análisis de laboratorio. A Elena Albanell por su colaboración en las calibraciones del NIRS.

A mis compañeras y compañeros de andadura Conchita Gafo, Luis Pérez, María Devant, Cristina Conill, David Solanes, Silvia Peris, Ahmed Gargouri, Pau Prió, María Rodríguez, Maristela Rovai, Raúl Nehring y Douglas Osuna, por su amistad y por todos los momentos compartidos.

A los profesores de la Unidad de Agricultura, Josefina Plaixats, Elena Albanell, M^a José Milán, Toni Graupera y Ferrán Mirasol, siempre recibí su apoyo y amistad.

A Joan Estany por sus consejos estadísticos y a Dani Villalba por su inestimable ayuda en mi batalla con el SAS, siempre estuvo dispuesto a solventar cualquier duda estadística e informática.

A Loli Lujano por su disponibilidad y eficaz colaboración en las citas bibliográficas, por su simpatía. A Dolors Cubiló, Marc Tor y Emiliano Sanz, por estar ahí.

A toda mi familia, a María y M^a José por tantas y tantas cosas...especialmente por su apoyo en los momentos difíciles. Y a los Rinconetes, por hacer más cálida mi estancia en Cerdanyola.

A Montse y los "tatás" por darle a Alba todo lo que yo no he podido durante este tiempo. A todos los "canguros" ocasionales.

En definitiva, a todas aquellas personas y amigos que de alguna manera han hecho posible que esta tesis llegue a su fin.

Finalmente, no quisiera olvidar a las ovejas que, indudablemente sin su consentimiento, participaron en la experiencia.

RESUMEN

Esta tesis doctoral se planteó por la escasa información que se dispone sobre la ingestión voluntaria de alimento en ovejas lecheras y de la posible influencia sobre la misma de factores ligados al animal como son la raza, el estado fisiológico y el nivel de producción. Se trabajó con dos razas de ovejas lecheras de distinto potencial de producción lechera, la Manchega (MN) y la Lacaune (LC), con el fin de evaluar si esta diferencia de producción conlleva distintos niveles de consumo voluntario de alimento, que puedan ser justificadas por una diferente capacidad para digerir la ración, diferencias en la cinética de tránsito, así como en el contenido total del tracto gastrointestinal (TGI), en condiciones de alimentación *ad libitum*.

En el primer ensayo, veinte ovejas gestantes simples, 10 MN y 10 LC, de tres años de edad, se estabularon permanentemente durante las últimas 10 semanas de gestación. Los animales se individualizaron en las semanas 8, 6, 4 y 2 antes del parto y en la semana del parto, con el fin de comparar la ingestión voluntaria de alimento, la digestibilidad aparente, la cinética digestiva y el contenido del TGI durante el último tercio de la gestación. La ración consistió en heno de alfalfa *ad libitum*, suplementado con 0.3 kg/d de concentrado. La ingestión de materia seca (MS) y MS digestible fueron superiores ($P < 0.01$) en las ovejas LC que en las MN. La raza no afectó a la digestibilidad aparente, ni a la cinética de tránsito ni al contenido del tracto digestivo. Los cambios de peso vivo (PV) y condición corporal (CC) fueron similares. Por el contrario, los corderos de raza LC tendieron ($P = 0.09$) a pesar menos que los de raza MN, lo que sugiere diferencias genéticas entre razas en la utilización de la energía al final de la gestación. La mayor ingestión de MS observada en las ovejas LC podría estar relacionada con la mayor demanda energética para el desarrollo de la glándula mamaria. La ingestión de MS descendió ($P < 0.001$) durante las últimas semanas de gestación, aunque este descenso únicamente fue importante en la semana del parto, cuando la ingestión fue el 87% de la semana anterior. El avance de la gestación provocó un incremento significativo del ritmo fraccional de paso (k_1), del flujo de la MS indegradable (MS_{in}) consumida y una disminución del tiempo total medio de retención (TMRT) y de la digestibilidad aparente. No hubo diferencias entre las ovejas LC y MN en las concentraciones plasmáticas de glucosa, β OH butirato y ácidos grasos no esterificados (AGNE), excepto en el día del parto, donde las concentraciones de glucosa y AGNE fueron superiores ($P < 0.01$) en las ovejas MN. El avance de la gestación afectó significativamente a la concentración plasmática de los metabolitos sanguíneos. La concentración de 17β -estradiol fue prácticamente constante a lo largo de la gestación, incrementándose significativamente el día del parto, cuando las concentraciones fueron diferentes ($P < 0.001$).

en ambas razas.

En el segundo ensayo, treinta y dos ovejas multíparas de tres años de edad, 16 MN y 16 LC, se estabularon permanentemente durante las 12 primeras semanas de lactación. Las ovejas se individualizaron en las semanas 5, 7 y 12 de lactación, con el fin de comparar la ingestión voluntaria de alimento, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito y el contenido del TGI. La ración experimental consistió en una mezcla de ensilado de maíz y alfalfa deshidratada (en una proporción 10:1 sobre materia fresca), ofrecida *ad libitum*, y suplementada con 0.8 kg/d de concentrado. La producción de leche, el contenido de grasa y proteína, así como la ingestión de MS y MS digestible fueron superiores ($P < 0.01$) en las ovejas de raza LC que en las MN. Al avanzar la lactación la ingestión de MS se mantuvo constante en las ovejas LC, mientras que en las MN disminuyó. A lo largo de este periodo las ovejas LC perdieron 0.5 kg de PV mientras que las MN ganaron 4.4 kg. La raza no afectó ni la digestibilidad aparente de la MS, ni de la materia orgánica ni de la fibra neutro-detergente, ni el ritmo fraccional de paso, ni el tiempo de tránsito ni el TMRT de la digesta. Sin embargo, el flujo de MSin fue mayor ($P < 0.05$) en las ovejas LC que en las MN y disminuyó al avanzar la lactación. El contenido total del TGI fue superior ($P < 0.05$) en las ovejas LC que en las MN, sobretodo debido al retículo-rumen. No hubo diferencias entre razas en las concentraciones plasmáticas de glucosa ni de β OH butirato. Sin embargo, la concentración plasmática de AGNE fue diferente en ambas razas. El estado de lactación afectó a la concentración plasmática de AGNE en ambas razas, y a la concentración de β OH butirato en la LC. Los resultados sugieren que el esquema de selección de la raza LC, iniciado hace 35 años, ha incrementado la producción de leche junto con la ingestión voluntaria de alimento, estando ésta última asociada a un incremento de la capacidad ruminal. La mayor producción de leche de las ovejas LC no pueden atribuirse únicamente a la mayor ingestión de MS y otros factores, como la movilización de reservas, son necesarios para soportar esta mayor producción.

Al estudiar las cinéticas de tránsito y la capacidad de llenado del TGI en ambas razas de ovejas, surgió la necesidad de profundizar en el conocimiento de los diferentes modelos de estimación del ritmo fraccional de paso de la digesta y de su aproximación a la realidad. Así, se planteó un tercer ensayo, en el que se compararon seis modelos matemáticos con el fin de seleccionar el que describía de forma más satisfactoria el tiempo medio de retención de dos marcadores externos, Cr_2O_3 y Co-EDTA, en el TGI. Se emplearon 16 ovejas gestantes y 32 ovejas lactantes de razas MN y LC y las raciones experimentales fueron las descritas anteriormente. Las curvas de excreción fecal de cromo y cobalto se ajustaron a un modelo compartimental (M1), dos modelos bicompartimentales tiempo independientes con tiempos

de retención distribuidos exponencialmente (M2 y M3), y tres modelos bicompartimentales tiempo dependientes con órdenes crecientes de gamma dependencia (M4, M5 y M6). Los modelos M1, M5 y M6 fueron los mejores ajustes para describir la cinética de tránsito digestivo en el TGI de ovejas gestantes y lactantes. Ocho ovejas lactantes se sacrificaron en la semana 5 y otras 8 en la semana 12 de lactación. Previamente al sacrificio, se les administraron 2 marcadores externos, Cr_2O_3 y Co-EDTA, para estimar los ritmos de paso a través del retículo-rumen y del intestino grueso. Los ritmos de paso estimados con las curvas de excreción fecal del Cr_2O_3 no representaron la cinética digestiva del marcador obtenida con los datos de sacrificio; sin embargo, la predicción mejoró cuando se utilizó el Co-EDTA como marcador. Los coeficientes de correlación entre la ingestión de MS y el contenido ruminal fueron 0.85, 0.76 y 0.76, para la materia fresca, MS y MSin, respectivamente. El *pool* ruminal de MSin estimado como el flujo de MSin (g/h) dividido por el ritmo fraccional de paso obtenido Cr_2O_3 no predijo correctamente el contenido ruminal de MF, MS y MSin. Sin embargo, las correlaciones fueron estadísticamente significativas cuando el contenido ruminal de MF y MS se compararon con el *pool* ruminal estimado a través del flujo de MSin.

SUMMARY

Knowledge that it has been acquired on the food intake by sheep is based on data recorded with non-dairy breeds. Bearing this consideration in mind, this doctoral thesis was planned to test if there were differences in voluntary feed intake between two dairy breeds, Manchega (MN) and Lacaune (LC). The experiments were carried out with pregnant and lactating ewes, under the same feeding conditions, to compare dry matter intake, and total tract apparent digestibility, digesta kinetics and weight of digestive tract contents with the aim of explaining possible differences in voluntary feed intake between the breeds. In addition, blood metabolites were determined in order to evaluate the differences in their nutritional status.

In the first experiment, twenty 3-year old single-bearing pregnant ewes, 10 MN and 10 LC were permanently housed for the last 10 weeks of pregnancy. Animals were individualized at weeks 8, 6, 4, 2 before lambing and at lambing, in order to compare voluntary feed intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content in late pregnancy. The diet used consisted of alfalfa hay, offered *ad libitum*, supplemented with 0.3 kg/d of concentrate. Dry matter (DM) and digestible DM intake were higher ($P < 0.01$) in LC than in MN sheep. Breed did not affect apparent digestibility, digesta kinetics, or digestive content. Changes in body weight (BW) and body condition score (BCS) were similar. In contrast, LC lambs tended ($P = 0.09$) to weigh less than MN lambs, suggesting genetic differences in the energy utilization between breeds in late pregnancy. Higher DM intake observed in LC sheep could be related to higher energy demand for mammary development. DM intake declined ($P < 0.001$) during the last weeks of pregnancy, although in fact the decrease was only important in lambing week, when the DM intake was proportionally 0.87 of the previous week. Advancing pregnancy caused a significant increase in fractional rate of passage (k_1), and digesta flow of consumed undegradable DM (uDM), and a decrease in total mean retention time (TMRT) and apparent digestibility. There were no differences between LC and MN sheep in plasma concentrations of glucose, β -hydroxybutyrate and non esterified fatty acids (NEFA), except on lambing day when glucose and NEFA were higher ($P < 0.01$) in MN sheep. Advancing pregnancy affected significantly the plasma concentrations of blood metabolites. The concentration of 17β -oestradiol was near constant through late pregnancy, increasing significantly on lambing day, when the concentration was different ($P < 0.001$) between breeds.

In the second experiment, thirty-two 3-year-old lactating multiparous ewes, 16 MN and 16 Lacaune LC, were permanently housed during the first 12 weeks of lactation. Animals were individualized at weeks 5, 7 and 12 of lactation, in order to compare voluntary feed intake,

apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content. Experimental diet used was based on a mixture of maize silage and dehydrated alfalfa (10:1 fresh weight basis), offered *ad libitum*, and supplemented with 0.8 kg/d of concentrate. Milk, fat and protein yield as well as DM and digestible DM intake in LC ewes was higher ($P < 0.01$) than in MN ewes. Dry matter intake was constant in LC sheep with advancing lactation, while in MN sheep DM intake decreased. Throughout this period LC ewes lost 0.5 kg of BW while MN gained 4.4 kg. Breed did not affect either apparent digestibility of DM, organic matter (OM) and neutral-detergent fibre (NDF), or fractional rates of passage, transit time (TT) and TMRT. In contrast, the flow of uDM was higher ($P < 0.05$) in LC sheep than in MN sheep, and decreased as lactation progressed. The total tract digestive content was higher ($P < 0.05$) in LC than in MN sheep, particularly due to the reticulo-rumen. There were no differences between LC and MN in plasma concentrations of glucose and β -hydroxybutyrate. In contrast, the concentrations of NEFA between LC and MN were different. The stage of lactation affected the plasma concentration of NEFA in both breeds, and the β -hydroxybutyrate concentration in LC. Results suggest that the scheme of selection in LC dairy sheep, initiated thirty five years ago, has increased milk yield together with the voluntary feed intake, the latter being associated with an increase in the rumen fill capacity. The higher milk yield of LC ewes can not only be attributed to differences in the higher DM intake and other factors, i.e. fat mobilization of reserves, are required to support this higher milk output.

Finally, the aim of the third study was to take a mathematical approach to select the best modelling method to estimate the mean retention time from external marker excretion curves in pregnant and lactating dairy sheep. Data from previous experiments were used as a source of marker excretion curves. Experimental diets were alfalfa hay fed *ad libitum* plus 0.3 kg/d of concentrate during pregnancy and a mixture of maize silage and dehydrated alfalfa fed *ad libitum*, plus 0.8 kg/d of concentrate during lactation. Six mathematical models were compared. Faecal chromium and cobalt concentration curves were fitted with a multicompartmental model (M1), two two-compartment age-independent models with exponential distributed residences times (M2 and M3), and three two-compartment models with increasing order of gamma age dependency (M4, M5 and M6). The models M1, M5 and M6 proved to be the best fits for describing digesta kinetics in the GIT of pregnant and lactating ewes. Moreover, we were interested in the comparison between outflow rates and ruminal pools estimated using markers and slaughter trials in order to ascertain whether the estimates obtained through the markers are a good expression of the real parameters. Bearing this consideration in mind, eight lactating ewes were slaughtered at week 5 and eight more at week 12 of lactation. Prior to slaughtering, two external markers were administered in order to estimate rates of passage of the reticulo-rumen and large intestine.

Outflow rates estimated from faecal chromium excretion did not represent marker kinetics in the gut compartments obtained from slaughter data, but the prediction improved when the marker was Co-EDTA. Correlation coefficients between DM intake and ruminal content were 0.85, 0.76 and 0.76, for fresh matter (FM), DM and uDM, respectively. Undegradable DM ruminal pool estimated as flow of uDM (g/h) divided by the fractional rate of passage obtained using Cr_2O_3 did not accurately predict the ruminal content of FM, DM and uDM. However, the correlations were statistically significant when fresh and dry matter ruminal content were compared with ruminal pool estimated by means of intake uDM flow.

ABREVIATURAS

ADF	acid-detergent fibre	MRT_R	tiempo medio de retención en el retículo-rumen
ADL	acid-detergent lignin	MRT_{LI}	tiempo medio de retención en el intestino grueso
AGNE	ácidos grasos no esterificados	MS	materia seca
BCS	body condition score	MS_{in}	MS indegradable
BST	somatotropina bovina	NDF	neutral-detergent fibre
BW	body weight	NEFA	non-esterified fatty acids
CC	condición corporal	NIRS	near-infrared reflectance spectroscopy
CP	crude protein	OM	organic matter
DM	dry matter	PV	peso vivo
dMO	digestibilidad aparente de la materia orgánica	PV^{0.75}	peso vivo metabólico
dMS	digestibilidad aparente de la materia seca	TGI	tracto gastrointestinal
dPB	digestibilidad aparente de la proteína bruta	TMRT	tiempo total medio de retención / total mean retention time
EM	energía metabolizable	TT	tiempo de tránsito / transit time
EN	energía neta	uDM	undegradable dry matter
FM	fresh matter		
GH	hormona de crecimiento		
GIT	gastrointestinal tract		
k₁	ritmo fraccional de paso en el compartimento lento de mezcla		
k₂	ritmo fraccional de paso en el compartimento rápido de mezcla		
k_R	ritmo fraccional de paso a través del retículo-rumen		
k_{LI}	ritmo fraccional de paso a través del intestino grueso		
LC	Lacaune		
MF	materia fresca		
MN	Manchega		
MO	materia orgánica		
MRT	tiempo medio de retención / mean retention time		
MRT₁	tiempo medio de retención en el compartimento lento de mezcla		
MRT₂	tiempo medio de retención en el compartimento rápido de mezcla		

INDICE DE MATERIAS

CAPÍTULO 1: Revisión bibliográfica y objetivos

Factores ligados al animal que afectan a la ingestión de alimentos en el ovino

1. Introducción	1
2. Peso vivo y formato del animal	2
3. Genotipo y raza del animal	5
4. Edad del animal	8
5. Estado fisiológico del animal	9
5.1 Gestación	10
5.1.1 <i>Efecto de la gestación sobre la ingestión</i>	10
5.1.2 <i>Efecto de la gestación sobre la digestibilidad y la cinética de tránsito digestivo...</i>	13
5.1.3 <i>El retículo-rumen como controlador de la ingestión en la gestación</i>	15
5.1.4 <i>El papel de las hormonas sexuales en el control de la ingestión</i>	18
5.2 Lactación	20
5.2.1 <i>Relación entre ingestión y lactación</i>	20
5.2.2 <i>Efectos de la lactación sobre la ingestión</i>	21
5.2.3 <i>Efectos de la lactación sobre la digestibilidad, la cinética de tránsito y contenido digestivo</i>	23
5.2.4 <i>Efectos de la hormona de crecimiento y de la prolactina sobre la ingestión</i>	25
6. Reservas corporales del animal	26
6.1 El ciclo de gestación-lactación y las reservas corporales	27
6.2 Relación entre el nivel de reservas corporales y la ingestión	28
6.3 Teoría lipostática de regulación de la ingestión	29
7. Factores psicogénicos	32
8. Objetivos	33
9. Referencias bibliográficas	34

CAPÍTULO 2

Comparación de la ingestión voluntaria de alimento, digestibilidad aparente, cinética de tránsito digestivo y contenido del tracto digestivo en ovejás lecheras Manchega y Lacaune al final de la gestación

Resumen	53
1. Introducción	54
2. Material y Métodos	54
2.1 Animales, raciones y alojamientos	54
2.2 Medidas	56
2.3 Análisis	57
2.4 Cálculos y análisis estadísticos	58
3. Resultados	59
3.1 Ingestión de materia seca, digestibilidad aparente y resultados productivos	59
3.2 Cinética de tránsito digestivo	60
3.3 Contenido digestivo	61
3.4 Parámetros sanguíneos	63
4. Discusión	65
4.1 Efecto de la raza	65
4.2 Efecto de la semana de gestación	66
5. Referencias bibliográficas	69

CAPÍTULO 3

Comparación de la ingestión voluntaria de alimento, digestibilidad aparente, cinética de tránsito digestivo y contenido del tracto digestivo en ovejas lecheras Manchega y Lacaune al inicio y mitad de la lactación

Resumen	73
1. Introducción	74
2. Material y Métodos	74
2.1 Animales, raciones y alojamientos	74
2.2 Medidas	76
2.3 Análisis	77
2.4 Cálculos y análisis estadístico	78
3. Resultados	79
3.1 Ingestión voluntaria y digestibilidad aparente	79
3.2 Resultados productivos	80
3.3 Cinética de tránsito digestivo	81
3.4 Contenido digestivo	82

3.5 Metabolitos sanguíneos	84
4. Discusión	86
4.1 Efecto de la raza	86
4.2 Efecto del estado de lactación	87
5. Referencias bibliográficas	89

CAPÍTULO 4

Aproximación matemática para estimar los parámetros de la cinética de tránsito digestivo y comparación entre los ritmos de paso y *pool*es ruminales utilizando marcadores y pruebas de sacrificio en ovejas lecheras

Resumen	93
1. Introducción	94
2. Material y Métodos	95
2.1 Aproximación al mejor modelo matemático para estimar los tiempos de retención	95
2.1.1 Datos de excreción fecal de marcadores	95
2.1.2 Cálculos	96
2.1.3 Análisis estadístico	97
2.2 Ritmos de paso y <i>pool</i> es ruminales estimados a partir de curvas de excreción fecal de marcadores y pruebas de sacrificio	97
2.2.1 Animales y raciones	97
2.2.2 Procedimiento experimental	98
2.2.3 Cálculos	98
2.2.4 Análisis estadístico	99
3. Resultados y Discusión	99
3.1 Aproximación al mejor modelo matemático para estimar los tiempos de retención	99
3.2 Ritmos de paso y <i>pool</i> es ruminales estimados a partir de marcadores y pruebas de sacrificio	102
4. Referencias bibliográficas	108

CAPITULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

1. Comparación de la ingestión de MS consumida con los valores predichos por los sistemas de racionamiento	111
--	-----

2. Efecto de la raza sobre la ingestión, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito digestivo y los volúmenes ruminales	113
3. Efecto del estado fisiológico sobre la ingestión, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito digestivo y los volúmenes ruminales	115
4. Metabolitos sanguíneos relacionados con el balance energético	117
5. Balances energéticos	119
6. Comparación entre los flujos y <i>pool</i> es ruminales obtenidos a través de la MS indegradable ingerida o excretada	120
7. Ajustes matemáticos para estimar los ritmos fraccionales de paso y comparación entre los ritmos de paso y los <i>pool</i> es ruminales utilizando marcadores y pruebas de sacrificio en ovejas lecheras	124
8. Referencias bibliográficas	125
CONCLUSIONES GENERALES	131

INDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1

Tabla 1. Factores que afectan a la ingestión de alimentos	1
--	---

CAPÍTULO 2

Tabla 1. Composición química (g/kg materia seca (DM)) del forraje y concentrados utilizados	55
--	----

Tabla 2. Ingestión voluntaria, digestibilidad aparente y resultados productivos en ovejas Lacaune y Manchega al final de la gestación	59
--	----

Tabla 3. Ritmos de paso (k_1 y k_2), tiempo de tránsito (TT), tiempo total medio de retención (TMRT) y flujo de MS indegradable (uDM) en ovejas Manchega y Lacaune en las semanas 8 y 2 previas al parto	61
---	----

Tabla 4. Contenido digestivo expresado como g/kg peso vivo vacío en materia fresca, materia seca, materia orgánica y fibra ácido detergente, y grasa abdominal (kg) y subcutánea lumbar (mm) de ovejas Manchega y Lacaune después del parto	62
--	----

Tabla 5. Concentración plasmática de glucosa (mg/l), ácidos grasos no esterificados (AGNE; mmol/l) y β OH butirato (mmol/l) en ovejas Manchega (MN) y Lacaune (LC) durante la gestación	63
--	----

CAPÍTULO 3

Tabla 1. Composición química (g/kg materia seca (DM)) de los forrajes y concentrados utilizados	75
--	----

Tabla 2. Ingestión voluntaria de materia seca y digestibilidad aparente en ovejas Manchega y Lacaune durante la lactación	79
--	----

Tabla 3. Producción y composición de leche de ovejas Manchega y Lacaune durante la lactación	81
---	----

Tabla 4. Cambios de peso vivo (BW) y condición corporal (BCS) de las ovejas Manchega y Lacaune durante la lactación	81
--	----

Tabla 5. Ritmos de paso (k_1 , k_2), tiempo de tránsito (TT), tiempo total medio de retención (TMRT) y flujo de MS indegradable (uDM) en ovejas Manchega y Lacaune en las semanas 5, 7 y 12 de lactación	82
---	----

Tabla 6. Contenido digestivo expresado como g/kg peso vivo vacío en materia fresca, materia seca, materia orgánica y fibra ácido detergente, y grasa abdominal (kg) y subcutánea lumbar (mm) de ovejas Manchega y Lacaune después de las semanas 5 y 12 de lactación83

Tabla 7. Concentración plasmática de glucosa (mg/l), ácidos grasos no esterificados (AGNE; mmol/l) y β OH butirato (mmol/l) en ovejas Manchega (MN) y Lacaune (LC) durante la lactación84

CAPÍTULO 4

Tabla 1. Tiempos medios de retención (MRT_1 , MRT_2), tiempo de tránsito (TT) y tiempo total medio de retención (TMRT) estimados a partir de diferentes modelos empleando Cr_2O_3 como marcador100

Tabla 2. Tiempos medios de retención (MRT_1 , MRT_2), tiempo de tránsito (TT) y tiempo total medio de retención (TMRT) estimados a partir de diferentes modelos empleando Co-EDTA como marcador101

Tabla 3. Comparación entre las sumas de cuadrados residuales obtenidas por diferentes modelos †, para cada semana, utilizando los test de Friedman (F) y Wilcoxon (W)102

Tabla 4. Ritmos fraccionales de paso estimados con las curvas de excreción fecal de Cr_2O_3 y Co-EDTA (k_1 y k_2), y ritmos de paso a través del retículo-rumen y del intestino grueso obtenidos con pruebas de sacrificio empleando Cr_2O_3 y Co-EDTA (k_R y k_{LI})103

Tabla 5. Relación entre los ritmos fraccionales de paso (k_1 y k_2), obtenidos con Cr_2O_3 y Co-EDTA, y ritmos de paso a través del retículo-rumen y el intestino grueso (k_R y k_{LI}) y entre los tiempos medios de retención de los dos compartimentos principales de mezcla estimados a través de curvas de excreción fecal (MRT_{12}) y pruebas de sacrificio (MRT_{RLI})103

Tabla 6. Relación entre los *pooles* ruminales estimados a través de la materia seca indegradable (uDM) consumida o excretada utilizada como marcador interno (g uDM) y el contenido ruminal de materia fresca, materia seca o uDM (g) obtenido por medio de pruebas de sacrificio en ovejas lecheras106

CAPITULO 5

Tabla 1. *Pooles* ruminales estimados a través del flujo de la MS indegradable ingerida o excretada (g MSin), en las razas Lacaune y Manchega en gestación y lactación120

Tabla 2. Relación entre el flujo de la digesta y el *pool* ruminal estimados a través de la MS

indegradable ingerida (*y*) y excretada (*x*) en Lacaune (LC) y Manchega (MN) durante la gestación y la lactación 122

INDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Relación entre el volumen de contenido ruminal y (a) la ingestión voluntaria de heno y (b) el volumen de contenido abdominal “incompresible” en ovejas en diferentes estados de gestación. (□) no gestante, (▢) gestante simple, gestante doble (▣) (Forbes, 1986)11

Figura 2. Cortes anteriores a nivel de la 3ª vértebra lumbar: (a) 88 días de gestación con 1 feto; (b) 111 días con 1 feto; (c) 143 días con 1 feto; (d) 95 días con 2 fetos (I, intestinos; K, riñones; R, rumen; U, útero (Forbes, 1968)16

Figura 3. Ilustración esquemática de la secreción y acción de la leptina (Houseknecht *et al.*, 1998)30

CAPÍTULO 2

Figura 1. Ingestión de materia seca (g DM/d) en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲) al final de la gestación60

Figura 2. Evolución de la concentración plasmática de metabolitos sanguíneos al final de la gestación en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲): (a) glucosa (mg/dl); (b) ácidos grasos no esterificados (NEFA; mmol/l); (c) βOH-butirato (mmol/l)64

Figura 3. Evolución de la concentración plasmática (pg/ml) de 17β-estradiol al final de la gestación en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲)65

CAPÍTULO 3

Figura 1. Ingestión de materia seca (g DM/d; línea continua) y producción de leche (ml/d; línea discontinua) en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲) al inicio y mitad de la lactación ...80

Figura 2. Evolución de la concentración plasmática de metabolitos sanguíneos al inicio y mitad de la lactación en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲): (a) glucosa (mg/dl), (b) βOH-butirato (mmol/l), (c) ácidos grasos no esterificados (NEFA; mmol/l)85

CAPÍTULO 4

Figura 1. Relación entre el ritmo fraccional de paso a través del retículo-rumen estimado con curvas de excreción fecal de marcadores (k_1) y con pruebas de sacrificio (k_R): (Cr₂O₃: ● ; Co-EDTA: ◆)104

Figura 2. Relación entre el ritmo fraccional de paso a través del intestino grueso estimado con curvas de excreción fecal de marcadores (k_2) y con pruebas de sacrificio (k_{LI}): (Cr_2O_3 : ● ; Co-EDTA: ◆) 105

Figura 3. Relación entre el tiempo medio de retención en el retículo-rumen e intestino grueso estimado con de curvas de excreción fecal de marcadores (MRT_{12}) y con pruebas de sacrificio (MRT_{RLI}): (Cr_2O_3 : ● ; Co-EDTA: ◆) 105

CAPITULO 5

Figura 1. Evolución de la ingestión de MS medida (—) y predicha por los sistemas INRA (— — —) y AFRC (- - -), y por Caja et al. (1997) (—), en ovejas Lacaune (▲) y Manchega (■) al final de la gestación (a) y la lactación (b) 112

Figura 2. MS indegradable (g MSin) excretada versus ingerida en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲) con todos los datos experimentales ($n = 48$): a) flujo y b) *pool* ruminal 123

CAPÍTULO 1

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA Y OBJETIVOS

Factores ligados al animal que afectan a la ingestión de alimentos en el ovino

1. Introducción

La ingestión de alimentos y su regulación es un fenómeno biológico complejo influido por múltiples factores que la controlan y/o limitan, especialmente cuando se ingieren alimentos forrajeros, como ocurre en los rumiantes. Estos factores se han agrupado clásicamente en factores ligados al alimento, al animal, y en un tercer grupo, los factores considerados como ambientales (Tabla 1).

Tabla 1. Factores que afectan a la ingestión de alimentos (Ingvartsen, 1994; Faverdin *et al.*, 1995).

Factores asociados al animal	Factores asociados al alimento	Factores ambientales
Raza	Especie vegetal	Tiempo de acceso al alimento
Sexo	Ingredientes de la ración	Frecuencia de alimentación
Genotipo	Composición química	Raciones completas
Peso vivo	Digestibilidad	Agentes anabolizantes
Crecimiento	Degradabilidad	Aditivos alimentarios
Edad	Ritmo de paso	Sales minerales, agentes alcalinos
Gestación	Forma de presentación	Tipo de alojamiento (libre vs atado)
Número de parto	Calidad de la conservación	Espacio por animal
Producción de leche	Calidad fermentativa	Espacio de comedero
Estado de lactación	Palatabilidad	Fotoperiodo
Alimentación previa	Adición de grasa	Temperatura
Condición corporal		Humedad
Salud del animal		

La ingestión de alimento y el comportamiento alimentario son el resultado de la integración neural de numerosas señales relacionadas con el alimento, el ambiente y el estado fisiológico del animal (Faverdin *et al.*, 1995; Mertens, 1996; Ingvartsen y Andersen, 2000), no siendo un único factor el que controla esta ingestión. Parte de la confusión que existe sobre la regulación y la predicción de la ingestión proviene de no considerar que el animal y la estrategia de alimentación pueden afectar a la ingestión tanto como las características del alimento, ya que la ingestión es el resultado de la interacción entre uno y otro (Mertens, 1994).

La ingestión de alimento está regulada y limitada por las necesidades del animal, según su fisiología y metabolismo (Van Soest, 1994b). Desde un punto de vista práctico, el

conocimiento de los factores de variación de la capacidad de ingestión ligados al animal permitirían elegir los métodos de manejo y las estrategias de complementación mejor adaptadas para maximizar la ingestión de forrajes y prever el impacto del consumo sobre el rendimiento (Faverdin *et al.*, 1997).

En la bibliografía existen buenas revisiones que describen los factores ligados al animal que afectan a la ingestión de alimentos (Weston, 1982; Keteelars y Tolkamp, 1992a; Forbes, 1995a; Faverdin *et al.*, 1997). Con esta introducción se pretende una puesta al día de esta información, haciendo especial énfasis en lo referente al ganado ovino.

2. Peso vivo y formato del animal

En general, la ingestión aumenta al aumentar el peso vivo (PV) del animal. Sin embargo, animales con el mismo PV pueden diferir ampliamente en la capacidad de llenado del tracto gastrointestinal (TGI), en los depósitos de grasa y, en el caso del ovino, en el peso del vellón, por lo que el PV puede ser un escalár impreciso del tamaño corporal (Weston, 1982). Ternouth *et al.* (1979) afirmaron que la ingestión voluntaria variaba con la especie animal, una diferencia que era debida básicamente al tamaño corporal. En la bibliografía son abundantes las referencias que usan las potencias del PV como vía para minimizar las variaciones resultantes de las diferencias de tamaño corporal. Crampton *et al.* (1960) relacionaron las diferencias de ingestión en ganado ovino con la potencia 0.75 del PV animal. Sin embargo, otros autores hallaron que la potencia 0.75 no era siempre un escalár aplicable, ya que en comparaciones realizadas entre ovino y vacuno, la potencia 0.90 del PV era más apropiada (Graham, 1972; Ternouth *et al.*, 1979). En comparaciones entre animales adultos dentro de la misma especie, Weston (1982) afirmó que poco aporta el uso de escalares que no sean el propio PV elevado a la potencia 1.0.

Según Kleiber (1961) la conversión del alimento es independiente del tamaño del animal, ya que los animales consumen energía proporcionalmente a su PV metabólico ($PV^{0.75}$). Esto es debido a que es la base de expresión de las necesidades energéticas de mantenimiento, en condiciones de acceso libre a alimentos ricos en energía, lo que supone un control metabólico de la ingestión. Al aumentar el tamaño, las necesidades de mantenimiento por unidad de peso disminuyen, por lo que la ingestión relativa al PV también disminuye en la misma proporción.

Blaxter *et al.* (1966b) en ensayos con ovejas y vacas alimentadas con raciones que cubrían un rango amplio de digestibilidad encontraron que existía una proporcionalidad entre la

ingestión de energía digestible y el metabolismo de ayuno. Poppi *et al.* (1980) y Hendricksen *et al.* (1981), trabajando con vacuno y ovino, encontraron que la ingestión de materia seca (MS) digestible variaba proporcionalmente a $PV^{0.87}$, que es aproximadamente proporcional a las necesidades de mantenimiento de esas especies (ARC, 1980). En comparaciones de vacas con búfalos y banteng (Frisch y Vercoe, 1977; Vercoe y Frisch, 1980) y de cabras enanas con ovejas pesadas (Ketelaars y Tolkamp, 1991), la ingestión de alimento varió proporcionalmente al metabolismo de ayuno. A partir del ARC (1980), Ketelaars y Tolkamp (1991) calcularon que la ingestión por kg $PV^{0.75}$, en condiciones *ad libitum*, de ovejas en lactación era comparable a la de vacas produciendo 16 kg de leche con raciones similares. Todos estos datos confirman la teoría de Weston (1982) que entre especies la variación de la ingestión puede disminuirse utilizando el metabolismo de ayuno como escalar. Los estudios anteriores muestran que la ingestión entre especies de rumiantes domésticos es proporcional a las necesidades de mantenimiento, lo que concuerda con la teoría de Kleiber (1961).

La proporcionalidad entre la ingestión y las necesidades de mantenimiento encontrada en las comparaciones entre especies, ha sido también encontrada dentro de especies, entre razas y entre genotipos dentro de razas, como demostraron Vercoe y Frisch (1982) trabajando con razas y cruces de *Bos taurus x Bos indicus*, y Blaxter *et al.* (1966a, b) trabajando con ovinos.

Sin embargo, Van Soest (1982) propuso que la ingestión era proporcional al PV, basándose en el hecho de que el contenido en materia fresca (MF) del TGI y el PV están relacionados por la potencia 1.0, en diferentes especies de herbívoros con un PV de menos de 0.1 kg a más de 1000 kg (Parra, 1978; Demment y Van Soest, 1983; Demment y Van Soest, 1985). Según Van Soest (1982), la relación entre la ingestión y el PV sería similar a la encontrada para el contenido del TGI y el PV. Esta relación se mantiene también para los rumiantes; Illius y Gordon (1991) observaron una elevada relación ($r^2=0.98$) entre el contenido de MS del TGI con el PV para 18 especies de rumiantes, con un PV que oscilaba de 3.7 a 720 kg, lo que llevaría implícito un control físico de la ingestión. La ingestión de un forraje será una fracción constante del PV, independientemente del tamaño de la especie.

El primer modelo para calcular la capacidad del TGI fue el de Blaxter *et al.*, (1956), que calculó el peso de MS en el TGI de las ovejas. Muchos de los modelos posteriores asumieron que el retículo-rumen es el primer punto de control para la limitación física de la ingestión (Illius y Allen, 1994), con una capacidad ruminal que es una función lineal del PV. Sin embargo, la relación entre el máximo volumen o peso del contenido del retículo-rumen y

el PV dentro de especies o razas no es conocida, es de prever que sea menor que el observado entre especies que varían su PV en dos órdenes de magnitud (Allen, 1996).

Aunque es probable que el contenido del TGI sea casi proporcional al tamaño, para un rango muy amplio de pesos como es el caso del estudiado por Van Soest (1982), no necesariamente ha de cumplirse para el rango mucho menor cubierto por las especies domésticas de rumiantes cuando se alimentan con raciones similares. Van Soest (1982) también propone un tiempo de retención de la digesta independiente del tamaño, lo cual no tiene por que ser cierto. Según Ketelaars y Tolkamp (1992a) existen numerosos ensayos en especies domésticas de rumiantes que demuestran lo contrario. Estos autores mostraron que hay una disminución clara del contenido del TGI (expresado por kg PV) al aumentar el tamaño de la especie. Cuando el contenido del TGI se expresa en función del metabolismo de ayuno las diferencias desaparecen. Sin embargo, Poppi *et al.* (1980) y Hendrickson *et al.* (1981) encontraron que entre ovino y vacuno, el contenido ruminal varía aproximadamente con el PV^1 . A pesar de esto, la ingestión de MS digestible con respecto al tamaño fue superior en el ovino que en el vacuno. Esto fue debido al menor tiempo de retención de la digesta en el ovino comparado con el vacuno. Otros estudios también han mostrado tiempos de retención de la digesta menores en las especies pequeñas de rumiantes que en las grandes (Engelhardt *et al.*, 1985; Blaxter, 1989; Stevens, 1990).

Según Allen (1996), el ritmo de disminución del tamaño de partícula está probablemente relacionado con el tamaño del animal, ya que el tiempo de rumia por gramo de fibra neutro-detergente disminuye exponencialmente con el PV (Welch, 1982). Este hecho ha sido reconocido por Illius y Gordon (1991), que escalaron el ritmo de rotura por $PV^{0.27}$, que ha sido también relacionado con otras variables fisiológicas tiempo-dependientes (Taylor, 1980). En el modelo descrito por Illius y Gordon (1991) se encontró una buena correspondencia entre la ingestión voluntaria de MS predicha por el modelo y los datos de la bibliografía, con un 61% de la variación explicada y sin sesgo. La mayor variabilidad en la ingestión de MS explicada por este modelo se debe a la inclusión de factores animales escalando el ritmo de rotura de las partículas, el ritmo de paso de las partículas y la capacidad ruminal por el $PV^{0.27}$. Al omitir el fenómeno del escalado en el modelo la variabilidad explicada se reduce a un 25% (Illius y Allen 94).

Ketelaars y Tolkamp (1992a) criticaron la relación isométrica entre el contenido del TGI y el PV, ya que los animales se alimentan con diferentes tipos de raciones. Para poder obtener una ingestión de energía similar, las especies pequeñas de rumiantes requerirán un alimento de mejor calidad que las especies mayores, debido a las relativas mayores

necesidades de mantenimiento. Estos autores tampoco encontraron argumentos convincentes sobre un efecto *per se* del tamaño anatómico sobre la ingestión. La proporcionalidad entre la ingestión de forraje y el PV en vacas lactantes observada por Conrad *et al.* (1964), y frecuentemente citada, se debe a la utilización de un modelo estadístico inadecuado (Grofum, 1987). Según Oldenbroek (1988) las diferencias de ingestión entre razas lecheras puede deberse a las diferencias de conformación corporal, pero según Ketelaars y Tolkamp (1992a) es debido a una incorrecta interpretación de las diferencias existentes entre razas en los ratios de longitud y altura corporal, y el peso corporal.

Ambas teorías no están basadas en comparaciones directas de ingestión y necesidades de mantenimiento en diferentes especies alimentadas con la misma ración. Las comparaciones indirectas deberían interpretarse con precaución; además, en muchos experimentos, animal y ración están confundidos. Aunque las comparaciones directas son escasas, según Ketelaars y Tolkamp (1992a) en las especies domésticas de rumiantes la ingestión se incrementa proporcionalmente a las necesidades de mantenimiento. A partir de la bibliografía, estos autores concluyeron que las necesidades de mantenimiento o el metabolismo de ayuno son el principal factor que explica las diferencias de ingestión entre especies de rumiantes domésticos. Al parecer, las especies pequeñas pueden acomodarse a una mayor ingestión incrementando el contenido o el *turnover* de la digesta.

Además de las necesidades de mantenimiento, la composición de la ganancia de peso parece estar relacionada con las diferencias de ingestión entre especies. Se han observado mayores ingestiones en razas con mayor ratio grasa/proteína en su ganancia de peso (Geay y Robelin, 1979; Béranger y Micol, 1980). Este hecho apunta a la posible relación entre la eficiencia de utilización de la energía metabolizable (EM) y la ingestión voluntaria, ya que se ha probado que esta eficiencia es mayor para la deposición de grasa que para la deposición de proteína (ARC, 1980; Armstrong, 1982).

3. Genotipo y raza del animal

Las teorías clásicas sobre la regulación de la ingestión están basadas en la suposición de que los animales maximizan su productividad maximizando la ingestión de alimento hasta el límite genético o su potencial fisiológico (Mertens, 1994). Esta teoría implica que los animales intentarán alcanzar la máxima ingestión de energía hasta que sea limitada por la capacidad ruminal o el potencial genético. En la teoría clásica de regulación de la ingestión, la función que la controla es el potencial genético para la demanda de energía. De acuerdo

con esta teoría, son las variaciones de potencial genético entre animales las que dan, como resultado, ingestiones y estatus energéticos diferentes cuando se les proporciona la misma ración (Mertens, 1996).

En teorías más recientes, se ha sugerido que los animales pueden regular la ingestión optimizando la eficiencia de la utilización del oxígeno, maximizando la cantidad de energía producida por unidad de oxígeno consumido (Ketelaars y Tolkamp, 1992b; Tolkamp y Keteelars, 1992). Sin embargo, sería necesario algún tipo de control genético, ya que de no ser así, la teoría de la eficiencia óptima podría conducir a iguales ingestiones entre especies o razas, ya que las rutas bioquímicas deberían permitir la misma eficiencia (Mertens, 1996).

Una parte de la variación en la capacidad de ingestión de los rumiantes tiene una base genética, la magnitud de la cual es difícil de establecer. En ovino no se han encontrado trabajos en los que se haya evaluado la componente genética de la capacidad de ingestión; sin embargo, en vacuno son numerosos. Las estimaciones de la heredabilidad varían mucho, de 0.1 a 0.8 (Faverdin *et al.*, 1997; Simm, 1998; Luiting, 1999). Esto es debido, en parte, al número reducido de animales sobre los que se han tomado las medidas. Miller *et al.* (1972) calcularon, para vacas en lactación, una heredabilidad estimada del consumo de energía neta (EN) de 0.42 ± 0.10 . Van Arendock *et al.* (1991) y Persaud *et al.* (1991) estimaron heredabilidades de la capacidad de ingestión de vacas lecheras primíparas próximas a 0.5, pero otras observaciones obtenidas con métodos diferentes condujeron a valores más pequeños, 0.2 según Hooven *et al.* (1972) y Von Brandt *et al.* (1985). La heredabilidad estimada es superior en los regímenes con proporción elevada de forrajes (Svendsen *et al.*, 1990). Varía también con la edad de los animales: 0.8 para las terneras entre 24 y 32 semanas de edad (Korver y Vos, 1986), y 0.56 entre 44 y 60 semanas (Korver *et al.*, 1991), y con el estado de lactación (Persaud *et al.*, 1991; Svendsen *et al.*, 1990).

En condiciones óptimas de alimentación y ambiente, la ingestión debería estar determinada por el potencial genético de utilización de la energía, por lo que las diferencias de ingestión entre animales deberían reflejar la diferencia de potencial entre ambos (Weston, 1982; Weston y Poppi, 1987). Sin embargo, desde un punto de vista energético, las diferencias en la eficiencia de producción por distintos genotipos no sólo pueden proceder de las diferencias en la ingestión de nutrientes, sino también de la eficiencia de la utilización de los mismos, la partición de los nutrientes en los diferentes tejidos corporales o por alguna combinación de estas posibilidades (Frisch y Vercoe, 1991). Así, la capacidad de ingestión de los bovinos lecheros (Holstein, Montbeliard, etc), corregida por los efectos del peso y de la producción lechera, es superior en un 10% a la de los bovinos de carne (Charolais,

Salers, etc) (Agabriel *et al.*, 1987; D'hour *et al.*, 1991).

Al comparar las razas de ovejas Lacaune y Manchega, de formato similar y diferente nivel productivo, en la segunda mitad de la lactación Pérez-Oguez (1997) y Pérez-Oguez *et al.* (1997a) encontraron una diferencia de ingestión de 0.62 kgMS/d entre ambas razas, no encontrando diferencias entre razas en la digestibilidad aparente de la materia seca (dMS) y materia orgánica (dMO), aunque evidenció una tendencia estadística en la digestibilidad de la proteína bruta (dPB). Una mayor ingestión, en general iría acompañada por un incremento del contenido digestivo, una disminución del tiempo de retención de la digesta, provocando una disminución de la digestibilidad (Vant Soest, 1994a). En la revisión llevada a cabo por Schneider y Flatt (1975) se concluye que en la oveja, la raza tiene poco efecto sobre la digestibilidad. En la revisión de Freeman (1975) se concluye que entre animales hay poca variación en la digestibilidad, siendo la variación mucho mayor en la capacidad de ingestión, el apetito y el nivel de producción de leche.

En vacuno de leche, comparando las razas Jersey y Frisona danesas en lactación (Ingvarsen y Weisbjerg, 1993), la Jersey presentó una capacidad de ingestión/100 kg PV un 19% más elevada que la Frisona y un ritmo de paso un 21% superior, y sin embargo la dMO fue similar en ambas razas. Estos autores encontraron una correlación significativa igual a 0.62 entre la ingestión de MS y el ritmo de paso de la digesta, mientras que la correlación entre la ingestión de MS y la digestibilidad no fue significativa. Orskov *et al.* (1988) observaron una correlación negativa entre la digestibilidad aparente y el ritmo de paso dentro de una raza, pero dos razas con diferente capacidad de ingestión y ritmo de paso no necesariamente han de digerir el alimento de forma distinta.

La ingestión voluntaria también está afectada por las interacciones entre el genotipo del animal y el tipo de ración y/o el ambiente (Ferrel y Jenkins, 1985). Además del potencial productivo, las diferencias entre razas, dentro de una misma especie, pueden provenir de su diferente capacidad para adaptarse a la fibrosidad de un forraje (Weyreter y Engelhardt, 1984; Mann *et al.*, 1987; Hunter y Siebert, 1985) y/o al ambiente específico. Es probable que las razas adaptadas a situaciones de alimentación marginales hayan podido desarrollar diferentes mecanismos digestivos comparados con las razas que habitan en ambientes menos adversos. Así, estudios comparativos entre vacuno tropical y de zonas templadas, han demostrado que el vacuno tropical puede mantener niveles elevados de ingestión de alimentos muy fibrosos y digerirlo con mayor eficacia (Hungate *et al.*, 1960; Hunter y Siebert, 1985). Cabras vacías de raza Beduina, adaptadas a ambientes desérticos y raciones muy fibrosas, presentaron la misma ingestión de MS que las de la raza Saanen. Por el contrario,

la dMS fue superior en la raza Beduina (11.3%), debido a un mayor tiempo medio de retención (25%) (Silanikove, 1986; Silanikove *et al.*, 1993).

En general, las especies y razas que se han desarrollado en un determinado ambiente están bien adaptadas para sobrevivir y/o producir en ese ambiente. La capacidad de adaptación a otras condiciones ambientales dependerá a veces del grado y naturaleza de la selección que el hombre haya hecho (Goestch y Johnson, 1999). En la ingestión de MO digestible, Goetsch y Johnson (1999) observaron una interacción entre la calidad del forraje y el grupo racial, siendo la ingestión similar entre razas con el forraje de baja calidad, pero mayor en las razas cruzadas que en las puras con el forraje de alta calidad.

Al comparar ovejas vacías de raza Churra y Merina alimentadas con heno de alfalfa a nivel de mantenimiento, las digestibilidades y los tiempos medios de retención fueron similares (Ranilla *et al.*, 1998). Según estos autores, la ausencia de diferencias entre razas podría deberse al nivel de ingestión y/o a la calidad del forraje. Cuando se compararon estas razas alimentándose con forrajes de diferente calidad, se observó que la raza Churra presentaba mayor digestibilidad con forrajes de baja calidad, mientras que no se encontraron diferencias cuando la calidad del forraje fue elevada (Giraldez *et al.*, 1994). Givens y Moss (1994) comparando machos Cheviot y Suffolk xMule, a nivel de mantenimiento, concluyeron que la digestibilidad fue mayor en la raza Cheviot, siendo la diferencia entre ambos tipos de animales mayor cuando se alimentaron con la ración menos digestible. En este mismo trabajo, el efecto de la edad y del peso fue menor que el de la raza. Según estos autores, es posible que la Cheviot que se ha seleccionado para pastar en pastos de baja calidad, haya desarrollado como respuesta una mayor eficiencia digestiva. Los trabajos anteriores contradicen las conclusiones extraídas por Goestch y Johnson (1999), ya que estos autores postularon que los forrajes de alta calidad permiten expresar mayores diferencias de ingestión de MO digestible que los forrajes de baja calidad, cuando se comparan distintos tipos biológicos.

4. Edad del animal

Para un mismo peso y nivel de producción, las vacas primíparas presentan una capacidad de ingestión menor que la de los animales adultos, estando esta diferencia comprendida entre un 8 y un 12%, según la especie y el tipo de ración (Faverdin *et al.*, 1997). La capacidad de ingestión de las vacas primíparas con 2 años de edad es alrededor del 80% que la de las multíparas en la primera parte de la lactación (Jarrige, 1986; Kristensen y Ingvarsen, 1985).

En vacas lecheras, la capacidad de ingestión es máxima a partir de la tercera lactación, aunque las diferencias de esta lactación con la anterior son pequeñas. Las vacas primíparas tienen el máximo de ingestión, dentro de la lactación, más tarde que las vacas múltiparas, ligado ello a un nivel de ingestión antes del parto mucho más bajo (Faverdin *et al.*, 1997).

En el caso de la oveja, Langlands (1968) y Tissier *et al.* (1975; 1977) evidenciaron que la ingestión voluntaria de materia seca por kg de PV, disminuía al avanzar la edad de las ovejas. Las ovejas jóvenes (2 a 4 años) tienen una capacidad de ingestión sistemáticamente más elevada que las ovejas de 5 y más años (Bocquier *et al.*, 1987 a, b). En ovejas de leche, Trabalza-Marinucci *et al.* (1992) encontraron la misma tendencia, siendo la ingestión mayor en los animales de 4 años o menos de edad, que en los de más edad.

5. Estado fisiológico del animal

Las cantidades ingeridas a medio y largo plazo están reguladas, en gran medida, por la demanda nutricional del organismo que evoluciona con el tiempo (crecimiento, gestación, lactación). Con el fin de satisfacer la demanda, ocurren modificaciones importantes bajo control hormonal para establecer un nuevo equilibrio (homeorresis; Bauman y Currie, 1980) que hacen evolucionar la motivación del animal a consumir. El ciclo de gestación-lactación se caracteriza por variaciones importantes en las necesidades, e igualmente en la capacidad de ingestión (Faverdin *et al.*, 1997). Además, los mecanismos de regulación de la ingestión, en los cuales no entraremos, se ven complicados por la acción de las reservas corporales que modulan de forma dinámica las relaciones ingestión-producción (Chilliard *et al.*, 1987; Faverdin *et al.*, 1997), como se verá en el punto 6 de esta revisión.

Tanto la ingestión voluntaria como los parámetros que determinan el *turnover* de la digesta y la capacidad ruminal, están marcadamente influidos por el estado fisiológico del animal (Doreau y Rémond, 1982; Kennedy *et al.*, 1986, Rémond 1988; Weston, 1988; Weston, 1982; Forbes, 1986; 1995a; Kaske, 1997; Ingvarsen y Andersen, 2000), además de las características físicas y químicas del propio alimento.

La ingestión de alimento dependerá en parte de la repleción que provoque un alimento, pero también de la tolerancia del animal para un cierto llenado ruminal, que aumenta generalmente con el incremento de las necesidades nutritivas del animal. En la regulación a largo plazo, la capacidad de retículo-rumen puede modificarse, dentro de unos límites, por la hipertrofia de los órganos o por la reducción de las constricciones asociadas a los depósitos

grasos internos, para conseguir un balance entre los estímulos de distensión y el rendimiento del animal. El nivel de distensión necesario para provocar saciedad probablemente varía con el estado fisiológico (Mertens, 1994).

Seguidamente se pasará a estudiar el efecto del estado fisiológico (gestación-lactación) sobre la ingestión voluntaria, digestibilidad y la cinética de tránsito digestivo.

5.1 Gestación

5.1.1 Efecto de la gestación sobre la ingestión

En general, el consumo de alimento es mayor cuando la demanda de energía por parte del animal es mayor, pero esta asociación no es siempre universal. Durante la gestación la demanda de nutrientes por parte del feto aumenta progresivamente, así como el volumen que éste ocupa en la cavidad abdominal, afectando estos cambios físicos y metabólicos a la ingestión voluntaria de alimento (Forbes, 1970a, b, 1971, 1986; Weston, 1982). Existe la opinión generalizada que al final de la gestación se produce una disminución de la ingestión debido al volumen ocupado por el útero grávido y/o la grasa abdominal que limitan la capacidad ruminal (Figura 1), junto con el incremento de los niveles circulantes de estrógenos (Forbes, 1970; 1986) y otros factores, como podrían ser la incomodidad y los cambios metabólicos y endocrinos asociados con la proximidad del parto (Forbes, 1995b; Ingvarsen y Andersen, 2000).

En los trabajos revisados se han encontrado diferencias en la evolución de la ingestión, inicio de la disminución y magnitud de la misma (Tissier *et al.*, 1975; Foot y Russel, 1979; Faichney y White, 1988a; Coffey *et al.*, 1989; Gunter *et al.*, 1990; Castro *et al.*, 1994; Chestnutt y Wylie, 1995; Ferret *et al.*, 1998). La magnitud del cambio en la ingestión es variable y no puede predecirse con exactitud, ya que se han evidenciado diferentes factores que pueden modular la disminución, como son el número de corderos gestados (Reid y Hinks, 1962; Orr y Treacher, 1989), estado de engrasamiento (Foot y Greenhalgh, 1969), la calidad del forraje y/o la ración (Foot y Russel, 1979; Orr y Treacher, 1989; Silanikove *et al.*, 1993; Givens y Moss, 1994; Goestch *et al.*, 1997; Ferret *et al.* 1998; O'Doherty y Crosby, 1998; Goestch y Johnson, 1999), la cantidad de concentrado consumida (Orr y Treacher, 1984, Castro *et al.*, 1994; Chestnutt y Wylie, 1995), la palatabilidad de la ración (Chestnutt, 1989), la frecuencia de reparto del alimento (Chestnutt y Wylie, 1995; Kaske y Groth, 1997), la estación de pastoreo (Iason *et al.*, 1994, 1995), etc.

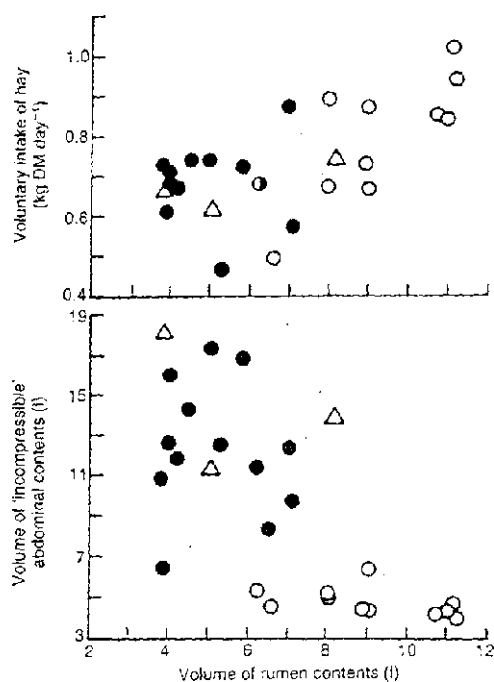


Figura 1. Relación entre el volumen de contenido ruminal y (a) la ingestión voluntaria de heno y (b) el volumen de contenido abdominal “incompresible” en ovejas en diferentes estados de gestación. (△) no gestante, (□) gestante simple, gestante doble (○) (Forbes, 1986).

Al comparar la ingestión de ovejas Hampshire gestantes vs no gestantes, alimentadas con heno de fleo *ad libitum* y suplementadas con heno de alfalfa o harina de soja, y estudiar su evolución durante el último tercio de la gestación, Coffey *et al.* (1989) encontraron una respuesta cuadrática durante las últimas 6 semanas de gestación, aumentando la ingestión hasta 3-4 semanas antes del parto y empezando a disminuir a partir de ese momento. Green *et al.* (1994) trabajando con ovejas Rambouillet gestantes dobles, alimentadas con ensilado de maíz *ad libitum*, observó que la ingestión disminuyó de forma lineal durante los últimos 60 días de gestación.

Por lo que respecta a la evolución de la ingestión según el tipo de ración ofrecida, Foot y Russel (1979) encontraron que la ingestión en ovejas alimentadas *ad libitum* con un heno de mala calidad, durante las últimas 14 semanas de gestación, se mantuvo prácticamente constante, mientras que las alimentadas con hierba seca de buena calidad aumentaron la ingestión hasta la semana 4-3ª antes del parto, para empezar a disminuir a partir de ese

momento, tanto en ovejas gestantes simples como dobles. En el trabajo de Ferret *et al.* (1998), ovejas Manchegas gestantes simples y alimentadas con heno de alfalfa *ad libitum* y 600 g/d de concentrado, aumentaron la ingestión hasta 2 semanas antes del parto, disminuyendo a partir de ese momento, mientras que en las alimentadas con heno de ryegrass, no se observó tal disminución. En este mismo trabajo, las ovejas gestantes dobles alimentadas con heno de alfalfa disminuyeron la ingestión 4 semanas antes del parto y las alimentadas con ryegrass únicamente 2 semanas antes del mismo. Las diferencias de ingestión entre gestantes simples y dobles fueron más marcadas con el heno de alfalfa.

Las ingestiones de ensilado en ovejas gestantes dobles y triples, en las últimas 6 semanas de gestación, fue un 86 y un 81% de la ingestión observada en ovejas gestantes simples (Orr y Treacher, 1989). Sin embargo, con heno de mala calidad o paja, las diferencias fueron mucho mayores, 63 y 71%, respectivamente.

Castro *et al.* (1994), trabajando con ovejas gestantes de raza Churra alimentadas con heno de alfalfa y heno de pradera de buena calidad ofrecidos *ad libitum* y diferentes niveles de concentrado, observaron que la ingestión aumentaba en todos los casos hasta la semana 18ª de gestación y descendía durante las 2 últimas semanas, demostrando que la ingestión de forraje disminuye de forma más pronunciada al aumentar el nivel de concentrado suministrado, al igual que en los trabajos de Orr y Treacher (1984, 1989). Chesnutt y Wylie (1995) evidenciaron que en ovejas gestantes Greyface, alimentadas con ensilado de distintas calidades y diferentes cantidades de concentrado, la ingestión disminuyó durante las 2 últimas semanas de gestación.

Las ovejas con un elevado estado de engrasamiento son más susceptibles a la disminución de la ingestión voluntaria al final de la gestación (Everitt, 1966; Foot y Greengalgh, 1969), y la reducción de la ingestión es mayor cuando las ovejas han sido alimentadas con un nivel de alimentación alto, o con un ensilado de buena calidad a mitad de la gestación (Wilkinson y Chestnutt, 1988; Chestnutt, 1989).

Ingvartsen *et al.* (1992) a partir de una revisión de varias publicaciones, encontraron disminuciones en la ingestión voluntaria, en ganado vacuno al final de la gestación, que oscilaban desde un 0.2% a un 9.4% semanal. En terneras de reposición de raza lechera la ingestión de MS se redujo a partir de la semana 26 de gestación un 1.53% semanal, siendo aun mayor esta disminución en las últimas dos semanas (Ingvartsen *et al.*, 1992). En otro ensayo, (Ingvartsen *et al.*, 1997) al mantener la densidad energética de la ración constante durante los últimos 170 días de gestación, tanto en novillas como en vacas adultas, se

observó una disminución similar de la ingestión de energía durante el último trimestre de gestación cuando la energía de la ración fue elevada (11.6 MJ EM/kg MS), pero la disminución fue menor o insignificante, cuando la densidad energética fue menor (10.2 o 8.3 MJ EM/kg MS) en concordancia con los resultados de Coppock *et al.* (1972).

En otros casos, la ingestión prácticamente se mantiene constante o aumenta durante la gestación, tanto en ovino (Reid y Hinks, 1962; Hadji pieris y Holmes, 1966; Tissier *et al.*, 1975; Newton y Orr, 1981; Kaske y Groth, 1997) como en vacuno (Stanley *et al.*, 1993; Vázquez-Añón *et al.*, 1994). Kaske y Groth (1997) observaron, en ovejas Blackhead alimentadas con heno de ryegrass ofrecido *ad libitum*, un incremento de la ingestión de MS en el último tercio de la gestación del 27% comparándolo con la mitad de la misma, aunque este incremento, según estos autores, pudo deberse a la elevada frecuencia de reparto del alimento. Además, tampoco encontraron diferencias de ingestión entre ovejas gestantes simples y dobles.

En vacas Brahman x Hereford alimentadas a base de heno de avena y alfalfa *ad libitum*, Hunter y Siebert (1986) no encontraron cambios en la ingestión durante el último trimestre de la gestación. En vacas Angus x Hereford alimentadas con heno de alfalfa *ad libitum* durante todo el periparto, se apreció un incremento de la ingestión de forma cuadrática, disminuyendo únicamente el día del parto (Stanley *et al.*, 1993). Vázquez-Añón *et al.*, (1994) observaron que en vacas Holstein gestantes no lactantes con una ración a base de heno de hierba *ad libitum* y 3 kg de concentrado, la ingestión disminuyó únicamente 2 días antes del parto, descendiendo del orden del 40% con respecto a la ingestión 3 días antes de la depresión.

5.1.2 Efecto de la gestación sobre la digestibilidad y la cinética de tránsito digestivo

La disminución de la digestibilidad aparente con el estado de gestación se ha descrito en varios trabajos. Weston (1988) encontró que la dMO, medida en ovejas Border Leicester x Merino, disminuyó un 5%. Kaske y Groth (1997) observaron que la disminución de la digestibilidad aparente únicamente fue significativa durante los últimos 20 días de gestación. Oddy (1985) encontró una disminución de la dMS durante el último mes de gestación. Otros autores, como Coffey *et al.* (1989) evidenciaron que la dMS no se vio afectada por el estado de gestación, aunque tendió a ser menor en las ovejas gestantes vs no gestantes. Faichney y White (1988a) sólo encontraron una tendencia a la disminución de la dMO, con el estado de gestación, sin embargo, la digestibilidad ruminal sí que descendió significativamente al progresar la gestación. Gunter *et al.* (1990) observaron que la dMS no se vio afectada por el

estado fisiológico, a pesar de que sí se produjo un incremento del ritmo de paso a través del TGI, lo que podría ser un reflejo de la mejora de la eficacia digestiva de la oveja gestante (Kaske y Groth, 1997). Adenuga *et al.* (1991) no encontraron diferencias significativas en la dMO y de la dPB medida en cabras lecheras West African Dwarf, al comparar gestantes vs no gestantes con una ración a base de pellets de alfalfa.

En vacas de carne, Stanley *et al.* (1993) no encontraron cambios significativos de la dMS con el estado de gestación. Sin embargo, si que se han observado diferencias en novillas en pastoreo (Vanzant *et al.* 1991). Hanks *et al.* (1993) en vacas Angus y Red Angus alimentadas con una ración constante a base de heno de fleo, tampoco encontraron diferencias en la dMS debidas al estado de gestación.

El aumento del ritmo de paso con el estado de gestación y la consiguiente disminución del tiempo medio de retención, ha sido descrito por diferentes autores, tanto en ovino (Graham y Williams, 1962; Faichney y White, 1980; Faichney y White, 1988b; Weston, 1988; Kaske y Groth, 1997; Ferret *et al.*, 1998), como en vacuno (Hanks *et al.*, 1993; Stanley *et al.*, 1993). Algunos de los citados autores (Faichney y White, 1980; Faichney y White, 1988b; Weston, 1988; Gunter *et al.*, 1990; Hanks *et al.*, 1993) alimentaron a los animales con una ración constante, indicando este hecho que la ingestión no es el único factor causante de los cambios en el ritmo de paso a través del rumen. Weston (1988) evidenció una disminución del tiempo de retención de la digesta en el retículo-rumen del 36% en ovejas Border Leicester x Merino, al pasar de la semana 13 a la 1 antes del parto. Este paso más rápido por el retículo-rumen fue acompañado por una disminución de la digestibilidad de la MO en rumen-omaso-abomaso del 15% y total del 5%. Gunter *et al.* (1990) encontraron un aumento del ritmo de paso del 39% y una disminución del tiempo medio de retención del 19%, al comparar ovejas Suffolk gestantes dobles vs no gestantes alimentadas con heno de alfalfa. Por el contrario, Coffey *et al.* (1989) observaron, en ovejas gestantes alimentadas *ad libitum*, una tendencia al incremento del tiempo medio de retención al avanzar la gestación y hasta la 4ª semana de lactación, además evidenciaron que las ovejas no gestantes tuvieron un tiempo medio de retención de la digesta del 7 al 20 % superior que las gestantes.

Kaske y Groth (1997) estimaron el tiempo medio de retención en el retículo-rumen del fluido y de partículas de plástico de 1 y 10 mm de longitud, durante la gestación y la lactación, y vieron que el tiempo medio de retención del fluido y de las partículas pequeñas disminuyó un 20-30% durante la gestación, y se mantuvo en ese nivel durante la lactación. El tiempo medio de retención en el retículo-rumen de las partículas grandes disminuyó un 15-27% durante la gestación y el inicio de la lactación, para aumentar al final de la misma. En el

trabajo de Kaske y Groth (1997), la disminución del tiempo medio de retención no fue acompañada de una disminución de la dMO de la misma magnitud, al igual que en el trabajo de Weston (1988), lo que podría reflejar, según estos autores, una mejora de la eficacia digestiva durante la gestación.

Stanley *et al.* (1993) evidenciaron, al igual que en el caso de la ingestión, un incremento cuadrático del ritmo de paso de la fibra ácido-detergente indigestible al avanzar el estado de gestación, alcanzando el máximo justo antes del parto, con un aumento del 87%. Los cambios en el ritmo de paso observados parecen jugar un papel importante en el mantenimiento o incremento de la ingestión de forraje durante el parto. Un incremento en la retención de la digesta en el intestino antes del parto, como se ha observado en ovino, podría haber moderado parcialmente los efectos en el TGI que se hubieran esperado en este trabajo dado los cambios en la ingestión y el ritmo de paso de la fibra ácido-detergente indigestible en el rumen. En vacuno de carne, alimentado con una ración constante, también se ha observado un ritmo de paso de la digesta un 13% superior en las vacas gestantes con respecto a las no gestantes y una disminución del 12% en el tiempo de retención (Hanks *et al.*, 1993). Nishida *et al.* (1998) comparando vacas gestantes simples y dobles en el último tercio gestación, encontraron únicamente un incremento del ritmo de paso al avanzar la gestación en las vacas gestantes simples, mientras que la ingestión sólo disminuyó durante los 2 últimos meses, en las gestantes dobles.

Varios mecanismos son posibles para explicar por qué ocurre un incremento del ritmo de paso durante la gestación. Desde un punto de vista físico, la presión ejercida sobre el retículo-rumen, el omaso y el abomaso puede estimular la motilidad. El incremento de la presión intrarruminal, debido al crecimiento del útero grávido, podría aumentar la sensibilidad de los receptores de tensión ruminales (Faichney y White, 1988b). Por otra parte, la actividad propulsiva parece incrementarse al final de la gestación (Weston, 1982). Además, se ha descrito una implicación endocrina, en el ritmo de paso, vía la importante secreción hormonal existente durante el parto. Las concentraciones circulantes de estrógenos y progesterona podrían ser responsables de alterar el ritmo de paso de las partículas al final de la gestación (Forbes, 1986). El aumento de la concentración de prolactina en sangre también se ha asociado con un incremento del paso de la digesta (Stephenson *et al.*, 1982).

5.1.3 *El retículo-rumen como controlador de la ingestión en la gestación*

Se ha sugerido que la caída de la ingestión está provocada por la compresión física del

rumen debido al crecimiento del útero grávido (Figura 2) (Forbes, 1995a). La compresión física del rumen por el útero grávido y el incremento de la grasa abdominal ha sido probada, tanto en vacas (Largerlof, 1929; citado por Forbes, 1986), como en ovejas (Forbes, 1968), al hacer cortes transversales de animales sacrificados y congelados en diferentes momentos de la gestación. Makëla (1956) encontró una relación negativa entre el volumen de grasa abdominal y el volumen del contenido digestivo en vacas secas. En ovejas, Forbes (1969) encontró que el volumen del contenido abdominal incompresible (útero y grasa abdominal) estaban inversamente relacionados con el volumen ruminal, disminuyendo 0.39l/l de contenido abdominal incompresible. Además, en ovejas gestantes, este mismo autor encontró que el volumen ruminal al sacrificio estaba relacionado positivamente con la ingestión de las dos semanas previas al sacrificio ($\text{Ingestión (kg/d)} = 0.5 + 0.03 * \text{volumen del contenido ruminal}$).

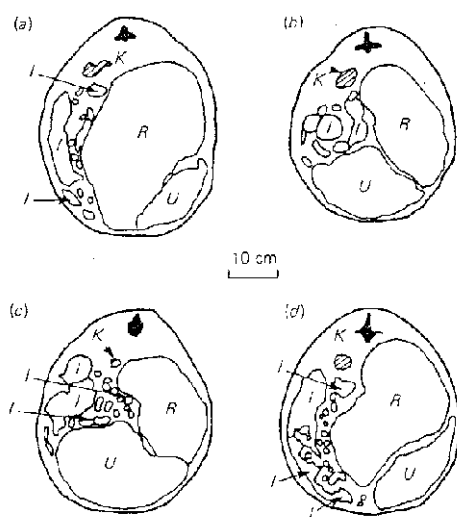


Figura 2. Cortes anteriores a nivel de la 3ª vértebra lumbar: (a) 88 días de gestación con 1 feto; (b) 111 días con 1 feto; (c) 143 días con 1 feto; (d) 95 días con 2 fetos (I, intestinos; K, riñones; R, rumen; U, útero (Forbes, 1968).

En el trabajo de Weston (1988), el volumen estimado de líquido ruminal y el tiempo medio de retención de la fracción líquida del Cr-EDTA disminuyó progresivamente en las 13 semanas preparto, siendo mayor esta disminución en las últimas 3 semanas. La disminución con respecto al inicio de la gestación fue del 40 %. La base fisiológica de la disminución del volumen del líquido ruminal y, consecuentemente del volumen de digesta, permanece sin

resolver. Es lógico asociar la disminución de la digesta con un incremento contemporáneo del volumen ocupado por el útero grávido, por una competición por el espacio en la cavidad abdominal (Mäkelä, 1956). Sin embargo, esta explicación no es consistente con los datos obtenidos por Weston (1988). En este trabajo, en la semana 8ª de gestación, el volumen de líquido ruminal había disminuido un 16% y en ese momento el volumen del útero grávido es aún muy pequeño (Rattray *et al.*, 1974). Así mismo, la disminución del volumen de líquido ruminal fue similar en las ovejas gestantes simples que en las dobles, mientras que el volumen de un útero grávido con 2 fetos es bastante superior al que solamente contiene uno.

Kaske y Groth (1997), trabajando con alimentación *ad libitum* y Faichney y White (1988b) trabajando con alimentación restringida, no encontraron una disminución del volumen estimado del líquido ruminal al final de la gestación. En el caso de Kaske y Groth (1997) podría deberse al elevado nivel de ingestión registrado. Gunter *et al.* (1990) trabajando con alimentación limitada, no observaron diferencias entre ovejas gestantes vs no gestantes. Considerando que el ritmo de paso de la fracción sólida y líquida se incrementaron, se debería haber observado una disminución de la capacidad ruminal. El contenido gastrointestinal estimado disminuyó el día 118 de gestación, cuando el útero grávido ocupa menos de 1/3 de su tamaño final, y fue seguido de un incremento al avanzar la gestación. Coffey *et al.* (1989), con ovejas alimentadas *ad libitum*, no encontraron diferencias en el contenido del TGI estimado de MS indigestible, entre ovejas gestantes y no gestantes, manteniéndose además constante durante la gestación.

Kaske y Groth (1997) encontraron que la cantidad de MS en el retículo-rumen se mantuvo constante durante la gestación, incrementándose después del parto. En ovejas alimentadas con alimentación restringida, ni el contenido de digesta del retículo-rumen ni del TGI fueron afectados por el estado de gestación, encontrándose una tendencia a la disminución el día 90 de gestación y aumentando posteriormente (Faichney *et al.*, 1988). En vacas de carne gestantes, Stanley *et al.* (1993) observaron que la capacidad ruminal disminuyó de forma cuadrática, llegando al mínimo en el momento del parto y aumentando a partir de ese momento. El contenido ruminal de MF evolucionó de forma cuadrática, con un máximo el día -34 y el mínimo en el momento del parto. Si se tiene en cuenta que la ingestión aumentó lentamente durante el preparto, se concluye que la capacidad no puede ser el factor dominante en la regulación de la ingestión en este momento.

Coppock *et al.* (1974) observaron en vacas que la disminución de la ingestión al final de la gestación fue más pronunciada cuando la ración contenía una mayor proporción de

concentrado. Los mismos resultados fueron observados por Prió (1996) en ovejas de raza Manchega al final de la gestación. En estas circunstancias no es posible que la ingestión esté regulada por factores físicos, como ya fue discutido por Forbes (1970a,b; 1971) en ovejas con raciones a base de concentrados.

Estos resultados demuestran que la teoría de la limitación física ha sido sobrestimada. El volumen del retículo-rumen no es simplemente dependiente del espacio disponible en la cavidad abdominal, sino que la regulación es mucho más compleja. Los efectos de compresión física coinciden con cambios en los factores endocrinos y las reservas corporales, que ocurren como respuesta del avance en la gestación y de la próxima lactación (Forbes, 1995b; Ingvarlsen *et al.*, 1999). Se han descrito numerosas señales metabólicas que pueden jugar un papel igual de importante en la regulación de la ingestión: nutrientes, metabolitos, hormonas reproductivas, hormonas del estrés, leptina, insulina, péptidos gástricos, citoquinas y neuropéptidos (Ingvarlsen y Andersen, 2000), que corroborarían la teoría de la aditividad de las señales periféricas y metabólicas que controlan la ingestión (Forbes, 1996).

5.1.4 *El papel de las hormonas sexuales en el control de la ingestión*

Estrógenos y progesterona pueden tener efectos en la ingestión voluntaria durante la gestación en rumiantes, provocando una disminución de la misma (Forbes, 1971, 1986; Green *et al.*, 1994). Infusiones de 17- β estradiol en cantidades similares a la secreción diaria durante la gestación causaron una disminución dosis-dependiente de la ingestión voluntaria (Forbes, 1971), como resultado de un efecto directo sobre el hipotálamo ventro-medial, centro de control de la ingestión, que es capaz de reconocer el estatus energético y los *inputs* hormonales (Baile y Forbes, 1974). En el hipotálamo se han encontrado receptores específicos de estrógenos (Stumpf, 1970). Sin embargo, esta disminución puede ser bloqueada al administrarse progesterona exógena (Muir *et al.*, 1972). En los trabajos revisados por Forbes (1986), se concluye que la progesterona parece moderar el efecto deletéreo del estradiol en la ingestión.

El por qué de la disminución de la ingestión con el incremento de los estrógenos no está claro, especialmente porque, en esta etapa, el crecimiento fetal y el inicio de la lactogénesis demandan energía. Es probable que los efectos de los estrógenos sean debidos a sus metabolitos catecol-estrogénicos (Ball y Knuppen, 1980). Además, los estrógenos también afectan al metabolismo del hígado y del tejido adiposo, ambos implicados en el control de la ingestión (Wade y Gray, 1979).

El hígado informa al sistema nervioso central sobre el estatus metabólico del animal, y esta información es utilizada como retrocontrol de la ingestión de alimento (Forbes, 1982). El tratamiento con estrógenos causa un incremento hepático del ARN y de la síntesis de proteína, incrementando el contenido de glucógeno hepático y disminuyendo la gluconeogénesis hepática (Matute y Kalkhoff, 1973), los cuales están implicados en el control de la ingestión. La secreción de insulina también se incrementa durante el tratamiento con estrógenos (Bailey y Matty, 1972).

Se han encontrado receptores de estrógenos en el tejido adiposo de ratas (Wade y Gray, 1979) y se ha observado que el estradiol invierte la elevada actividad de la lipoprotein-lipasa en el tejido adiposo y el aumento de los depósitos grasos que se produce en ratas ovariectomizadas (Hamosh y Hamosh, 1975). La producción hepática de triglicéridos y los triglicéridos plasmáticos aumentan tras un tratamiento con estradiol, lo que podría afectar la ingestión voluntaria. No se han encontrado trabajos sobre los efectos de los estrógenos en el tejido adiposo de rumiantes.

Al final de la gestación en ovino, los niveles de estrógenos van aumentando y durante los últimos días antes del parto hay un incremento rápido de la secreción de estrógenos por la placenta, pasando los niveles de estrógenos no conjugados de 20 pg/ml la semana antes del parto, a 400 pg/ml el día anterior al parto (Challis, 1971). Según Catchpole (1977) durante la gestación los niveles de estrógenos permanecen relativamente bajos, la mayor parte del tiempo por debajo de 50 pg/ml, el día antes del parto llegan a 100 pg/ml y el día del parto a 400 pg/ml (llegándose a describir valores de 2000 pg/ml), para disminuir hasta 50 pg/ml 24 horas después del mismo.

En otros trabajos se ha descrito un incremento de los niveles de estrógenos menos marcado. Green *et al.* (1994) observaron en ovejas Rambouillet gestantes dobles, alimentadas con ensilado de maíz *ad libitum*, que los niveles de estrógenos pasaban de 10 pg/ml en el día 60 antes del parto, a 30 pg/ml en el día del parto. A pesar de ello, evidenciaron una correlación negativa ($r = -0.46$) entre la concentración plasmática de 17- β estradiol y la ingestión voluntaria.

Un efecto del formato del animal sobre la concentración de estrógenos ha sido descrito. Así, Killen *et al.* (1989) apreciaron que la concentración de estrona y estradiol fue superior en novillas de gran formato (Charolais) que en las de pequeño formato (Red Poll), al final de la gestación.

Hanks *et al.* (1993) encontraron que los niveles de 17- β estradiol durante el último trimestre de gestación fueron 3-4 veces superiores en vacas Angus y Red Angus gestantes vs no gestantes. En las vacas gestantes el nivel se mantuvo constante hasta 10 días antes del parto, llegando a valores de 308 pg/ml. En el trabajo de Hanks *et al.* (1993), la alimentación fue limitada, por lo que no se pudo apreciar el efecto de los estrógenos sobre la ingestión voluntaria. Los valores descritos por Stanley *et al.* (1993), en vacas Hereford x Angus gestantes, son inferiores a los encontrados por Hanks *et al.* (1993), y aunque se apreció un incremento en los días anteriores al parto, éste fue de menor magnitud (día -20: 21 pg/ml; día -6: 84 pg/ml). Según estos últimos autores la ingestión no pareció verse afectada negativamente por el incremento del 17- β estradiol en el periparto. En vacas Holstein con parto inducido, Bremmer *et al.* (1999) no observaron ningún efecto de la administración de benzoato de 17- β estradiol sobre la ingestión, a pesar de que los niveles en suero de 17- β estradiol resultantes fueron similares a los niveles alcanzados normalmente en el parto. Los estrógenos pueden tener un efecto lipolítico en los rumiantes, incrementando la concentración plasmática de ácidos grasos no esterificados (AGNE) (Grummer *et al.* 1990; 1993; Green *et al.*, 1994). Sin embargo, Bremmer *et al.* (1999) no encontraron este efecto a pesar de que elevaron la concentración de 17 β -estradiol hasta niveles similares al parto normal. La concentración plasmática de AGNE no se incrementó, lo que no se puede sostener la teoría del importante papel del estradiol en la elevación de los AGNE en el parto.

5.2 Lactación

5.2.1 Relación entre ingestión y lactación

La producción de leche es uno de los principales factores que afectan a la ingestión en los rumiantes y, de hecho, esta producción se utiliza para predecirla (ARC, 1980; Bocquier *et al.*, 1987a,b; INRA, 1988; AFRC, 1991; Forbes, 1995a). Sin embargo, sería de esperar que el contenido energético de la leche fuera también importante en dicha predicción, por lo que algunos autores han encontrado que la predicción mejora cuando se emplea la producción estandarizada por energía (Bocquier *et al.*, 1997; Caja *et al.*, 1997).

Entre individuos, las necesidades ligadas a la producción, aunque sean muy variables, están bien correlacionadas con la capacidad de ingestión excepto al inicio de la lactación, sobre todo cuando éstas son elevadas (Faverdin *et al.*, 1987). Sin embargo, cuando las necesidades son pequeñas, la ingestión se regula más según las características y la historia individual del animal, siendo la variabilidad interindividual de las cantidades ingeridas muy

marcada (Ingrand y Agabriel, 1997) y las predicciones más inseguras. Cuanto mayor es el nivel de producción del animal, el pico de máxima ingestión es más importante, pero no se puede discernir si es una causa o una consecuencia del nivel de ingestión (Faverdin *et al.*, 1987).

Producción e ingestión son dos funciones interdependientes donde las leyes de respuestas recíprocas quedan aún por precisar (Faverdin *et al.*, 1997). No está claro si es la ingestión la que determina el rendimiento del animal (ingestión como *input*) o es el rendimiento del animal el que determina la ingestión (ingestión como *output*) (Mertens, 1994; Forbes, 1995a).

La selección sobre los rendimientos zootécnicos va acompañada de un incremento de la capacidad de ingestión. Pero no es cierto que una selección suplementaria sobre la ingestión permita una mejor aptitud a ingerir y digerir los forrajes (Faverdin *et al.*, 1997). Se ha demostrado que la selección actúa más fuertemente sobre el potencial lechero que sobre los factores que determinan la capacidad de ingestión (Chilliard, 1993). Existen relaciones genéticas favorables entre la producción lechera y los componentes de la eficacia alimenticia (Simm, 1998), en particular la capacidad de ingestión para un mismo formato, tanto en vacuno (Buttazzoni y Mao, 1989; Moore *et al.*, 1990; Veerkamp, 1998) como en ovino (Marie *et al.*, 1996).

5.2.2 Efectos de la lactación sobre la ingestión

El incremento de la ingestión durante la lactación es, seguramente, un hecho universal en los herbívoros (Weston, 1982; Weston y Poppi, 1987). Los rumiantes lactantes consumen más alimento que los no lactantes, independientemente de la calidad de la ración (ARC, 1980; INRA, 1988). Así, se han observado diferencias en ovino (Hadjipieris y Holmes 1966; Arnold y Dudzinski, 1967; Foot y Russel, 1979; Newton y Orr, 1981; Lemerle *et al.*, 1985; Coffey *et al.*, 1989;), en vacuno (Campling, 1966; Colucci *et al.*, 1982; Pond *et al.*, 1984; Hunter y Siebert 1986) y en caprino (Adenuga *et al.*, 1991).

Tras el parto, momento en el cual la ingestión es muy limitada, la ingestión voluntaria de MS aumenta, pero el ritmo al cual aumenta y el nivel conseguido, varía considerablemente. El ritmo es menor que el necesario para compensar la creciente demanda de la glándula mamaria (Bauman y Currie, 1980; Forbes, 1995b; Ingvarsen y Andersen, 2000). Esta situación puede invertirse al avanzar la lactación, cuando la ingestión disminuye a un ritmo más lento que la demanda de energía (Bauman y Currie, 1980). A mitad y final de la

lactación, la ingestión disminuye progresivamente de forma paralela a la evolución de la producción lechera (Faverdin *et al.*, 1997) en vacuno.

Los trabajos con ovejas en lactación son escasos, y más aún los realizados con ovejas de aptitud lechera (Hossamo y Farid, 1981; Alvarez *et al.*, 1984; Trabalza-Marinucci *et al.*, 1992; Pérez-Oguez, 1997; Pérez-Oguez *et al.* 1997a, b; Goodchild *et al.*, 1999). El incremento de la ingestión voluntaria en ovino, al inicio de la lactación, ha sido demostrado con diferentes raciones en estabulación (Fell *et al.*, 1972; Foot y Russel 1979, Gallo y Davies 1988) y en pastoreo (Gibb y Treacher, 1982). Sin embargo, Kaske y Groth (1997), trabajando con ovejas lactantes Blackhead alimentadas con heno de ryegrass *ad libitum*, observaron que la ingestión durante el 1^{er} mes fue similar a la ingestión durante los últimos 20 días antes del parto.

Se ha descrito una relación positiva entre la producción de leche y el nivel de ingestión (Hossamo y Farid, 1981; Alvarez *et al.*, 1984; Bocquier *et al.*, 1997; Caja *et al.*, 1997; Trabalza-Marinucci *et al.*, 1992; Goodchild *et al.*, 1999). Alvarez *et al.* (1984), trabajando con ovejas de raza Churra, estimaron un coeficiente de correlación de 0.45 entre la ingestión y la producción de leche. En un estudio de 11 ensayos con ovejas de raza Lacaune alimentadas a base de ensilados se obtuvo un coeficiente de correlación entre la cantidad de forraje consumida y la producción de leche de 0.41, mientras que la correlación entre la cantidad de concentrado y la producción fue algo inferior (0.37) (Bocquier *et al.*, 1997).

El estado de engrasamiento influye en el nivel de ingestión. En ovino, Cowan *et al.* (1980) observaron que al incrementarse el peso de la grasa corporal se reduce la ingestión, pero la reducción dependerá de la digestibilidad de la ración y del tiempo medio de retención.

Durante la lactación los rumiantes pasan más tiempo comiendo y rumiando, aumentando también el ritmo de ingestión (Campling 1966). En ovejas se ha observado una mayor frecuencia de comidas (Forbes 1980), aunque no en vacas (Campling 1966).

En el ganado ovino, el pico de ingestión generalmente ocurre en el 2^o mes de lactación (Foot y Russel, 1979; Dittrich *et al.*, 1984; Bocquier *et al.*, 1987a, b; Orr y Treacher, 1994; Kaske y Groth, 1997; Pérez-Oguez, 1997), alcanzándose de 2 a 4 semanas después del pico de lactación (Treacher, 1983). El incremento dependerá del tipo de ración, así como de su calidad (Orr y Treacher, 1994). La existencia de este desfase hace que la movilización de las reservas corporales (Cowan *et al.*, 1981) sea importante para mantener la producción de leche al inicio de la lactación.

En vacuno de leche, el pico de producción de leche se alcanza entre la 5ª y la 7ª semana postparto, mientras que el máximo de ingestión se alcanza entre la semana 8ª y la 22ª. El incremento de la ingestión de la semana 1ª postparto hasta el pico de ingestión, puede variar desde un 2, hasta un 111% (Bines, 1979). Estas diferencias pueden ser debidas a la ración, pero también pueden depender, en parte, de la ingestión previa durante la gestación y del nivel de reservas corporales en el periparto (Garnsworthy, 1988; Ingvarsten *et al.*, 1995; Broster y Broster, 1998).

El desfase entre el pico de lactación y el de ingestión es mayor con raciones a base de forrajes (Owen *et al.*, 1968; 1969) y disminuye al aumentar la proporción de concentrado (Bines, 1976). El procesado de la ración también disminuye el desfase (Journet y Rémond, 1976). El máximo de ingestión se alcanza más rápidamente con raciones que ofrezcan poca resistencia para abandonar el rumen (Weston, 1982).

5.2.3 *Efectos de la lactación sobre la digestibilidad, la cinética de tránsito y contenido digestivo*

La mayor ingestión durante la lactación va acompañada de un incremento en el contenido del TGI y una disminución del tiempo de retención de la digesta, provocando generalmente una disminución de la digestibilidad (ARC, 1980; Van Soest, 1982; Weston, 1982; Forbes, 1995a). Este hecho puede verse con otro enfoque diferente, en el sentido de que serían las necesidades más elevadas, las que inducirían al animal en lactación a aceptar un mayor contenido ruminal o un *turnover* de la digesta más elevado, provocando una mayor ingestión (Van Soest, 1994a, b), aunque según Allen (1996) el incremento del contenido ruminal es el resultado del incremento de la ingestión y no a la inversa.

En la revisión del ARC (1980) se indica que la digestibilidad en el vacuno en lactación disminuye de 3 a 4 unidades porcentuales, por cada incremento en la ingestión múltiplo del nivel de mantenimiento. El efecto de la ingestión sobre la digestibilidad parece ser mayor en ovino y en animales alimentados con forrajes picados y pelletizados (ARC, 1980). Sin embargo, se han encontrado trabajos en los que esta relación no está tan clara. Ovejas Suffolk alimentadas a un nivel constante con heno de alfalfa picada durante el primer mes de lactación presentaron una dMS, un 16% superior que las no lactantes, aunque no presentaron diferencias en el ritmo de paso de la digesta, posiblemente debido a que la ingestión fue constante (Gunter *et al.*, 1990). Por el contrario, Weston (1988) en ovejas lactantes con ingestión limitada encontró una ligera depresión de la dMS, aunque ésta no fue significativa, así como una disminución del tiempo medio de retención de la digesta.

Coffey *et al.* (1989) con ovejas alimentadas *ad libitum* únicamente observaron una tendencia a la significación en las diferencias de la dMS, al comparar ovejas lactantes vs no lactantes, mientras que el incremento del ritmo de paso de la digesta y la disminución del tiempo medio de retención, si que fueron significativos. El contenido ruminal por kg PV fue un 20.5% superior. Por el contrario, Lemerle *et al.* (1985) si que apreciaron una disminución de la dMS de un 4.2%, además de una disminución del 25% del tiempo medio de retención ruminal de la fracción líquida y un aumento del volumen del líquido ruminal (36.4%), para una diferencia de ingestión del 51% cuando comparó ovejas lactantes vs secas alimentadas con heno de ryegrass. En cabras enanas, al comparar la dMO y dPB de cabras lactantes vs vacías, no se observaron diferencias significativas, sin que esté claro porqué ocurrió tal efecto (Adenuga *et al.*, 1991).

Comparaciones entre ovejas lactantes y ovejas secas mostraron que la mayor ingestión voluntaria en las lactantes, que fue acompañado por un aumento en el contenido ruminal de digesta y el peso de la víscera, así como de una mayor actividad propulsiva del rumen (Weston, 1979). Fell *et al.* (1972) observaron en ovejas, un incremento del rumen, abomaso e intestino delgado durante la lactación. El peso de la mucosa ruminal aumentó 2.5 veces entre el parto y la semana 8ª de lactación.

Sondergaard *et al.* (1996) al estudiar la ingestión de vacas de leche durante 3 etapas de la lactación, encontraron una tendencia a la disminución de la ingestión de MS/100 kg PV, no encontraron diferencias significativas en la dMS y el ritmo de paso se incrementó de forma significativa hasta un 19%, del 1^{er} al 5^o mes de lactación.

Vacas lactantes alimentadas *ad libitum* presentaron una dMS, un 4.7-8.4% menor que vacas secas alimentadas a nivel de mantenimiento y la mayor disminución ocurrió con la ración más concentrada (Colucci *et al.*, 1982). En vacuno de leche, Rémond (1988) encontró que por cada kg de aumento de ingestión de MS se produjo un incremento del contenido ruminal de 3 kg. Stanley *et al.* (1993) observaron, en vacas Hereford x Angus, que aunque la ingestión de MS y el contenido ruminal se incrementaron del día 8 al 22 postparto, la capacidad del retículo-rumen no lo hizo. No solamente se ha descrito un mayor volumen de digesta, comparando vacas lactantes con gestantes o no lactantes, sino que también ocurre una hipertrofia del retículo rumen (Tulloh, 1966). Además, se ha observado que la capacidad ruminal, la cantidad de digesta y el peso de la víscera es menor al inicio que al final de la lactación (Hutton *et al.*, 1964; Tulloh 1966; Cowan *et al.*, 1980).

Después del parto hay un incremento de la capacidad abdominal como resultado de la

desaparición del feto y de la involución del útero hasta un tamaño reducido en un intervalo de 3 semanas. Si al final de la gestación, la limitación física fuera la más importante, entonces se esperaría un rápido aumento de la ingestión voluntaria en los primeros días de la lactación; sin embargo, como ya hemos visto, el aumento es lento, alcanzando el pico varias semanas después del pico de producción de leche (Friggens *et al.*, 1998). Posiblemente el rumen no sea capaz de alcanzar su máxima capacidad hasta que disminuya la cantidad de grasa acumulada en la cavidad abdominal durante la gestación. El rumen necesitaría un cierto tiempo para hipertrofiarse y, tanto el rumen como otros tejidos, necesitarían tiempo para adaptarse a la elevada actividad metabólica propia de la lactación (Weston, 1982). Por otra parte, hay factores metabólicos o endocrinos que retardan el incremento de la ingestión al incrementarse las necesidades nutritivas en el inicio de la lactación (Forbes, 1986; Ingvarsen y Andersen, 2000).

Una de las posibles explicaciones sería que los elevados niveles plasmáticos de estrógenos alcanzados en el momento del parto afecten durante un tiempo después del parto (Forbes, 1986). El hígado debería tener un papel importante en las adaptaciones a la lactación y jugar un papel importante en el control de la ingestión voluntaria (Forbes, 1982). En ovejas, las medidas del peso del hígado hechas por Campbell y Fell (1970) mostraron que el incremento ocurre durante las primeras 4 semanas de lactación, junto con el incremento de la ingestión voluntaria. Pero, a partir de esta información no se puede decidir si el ritmo de hipertrofia del hígado es un limitante de la ingestión voluntaria (Forbes, 1986).

5.2.4 Efectos de la hormona del crecimiento y la prolactina sobre la ingestión

La hormona de crecimiento (GH) es una de las hormonas esenciales en el mantenimiento de la lactación en los rumiantes (Forsyth, 1983). La concentración de GH circulante aumenta al inicio de la lactación, particularmente en las vacas de alta producción (Chilliard, 1987). Este hecho podría estar relacionado con el potencial genético de los animales o su estado fisiológico postparto, y más probablemente con el balance nutricional negativo y la baja glucemia (Bocquier *et al.*, 1990; Chilliard, 1987). Es posible que las razas o los individuos con un elevado potencial lechero presenten, a balances energéticos comparables, niveles de GH más elevados, pero los datos existentes son contradictorios (Chilliard, 1988).

En la ovejas, comidas de un alimento muy digestible fueron precedidas por picos de GH plasmática (Driver y Forbes, 1981). Vasilatos y Wangsness (1980) mostraron que la concentración plasmática de GH en vacas lecheras, disminuía durante la comida. La secreción de GH es un índice del estatus nutricional y sugiere que el pico preandrial es una

indicación de la necesidad de recargar las reservas corporales, más que una causa directa de la ingestión (Forbes, 1995a). La GH no parece que modifique la digestibilidad de la ración, ni las necesidades de mantenimiento del animal, ni la eficiencia de utilización de los nutrientes absorbidos (Chilliard, 1993).

La GH bovina sintética, llamada somatotropina bovina (BST), estimula la producción de leche en vacas lecheras. En ensayos a corto plazo se ha visto que el incremento de la producción no se ve acompañado de un incremento de la ingestión de alimento (Holcombe, 1988), e incluso inicialmente hay una tendencia a la disminución (Peel *et al.*, 1981). Se ha demostrado que la energía necesaria para la mayor producción de leche inicialmente proviene de la movilización del tejido adiposo, pero la ingestión empieza a aumentar después de 2 semanas de tratamiento y no disminuye tan rápidamente en la mitad de la lactación como en las vacas no tratadas (Bauman, 1984; Schwarz *et al.*, 1993), pero la respuesta puede variar en función de numerosos factores, en especial la calidad de la ración (Chalupa y Galligan, 1989; Chilliard, 1993).

La prolactina es una de las hormonas implicadas en la galactopoyesis, aunque en los rumiantes no es la más importante. Se conoce bien su papel lactogénico en los rumiantes, pero no se conoce sus eventuales efectos sobre el metabolismo extramamario (Chilliard, 1993). En ensayos con ratas, se ha visto que la prolactina estimula la ingestión de alimento de forma dosis-dependiente (Gerardo-Gettens *et al.*, 1989) y que interviene en la regulación del balance energético (Noel y Woodside, 1993).

6. Reservas corporales del animal

El sistema de control por el que un animal regula la ingestión de energía, no es simple ni directo, sino que esta ingestión se ajusta indirectamente para mantener el balance energético. La regulación de la ingestión se ve complicada por el hecho de que el animal almacena energía en forma de reservas de grasa. Estas reservas son un tampón que equilibra las perturbaciones de ingestión a medio y corto plazo (Mertens, 1994; 1996). Se ha observado que existe una correlación muy pobre entre la ingestión de energía y el gasto, cuando se trabaja con balances diarios, mientras que cuando éstos se hacen semanal o quincenalmente, se obtienen buenas correlaciones entre el *input* y el *ouput* de energía (Edholm *et al.*, 1955; citado por Mertens 1994; 1996), indicando que la ingestión de energía diaria no se ajusta con mucha precisión y que esta tiende a fluctuar alrededor de la media a largo plazo.

6.1 El ciclo de gestación-lactación y las reservas corporales

Bajo la regulación homeostática de la energía corporal, la función conductora del apetito debería ser la diferencia entre el estatus energético actual del animal y el límite superior para las reservas energéticas establecido por la base genética del animal (Mertens, 1996). Los mecanismos homeostáticos funcionan para mantener al animal en un estado óptimo de supervivencia, y las necesidades energéticas de mantenimiento podrían considerarse como el coste energético de este estado homeostático. Cuatro factores pueden modificar el equilibrio homeostático a largo plazo de un animal durante su vida: la edad (crecimiento y senescencia), la estación, la reproducción y la lactación. Ya que estos acontecimientos ocurren durante periodos de semanas, meses y años, la función conductora para el apetito a largo plazo debería reflejar los cambios neurales, hormonales y fisiológicos coordinados, que influyen en el estatus energético deseado para cada estado fisiológico y situación. La gestación y lactación serían el resultado de una modificación homeorrética de la línea basal de regulación homeostática de la ingestión (Mertens, 1996).

Las hembras de los mamíferos muestran grandes variaciones de las reservas corporales durante su vida, en concordancia con el ciclo de gestación-lactación (Chilliard *et al.*, 1987). Durante la gestación, hay una tendencia a acumular reservas de grasa de forma adicional, por lo que se estimula la ingestión. Este efecto es contrarrestado, al final de la gestación, por una menor capacidad posiblemente debida al crecimiento del feto (Mertens, 1996) y a los cambios hormonales que ocurren en el parto (Bauman y Currie, 1980). La falta de incremento de la ingestión, al incrementarse la demanda energética para la gestación al final de la misma, indica que el ritmo de acreción de reservas energéticas maternas debería disminuir (Weston y Poppi, 1987).

Al inicio de la lactación, la ingestión no se incrementa lo suficiente para cubrir la elevada demanda energética (Bauman y Currie, 1980; Cowan *et al.*, 1980; Chilliard, 1993) y, tanto vaca como oveja, vacían las reservas corporales que llenaron durante la gestación. En la vaca, el menor incremento de la ingestión parece que no es necesariamente debido a una capacidad ruminal inadecuada (Mowat, 1963, citado por Weston y Poppi, 1987), sino que estaría limitada por el desarrollo de la mucosa digestiva y del hígado y de la flora ruminal (Chilliard, 1993). Parece que al inicio de la lactación podría existir una tendencia para un uso preferencial de las reservas energéticas maternas (Weston y Poppi, 1987). Las mismas hormonas que promueven la lactación, también provocan lipólisis en el tejido adiposo (Bauman y Currie, 1980). Después del parto, la secreción importante de la hormona del crecimiento facilita la movilización de reservas para producir leche, frenando el aumento de

la ingestión (Bareille *et al.*, 1997), ya sea por un efecto inhibitor directo de los AGNE circulantes (Carpenter y Grossman, 1983; Vandermeersch-Doizé y Paquay, 1984) o, indirectamente, por la liberación de los estrógenos almacenados en el tejido adiposo al final de la gestación (Forbes, 1986). Esta situación puede invertirse al final de la lactación, cuando la ingestión disminuye a un ritmo menor de lo que lo hace la demanda energética para la lactación (Bauman y Currie, 1980; Chilliard, 1993), recuperándose las reservas corporales movilizadas.

6.2 Relación entre el nivel de reservas corporales y la ingestión

La ingestión voluntaria está relacionada negativamente con las reservas corporales dentro de un determinado estado fisiológico. Bines y Morant (1983) estudiaron el efecto del estado corporal sobre la ingestión en vacas secas, no encontrando diferencias en la ingestión de paja, pero sí en la ingestión de heno y concentrado, que fue un 23% inferior en las vacas con una buena condición corporal (CC), en comparación con la que presentaban vacas más delgadas. Estos autores sugirieron que existe una más rápida utilización de los substratos lipogénicos en vacas delgadas que en vacas con buena CC y que esto podría prevenir la excesiva acumulación en sangre de precursores lipogénicos y, con ello, aumentar su absorción desde el rumen y estimular la ingestión en vacas delgadas.

Cuanto mayor es la CC al parto, mayor es la pérdida de peso y CC al iniciarse la lactación (Garnsworthy, 1988). En vacuno existe una correlación negativa entre CC al parto y la ingestión al iniciarse la lactación (Garnsworthy 1988; Faverdin *et al.*, 1995). Ingvarlsen *et al.* (1995) estudiaron, revisando 24 estudios hechos en vacuno de leche, el efecto de la alimentación preparto y la ganancia de peso sobre el metabolismo en el periparto y la ingestión. Observaron una relación positiva entre la ganancia de peso en el preparto y la cantidad de movilización de reservas en el postparto, postulando que la excesiva movilización parece deprimir la ingestión. Este hecho no siempre ha sido observado (Bosclair *et al.*, 1986; Holter *et al.*, 1990), lo que implica que deben interferir otros factores. Parece que la sensibilidad al exceso de engrasamiento disminuye con la edad de la vaca, pero los mecanismos implicados aún no están claros (Faverdin y Bareille, 1999).

En ovino, un nivel elevado de reservas corporales también disminuye la ingestión voluntaria (Foot, 1972; Vandermeersch-Doizé *et al.*, 1982; Gunn *et al.*, 1991). Foot (1972) encontró que ovejas con buena CC consumieron un 26% menos de heno que ovejas con peor CC. Durante la lactación, la ingestión voluntaria tiende a estar inversamente correlacionada con la cantidad de tejido adiposo. Los animales con mayor contenido de reservas corporales en

el momento del parto son las que consumen menos alimento al inicio de la lactación (Foot y Russel, 1979; Cowan *et al.*, 1980). Comparaciones realizadas entre ovejas lactantes con distinta CC muestran que se da una menor ingestión en ovejas con mejor CC (Foot y Russel, 1979; Cowan *et al.*, 1980). Cuanto menos digestible es el alimento mayor es esta diferencia (Cowan *et al.*, 1980). Cuando ovejas adultas delgadas se alimentan *ad libitum* con una ración alta en energía, ganan peso hasta que doblan su peso inicial y disminuyen la ingestión durante la última parte del periodo de ganancia (McCann *et al.*, 1992; Vandermeersch-Doizé *et al.*, 1982). Esto indica que las ovejas intentan llegar a un cierto nivel de engrasamiento y lo mantienen ajustando la ingestión. La regulación de las reservas corporales y la ingestión están coordinadas, apoyando ello la teoría lipostática de la regulación del apetito.

6.3 Teoría lipostática de regulación de la ingestión

Kennedy propuso en 1953 la teoría de la regulación lipostática de la ingestión. Según este autor, el control a largo plazo de la ingestión por el hipotálamo era derivado de la regulación hipotalámica de las reservas energéticas corporales. Las reservas corporales enviarían una señal al hipotálamo que informaría sobre el nivel de estas reservas, para evitar un excesivo engrasamiento del animal y los numerosos inconvenientes de una adiposidad excesiva, y explicando, a su vez, la gran precisión de los mecanismos que regulan la composición corporal a largo plazo. Los datos experimentales de Kennedy no permitieron establecer que factor era el que primero se regulaba, si la ingestión de alimento o el nivel de reservas corporales, o cómo el Sistema Nervioso Central era informado del nivel de reservas corporales. La zona ventromedial del hipotálamo se conoce, desde hace tiempo, por ser responsable de disminuir el apetito, y constituye un verdadero centro de regulación de la adiposidad (Le Magnen, 1985).

Hoy sabemos que el factor al que se hacía referencia en la teoría lipostática de Kennedy (1953) es la hormona leptina (del griego “*leptos*” delgado). Ha sido descubierta hace poco tiempo en los roedores (Campfield *et al.*, 1995) y se ha identificado en los rumiantes (Pomp *et al.*, 1997). Conocemos que, en la oveja, el gen de la leptina se expresa en el tejido adiposo y que el de sus receptores se expresa en el hipotálamo, la hipófisis y en el tejido adiposo (Bonnet *et al.* 1997; Dyer *et al.* 1997). En el ganado vacuno, el gen de la leptina se expresa también en el tejido adiposo (Ji *et al.* 1998), y el de sus receptores en el ovario (Spicer, 1998).

La leptina es una hormona proteica producida en el tejido adiposo (Kline *et al.*, 1997), que

parece jugar un papel importante en la regulación del apetito, al informar al centro de control de la adiposidad del estado de reservas, y de numerosas funciones fisiológicas (Figura 3) (Houseknecht *et al.*, 1998; Heiman *et al.*, 1999). Provoca una disminución de la ingestión (Henry *et al.*, 1999; Tokuda *et al.*, 2000), regula el PV (Fiedman y Halaas, 1998), la actividad ovárica (Spicier, 1998; Spicer y Francisco, 1998), el crecimiento y desarrollo de la glándula mamaria (Laud *et al.*, 1999), el reparto de nutrientes entre la madre y el feto durante la gestación (Chien *et al.*, 1997), incrementa el metabolismo energético (Levin *et al.*, 1996) y el anabolismo muscular (Ramsay, 1998), etc.

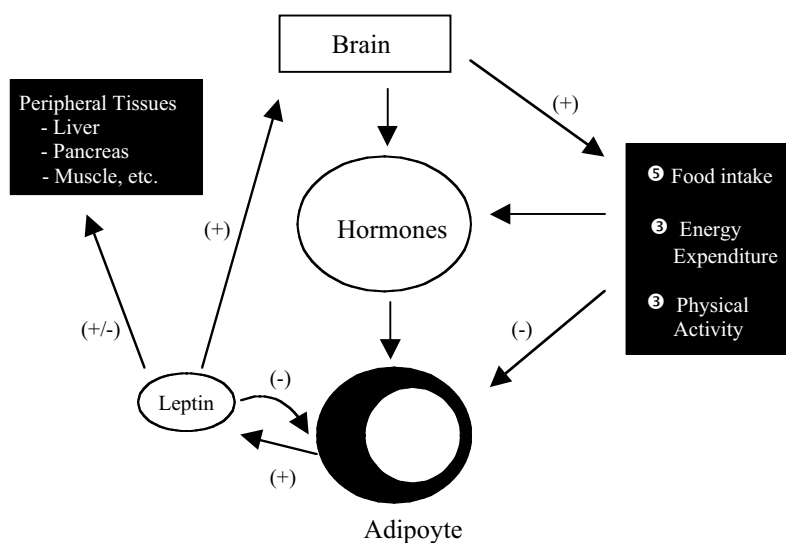


Figura 3. Ilustración esquemática de la secreción y acción de la leptina (Houseknecht *et al.*, 1998).

Mutaciones en el gen que codifica la leptina o en el de sus receptores se ha demostrado que están asociadas a una obesidad genética masiva, tanto en los roedores (Halaas *et al.*, 1995), como en el hombre (Montague *et al.*, 1997). La obesidad se explica por la supresión de diferentes efectos directos de la leptina tanto a nivel central como sobre los tejidos periféricos, o indirectos sobre la actividad del sistema nervioso simpático y sobre la secreción de hormonas cerebrales o periféricas.

Cuando la producción de leptina aumenta por el crecimiento de las células adiposas y/o el aumento de los lípidos corporales, ello se traduce, generalmente, en una disminución de la cantidad de nutrientes disponibles para el tejido adiposo, así como en modificaciones

hormonales que disminuyen la lipogénesis y la síntesis de leptina, y/o aumentan la lipólisis en estos tejidos (Houseknecht *et al.*, 1998). Por otra parte, la leptina parece inhibir por sí misma la lipogénesis y estimular la lipólisis, limitando su propia producción, lo que permite evitar fluctuaciones importantes del sistema. Estos diferentes bucles de regulación permiten una autolimitación de los depósitos lipídicos e inversamente sus desajustes conducen a diferentes formas de obesidad (Chilliard *et al.* 1999).

Además de su regulación a largo plazo, ligada a las variaciones de la adiposidad, la concentración plasmática de leptina disminuye rápidamente debido a una disminución de la ingestión y ello es debido, al menos en parte, al descenso de la insulinemia (Saladin *et al.* 1995). Esta hipoleptinemia podría constituir la señal que informaría al organismo de un estado de subnutrición.

En los ovinos y bovinos, para un nivel alimentario dado, alrededor del 50% de las variaciones interindividuales de la leptinemia son explicadas por las diferencias de estado de engrasamiento (Chilliard *et al.*, 1999). Este resultado está de acuerdo con los obtenidos en el hombre (Considine *et al.*, 1996; Bauman *et al.*, 1996; Houseknecht *et al.*, 1997). No se sabe si esto corresponde simplemente a un crecimiento de la secreción de la leptina cuando el tamaño de los adipocitos aumenta, o a una menor sensibilidad (resistencia) a los efectos de la leptina, cuando el estado de engrasamiento aumenta (Blum, 1997).

La leptinemia en los ovinos y bovinos, y la tasas de ARNm de la leptina en el tejido adiposo de los ovinos, disminuyen en el caso de una subalimentación y vuelven a aumentar en el caso de una realimentación (Chilliard *et al.*, 1999), lo que concuerda con los resultados obtenidos en los roedores (Ahima *et al.* 1996) y en el hombre (Considine *et al.* 1996). El efecto del nivel alimentario sobre la leptinemia es, al menos en parte y a corto plazo, independiente de las variaciones del estado de engrasamiento.

La leptinemia podría ser una señal metabólica a largo plazo, ya que la disminución estimularía el apetito y disminuiría el gasto energético, inhibiendo la reproducción cuando el nivel de reservas corporales es insuficiente para llevar a término una gestación y una lactación (Chilliard *et al.*, 1999). La disminución de la leptinemia, consecutiva a una aporte alimentario insuficiente, podría igualmente ser una señal a corto plazo para los sistemas neurohormonales regulando el metabolismo energético y la función reproductora (Ahima *et al.*, 1996; Halaas *et al.*, 1997).

En los bovinos, el efecto del estado de engrasamiento sobre la leptinemia sirve

probablemente de señal de regulación de la ingestión, jugando un papel importante en los resultados productivos, particularmente en la vaca lechera de alta producción al inicio de la lactación (Chilliard *et al.*, 1999). Se cree que la leptina está implicada en la disminución de la capacidad de ingestión de las vacas secas grasas e igualmente en los malos resultados reproductivos, frecuentemente observados en las vacas en déficit energético y cuyo estado de engrasamiento ha disminuido mucho (Frajblat *et al.*, 1998).

7. Factores psicogénicos

Además de los factores citados anteriormente, las interacciones sociales, los estados emocionales y el aprendizaje pueden afectar la ingestión de alimento. Mertens (1985) sugirió que estos factores pueden agruparse dentro de los modificadores psicogénicos de la ingestión ligados al aprendizaje del animal y al comportamiento ante factores que estimulen o inhiban la ingestión de alimento.

La palatabilidad se define como una característica del alimento que está asociada a la aceptación gustativa, olfativa o visual del alimento. Sin embargo, también es el resultado de una conducta aprendida por el animal (Forbes, 1995a; Mertens, 1996). Relacionándose con la palatabilidad, aunque con implicaciones ligeramente diferentes sobre la ingestión, estaría la preferencia o selección (Black *et al.*, 1989).

La ingestión es una actividad consciente, sin embargo puede estar influida por otras actividades que afecten al comportamiento alimentario y que no están reguladas por mecanismos de retrocontrol asociados a señales físicas o fisiológicas (Mertens, 1996). Así, las interacciones sociales entre animales dentro de un grupo podrían estimular el inicio o fin de una comida. La dominancia social está correlacionada con la ingestión de alimento, el crecimiento y la producción de leche, especialmente cuando faltan espacios de comedero (Syme y Syme, 1979). Análogamente, las interacciones con el hombre, tales como la frecuencia, el horario y el método de reparto del alimento, el manejo de los animales, etc pueden influir en el comportamiento alimentario.

8. Objetivos

Esta tesis doctoral se planteó por la escasa información que se dispone sobre la ingestión voluntaria de alimento en ovejas lecheras y de la posible influencia sobre la misma de factores ligados al animal como son la raza, el estado fisiológico y el nivel de producción. Se trabajó con dos razas de ovejas lecheras de distinto potencial de producción lechera, la Manchega y la Lacaune, con el fin de evaluar si esta diferencia de producción conlleva distintos niveles de consumo voluntario de alimento, que puedan ser justificadas por una diferente capacidad para digerir la ración, diferencias en la cinética de tránsito, así como en el contenido total del tracto digestivo, en condiciones de alimentación *ad libitum*.

Así, los objetivos experimentales fueron:

1. Comparar la ingestión de MS, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito y el contenido total del tracto digestivo entre ovejas de las razas Manchega y Lacaune durante el último tercio de la gestación. Además, se pretendió evaluar las posibles diferencias en el estado nutritivo de ambas razas a través de la concentración plasmática de glucosa, AGNE y β OH butirato.
2. Comparar la ingestión de MS, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito y el contenido total del tracto digestivo entre ovejas de las razas Manchega y Lacaune durante las doce primeras semanas de lactación y evaluar las diferencias en el estado nutritivo de ambas razas a través de la concentración plasmática de glucosa, AGNE y β OH butirato.

Por otra parte, al estudiar las cinéticas de tránsito y la capacidad de llenado del TGI en ambas razas de ovejas, surgió la necesidad de profundizar en el conocimiento de los diferentes modelos de estimación del ritmo de paso de la digesta y de su aproximación a la realidad, por lo que se también se plantearon los siguientes objetivos:

3. Seleccionar el mejor modelo matemático de ajuste de las curvas de excreción fecal de marcadores externos para estimar el tiempo medio de retención de la digesta en el tracto gastro-intestinal en ovejas gestantes y lactantes de las razas Manchega y Lacaune.
4. Comparar los ritmos fraccionales de paso y los volúmenes ruminales estimados a través de las curvas de excreción fecal de marcadores externos y los determinados directamente con pruebas de sacrificio, para evaluar si las estimaciones obtenidas se ajustan a los valores reales.

9. Referencias bibliográficas

- Adenuga, M. K., Tolkamp, B. J., Ademosun, A. A., Montsma, G. and Brouwer, B. O.** 1991. Effect of pregnancy and lactation on liveweight, feed intake and feeding behavior in West African Dwarf goats. *Small Ruminant Research* **4**: 245-255.
- Agabriel, J., D'Hour, P. and Petit, M.** 1987. Influence de l'âge et de la race sur la capacité d'ingestion des femelles bovines. *Reproduction, Nutrition and Development* **27**: 211-212.
- Agricultural and Food Research Council.** 1991. Voluntary intake of cattle. AFRC Technical Committee on responses to nutrients. Report number 8. *Nutrition Abstract and Reviews* **61**: 815-823.
- Agricultural Research Council** 1980. *The nutrient requirements of ruminant livestock*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal
- Ahima, R. S., Prabakaran, D., Mantzoros, C., Qu, D., Lowell, B., Maratos-Flier, E. and Flier, J. S.** 1996. Role of leptin in the neuroendocrine response to fasting. *Nature* **382**: 250-252.
- Allen, M. S.** 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* **74**: 3063-3075.
- Alvarez, P. J., Guada, J. A. and Zorita, E.** 1984. Influencia del plano de ingestión durante la lactación sobre la producción de leche de ovejas de ordeño de raza Churra. *Annales INIA / Serie Ganadera* **21**: 47-68.
- Armstrong, D. G.** 1982. Digestion and utilization of energy. In *Nutritional limits to animal production from pastures* (ed. J.B. Hacker), pp. 225-245. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough.
- Arnold, G. W. and Dudzinski, M. L.** 1967. Studies on the diet of the grazing animal. II. The effect of physiological status in ewes and pasture availability on herbage intake. *Australian Journal of Agricultural Research* : 18-349-359.
- Baile, C. A. and Forbes, J. M.** 1974. Control of feed intake and regulation of energy balance in ruminants. *Physiological reviews* **54**: 160-214.
- Bailey, C. J. and Matty, A. J.** 1972. Glucose tolerance and plasma insulin of the rat in relation to the oestrous cycle and sex hormones. *Hormone and Metabolic Research* **4**: 266-270.
- Ball, P. and Knuppen, R.** 1980. Catecholoestrogens (2-and 4-hydroxyoestrogens): chemistry, biogenesis, metabolism, occurrence and physiological significance. *Acta Endocrinologica* **232**: 1-127.
- Bareille, N., Faverdin, P. and Hay, M.** 1997. Modification of feed intake response to a beta(2)-agonist by bovine somatotropin in lactating or dry dairy cows. *Journal of Dairy Science* **80**: 52-66.

- Bauman, D. E.** 1984. Regulation of nutrient partitioning. In *Hervivore nutrition in the subtropics and tropics* (ed. F.M.C. Gilchrist and R. I. Mackie), pp. 505-524. The Science Press, Craighill.
- Bauman, D. E. and Currie, B.** 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *Journal of Dairy Science* **63**: 1514-1529.
- Bauman, W. A., Spungen, A. M., Zhong, Y. G. and Mobbs, C. V.** 1996. Plasma leptin is directly related to body adiposity in subjects with spinal cord injury. *Hormone and Metabolic Research* **28**: 732-736.
- Béranger, C. and Micol, D.** 1980. Intake in relation to the animal. In *Energy and protein feeding standards applied to the rearing and finishing of beef cattle* (ed. C. Béranger), pp. 209-226. INRA editions, Paris.
- Bines, J. A.** 1976. Regulation of food intake in dairy cows in relation to milk production. *Livestock Production Science* **3**: 115-128.
- Bines, J. A.** 1979. Voluntary food intake. In *Feeding Strategy for the high yielding dairy cow* (ed. W.H. Broster and H. Swan), pp. 23-48. Granada Publishing, London.
- Bines, J. A. and Morant, S. V.** 1983. The effect of body condition on metabolic changes associated with intake of food by the cow. *British Journal of Nutrition* **50**: 81-89.
- Black, J. L., Colebrook, W. F., Gherardi, S. G., Kennedy, P. A.** 1989. Diet selection and the effect of palatability on voluntary feed intake by sheep. In *Proceeding 50th Minnesota Nutrition Conference, Bloomington*, pp. 139-151. Animal Science Extension, University of Minnesota.
- Blaxter, K. L.** 1989. *Energy Metabolism in Animals and Man*. Cambridge University press, Cambridge.
- Blaxter, K. L., Clapperton, J. L. and Wainman, F. W.** 1966a. The extent of differences between six British breeds of sheep in their metabolism, feed intake and utilization, and resistance to stress. *British Journal of Nutrition* **20**: 283-294.
- Blaxter, K. L., Graham, N. M. and Wainman F.W.** 1956. Some observations on the digestibility of food by sheep and on related problems. *British Journal of Nutrition* **10**: 69-91.
- Blaxter, K. L., Wainman, F. W. and Davidson, J. L.** 1966b. The voluntary intake of food by sheep and cattle in relation to their energy requirements for maintenance. *Animal Production* **8**: 75-83.
- Blum, W. F.** 1997. Leptin: the voice of the adipose tissue. *Hormone Research*. **48**: 2-8.
- Bocquier, F., Guitard, J.P., Vacaresse, C., Van Quackebecke, E., Delmas, G., Guillouet, Ph., Lagriffoul, G., Morin, E. and Arranz, J.M.** 1997. Estimation de la capacité d'ingestion et des phénomènes de substitution fourrage/concentré chez les brebis Lacaune conduites en lots: compilation des données obtenues sur des rations à base d'ensilage. *Rencontres*

Recherches Ruminants **4**: 75 – 78.

Bocquier, F., Kann, G. and Theriez M. 1990. Relationships between secretory patterns of growth hormone, prolactin, and body reserves on milk yield in dairy ewes under different photoperiod and feeding conditions. *Animal Production* **51**: 115-125.

Bocquier, F., Theriez, M. and Brelurut, A. 1987a. Recommandations alimentaires pour la brebis en lactation. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 199-211.

Bocquier, F., Theriez M. and Brelurut, A. 1987b. The voluntary hay intake by ewes during the first weeks of lactation. *Animal Production* **44**: 387-394.

Boisclair, Y., Grieve, D. G., Sotne, J. B., Allen, O.B. and MacLeod, G. K. 1986. Effect of prepartum energy, body condition, and sodium bicarbonate on production of cows in early-lactation. *Journal of Dairy Science* **69**: 2636-2647.

Bonnet, M., Faulconnier, Y., Bocquier, F., Martin, P. and Chilliard, Y. 1997. La photopériode et l'état nutritionnel modulent l'expression du gène spécifiant la leptine dans le tissu adipeux périrénal de bébis. *Nutrition Clinique et Métabolisme*. **11**: 280.

Bremmer, D. R., Christensen, J. O., Grummer, R. R., Rasmussen, F. E. and Wiltbank, M. C. 1999. Effects of induced parturition and estradiol on feed intake liver triglyceride concentration, and plasma metabolites of transition dairy cows. *Journal of Dairy Science* **82**: 1440-1448.

Broster, W. H. and Broster, V. J. 1998. Body score of dairy cows. *Journal Dairy Research* **65**: 155-173.

Buttazzoni, L. and Mao, L. 1989. Genetic parameters of estimated net energy efficiencies for milk production, maintenance, and body weight change in dairy cows. *Journal of Dairy Science* **72**: 671-677.

Caja, G., Bocquier, F., Pérez-Oguez, L. and Oregui, L. 1997. Mesure de la capacité d'ingestion durant la période de traite des brebis laitières de races méditerranéennes. *Rencontres Recherches Ruminants* **4**: 84.

Campbell, R. M. and Fell, B. F. 1970. Observations on hypertrophy of the liver in breeding ewes. *Research in Veterinary Science* **11**: 540-547.

Campfield, L. A., Smith, F. J., Guisez, Y., Devos, R. and Burn, P. 1995. Recombinant mouse OB protein: evidence for a peripheral signal linking adiposity and central neural networks. *Science* **269**: 546-549.

Campling, R. C. 1966. A preliminary study of the effect of pregnancy and of lactation on the voluntary intake of food by cows. *British Journal of Nutrition* **20**: 25-39.

Carpentier, R. G. and Grossman, S.P. 1983 Plasma fat metabolites and hunger. *Physiology Behavior* **30**: 57-63.

Castro, T., Bermúdez, F. F., Valdés C., Mantecón, A. R., Manso, T. and Salzar I. 1994. The voluntary intake and utilization of forage-concentrate diets by ewes in late pregnancy.

Journal of Animal and Feed Sciences **3**: 181-189.

Catchpole, H. R. 1977. Hormonal mechanisms in pregnancy and parturition. In *Reproduction in domestic animals* (ed. H.H. Cole and P.T. Cupps), pp. 665. Academic Press Inc, San Diego.

Challis, J. R. G. 1971. Sharp increase in free circulating oestrogens immediately before parturition in sheep. *Nature* **229**: 8.

Chalupa, W. and Galligan, D.T. 1989. Nutritional implications of somatotropin for lactating cows. *Journal of Dairy Science* **72**: 2510-2524.

Chestnutt, D. M. B. 1989. The effect of contrasting silages offered in mid and late pregnancy on the performance of breeding ewes. *Animal Production* **49**: 435-441.

Chestnutt, D. M. B. and Wylie, A. G. 1995. The effects of frequency of feeding of supplementary concentrates on performance and metabolite and IGF-1 status of ewes given silage in late pregnancy. *Animal Science* **61**: 269-276.

Chien, E.K., Hara, M., Rourard, N., Yano, H., Philippe, M., Polonsky, K.S. and Bell, G.I. 1997. Increase in serum leptin and uterine leptin receptor messenger RNA levels during pregnancy in rats. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. **2237**: 476-480.

Chilliard, Y. 1987. Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. 2e partie: chez la brebis et la vache. *Reproduction, Nutrition and Development* **27**: 327-398.

Chilliard, Y. 1988. Rôles et mécanismes d'action de la somatotropine (hormone de croissance) chez la brebis et la vache. *Reproduction, Nutrition and Development* **28**: 39-59.

Chilliard, Y. 1993. Adaptations métaboliques et partage des nutriments chez l'animal en lactation. In *Biologie de la lactation* (ed. J. Martinet and L. Hondebine), pp. 431-475. Inra Editions, Paris.

Chilliard, Y., Bocquier, F., Delavaud, C. Faulconnier, Y., Bonnet, M. guerre-Millo, M., Martin, P. and Ferlay, A. 1999. La leptine chez le ruminant. Facteurs de variation physiologiques et nutritionnels. *INRA Productions Animals* **12**: 225-237

Chilliard, Y., Remond, B., Agabriel, J., Robelin, J. and Verite, R. 1987. Variations du contenu digestif et des réserves corporelles au cours du cycle gestation-lactation. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 117-131.

Coffey, K. P., Paterson, J. A., Saul C.S., Coffey, L. S., Turner K.E. and Bowman, J. G. 1989. The influence of pregnancy and source of supplemental protein on intake, digestive kinetics and amino acid absorption by ewes. *Journal of Animal Science* **67**: 1805-1814.

Colucci, P. E., Chase, L. E. and Van Soest P.J. 1982. Feed intake, apparent digestibility, and rate of particulate passage in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **65**: 1445-1456.

Conrad, H. R., Pratt, A. D. and Hibbs, J. W. 1964. Variation of feed intake in dairy cows. I. Change in importance of physical and physiological factors with increasing digestibility.

Journal of Dairy Science **47**: 54-62.

Considine, R. W., Sinha, M. K., Heiman, M. L., Kriauciunas, A., Stephens, T. W., Nyce, M. R., Ohannesian, J. P., Marco, C. C., McKee, L. J., Bauer, T. L. and Caro, J. F. 1996. Serum immunoreactive-leptin concentrations in normal-weight and obese humans. *New England Journal of Medicine*. **334**: 292-295.

Coppock, C. E., Noller, C. H. and Wolfe, S. A. 1974. Effect of forage-concentrate ratio in complete feeds fed *ad libitum* on energy intake in relation to requirements by dairy cows. *Journal of Dairy Science* **57**: 1371-1380.

Coppock, C. E., Noller, C. H., Wolfe, S. A., Callahan, C. J. and Baker, J. S. 1972. Effect of forage-concentrate ratio in complete feeds fed *ad libitum* on feed intake prepartum and the occurrence of abomasal displacement in dairy cows. *Journal of Dairy Science* **57**: 1371-1380.

Cowan, R. T., Robinson, J. J., McDonald, I. and Smart, R. 1980. Effects of body fatness at lambing and diet in lactation on body tissue loss, feed intake and milk yield of ewes in early lactation. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **95**: 497-514.

Cowan, R. T., Robinson, J. J., McHattie, I. and Pennie, K. 1981. Effects of protein concentration in the diet on milk yield, change in body composition and the efficiency of utilization of body tissue for milk production in ewes. *Animal Production* **33**: 111-120.

Crampton, E. W., Donefer, E. and Lloyd, L. E. 1960. A nutritive value index for forages. *Journal of Animal Science* **19**: 538-544.

D'Hour, P., Coulon, J. B. and Garel, J. P. 1991. Voluntary feed intake in heifers: effect of breed, age and quality of the hay. *Annales de Zootechnie* **40**: 171-179.

Demment, M. W. and Van Soest, P. J. 1983. *Body size, Digestive capacity, and Feeding Strategies of herbivores*. Winrock International, Moritton.

Demment, M. W. and Van Soest, P. J. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *American Naturalist* **125**: 641-672.

Dittrich, A., Hoffman, M. and Lovas, L. 1984. Feed intake of ewes in the perinatal period. *Archiv fur Tierernahrung* **34**: 705-713.

Doreau, M. and Rémond, B. 1982. Comportement alimentaire et utilisation digestive d'une ration de composition constante chez la vache laitière en fin de gestation et début de lactation. *Reproduction, Nutrition and Development* **22**: 307-324.

Driver, P.M. and Forbes, J. M. 1981. Episodic growth hormone secretion in sheep in relation to time of feeding, spontaneous meals and short term fasting. *Journal of Physiology* **317**: 413-424.

Dyer, C. J., Simmons, J. M., Matteri, R. L. and Keisler, D. H. 1997. Leptin receptor mRNA is expressed in ewe anterior pituitary and adipose tissues and is differentially expressed in hypothalamic regions of well-fed and feed-restricted ewes. *Domestic Animal Endocrinology*

14: 119-128.

Edholm, O. G., Fletcher, J. G., Widdowson, E. M. and McCance, R. A. 1955. The energy expenditure and food intake of individual men. *British Journal of Nutrition* **9**: 286-300.

Engelhardt, W., Weyreter, H., Heller, R., Lechner, M., Schwartz, H. J., Rutagwenda, R. and Schultka, W. 1985. Adaptation of indigenous sheep, goats and camels in harsh grazing conditions. In *Nuclear and Related Techniques for Improving Productivity of Indigenous Animals in Harsh Environments*, pp. 105-113. International Atomic Energy Agency, Viena.

Everitt, G. C. 1966. Maternal food consumption and foetal growth in Merino sheep. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production* **6**: 91-101.

Faichney, G. J. and White, G. A. 1980 Mean retention time of markers in the rumen of pregnant sheep. *Animal Production in Australia* **13**: 455.

Faichney, G. J. and White, G. A. 1988a. Partition of organic matter, fibre and protein digestion in ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 493-504.

Faichney, G. J. and White, G. A. 1988b. Rate of passage of solutes, microbes and particulate matter through the gastro-intestinal tract of ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 481-492.

Faichney, G. J., White, G. A. and Donnelly, J. B. 1988. Effect of conceptus growth on the contents of the maternal gastrointestinal tract in ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **110**: 435-443.

Faverdin, P., Agabriel, J., Bocquier, F. and Ingrand, S. 1997. Maximiser l'ingestion de fourrages par les ruminants: maîtrise des facteurs liés aux animaux et à leur conduite. *Rencontres Recherche Ruminants* **4**: 65-74.

Faverdin, P. and Bareille, N. 1999. Lipostatic regulation of feed intake in ruminants. In *Regulation of Feed Intake* (ed. D.van der Heide), pp. 89-102. CAB International, Wallingford.

Faverdin, P., Baumont, R. and Ingvarsen, K. L. 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. In *Recent developments in the Nutrition of Herbivores. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. (ed. M. Journet, E. Grenet, M-H. Farce, M. Thériez and C. Demarquilly), pp. 95-120. INRA Editions, Paris.

Faverdin, P., Hoden, A. and Coulon, J. B. 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches laitières. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 133-152.

Fell, B. F., Campbell, R. M., Mackie, W. S. and Weekes, T. E. C. 1972. Changes associated with pregnancy and lactation in some extra-reproductive organs of the ewe. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **79**: 397-407.

Ferrell, C. L. and Jenkins, T. G. 1985. Cow type and the nutritional environment: nutritional aspects. *Journal of Animal Science* **61**: 725-741.

Ferret, A., Gasa, J., Caja, G. and Prio, P. 1998. Voluntary dry-matter intake and digesta

kinetics of twin- or single-bearing Manchega ewes given Italian ryegrass hay or alfalfa hay in late pregnancy. *Animal Science* **67**: 559-566.

Foot, J. Z. 1972. A note on the effect of body condition on the voluntary food intake of dried grass wafers by Scottish Blackface ewes. *Animal Production* **14**: 131-134.

Foot, J. Z. and Greenhalgh, J. F. D. 1969. Effect of previous rationary restriction on the voluntary food intake of sheep in late pregnancy. *Animal Production* **11**: 279-280.

Foot, J. Z. and Russel J.F. 1979. The relationship in ewes between voluntary food intake during pregnancy and forage intake during lactation after weaning. *Animal Production* **28**: 25-39.

Forbes, J. M. 1968. The physical relationships of the adominal organs in the pregnant ewe. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **70**: 171-177.

Forbes, J. M. 1969. The effect of pregnancy and fatness on the volume of rumen contents in the ewe. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **72**: 119-121.

Forbes, J. M. 1970a. The voluntary food intake of pregnant and lactating ruminants: a review. *British Veterinary Journal* **126**: 1-11.

Forbes, J. M. 1970b. Voluntary food intake of pregnant ewes. *Journal of Animal Science* **31**: 1222-1227.

Forbes, J. M. 1971. Physiological changes affecting voluntary food intake in ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society* **30**: 135-141.

Forbes, J. M. 1980. A model of the short-term control of feeding in the ruminant: effects of changing animal or feed characteristics. *Appetite* **1**: 21-41.

Forbes, J. M. 1982. Effects of lighting pattern on growth, lactation and food intake of sheep, cattle and deer. *Livestock Production Science* **9**: 361-374.

Forbes, J. M. 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In *Control of digestion and metabolism in ruminants* (ed. L.P.Milligan, W.L. Grovum and A. Dobson), pp. 420-435. Prentice-Hall, New Jersey.

Forbes, J. M. 1995a. *Voluntary feed intake and diet selection in farm animals*. CAB International, Wallingford.

Forbes, J. M. 1995b. Voluntary intake: a limiting factor to production in high yielding dairy cows? *British Society of Animal Science Occasional Publication*. **19**: 13-19.

Forbes, J. M. 1996. Integration of regulatory signals controlling forage intake in ruminants. *Journal of Animal Science* **74**: 3029-3035.

Forsyth, I. A. 1983. The endocrinology of lactation. In *TB Mepham* (ed. Biochemistry of lactation), pp. 309-349. Elsevier Science Publication.

Frajblat, M., Beam, S. W. and Butler, W. R. 1998. Plasma leptin concentrations and first postpartum ovulation in dairy cows differing in energy balance. *Journal of Animal Science* **76** (suppl. 1): 231.

- Freeman, A. E.** 1975. Genetic variation in nutrition of dairy cattle. In *The effect of genetic variance on nutritional requirements of animals* (ed. Proceedings Symposium University of Maryland), pp. 19-46. National Academy of Sciences, Washington.
- Friedman, J. M. and Halaas, J. L.** 1998. Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature* **395**: 763-770.
- Friggens, N. C., Emmans, G. C., Kyriazakis, I., Oldham, J. D. and Lewis, M.** 1998. Feed intake relative to stage of lactation for dairy cows consuming total mixed diets with a high or low ratio of concentrate to forage. *Journal of Dairy Science* **81**: 2228-2239.
- Frisch, J. E. and Vercoe, J. E.** 1977. Food intake, eating rate, weight gains and metabolic rate and efficiency of feed utilization in *Bos taurus* and *Bos indicus* crossbred cattle. *Animal Production* **25**: 343-358.
- Frisch, J. E. and Vercoe, J. E.** 1991. Factors affecting the utilization of nutrients by grazing beef cattle in northern Australia. *Proceedings 2nd. Grazing Livestock Nutrition Conference, Oklahoma Agricultural Experimental Station MP* **133** : 198-212.
- Gallo, C. B. and Davies, D. A. R.** 1988. Rearing twin and triplet lambs on the ewe. *Animal Production* **47**: 111-121.
- Garnsworthy, P. C.** 1988. The effect of energy reserves at calving on performance of dairy cows. In *Nutrition and lactation in the dairy cow* (ed. P.C. Garnsworthy), pp. 157-170. Butterworths, London.
- Geay, Y. and Robelin, J.** 1979. Variation of meat production capacity in cattle due to genotype and level of feeding: genotype-nutrition interaction. *Livestock Production Science* **6**: 263-276.
- Gerardo-Gettens, T., Moore, B.J., Stern, J.S. and Horwitz, B.A.** 1989. Prolactin stimulates food intake in a dose-dependent manner. *American Journal of Physiology* **256**: 276-280.
- Gibb, M. J. and Treacher, T. T.** 1982. The effect of body condition and nutrition during late pregnancy on the performance of grazing ewes during lactation. *Animal Production* **34**: 123-129.
- Giráldez, F. J., López, S., González, J. S. and Mantecón, A. R.** 1994. Comparative digestibility of fresh herbage cut at two maturity stages by two breeds of sheep. *Animal Production* **58**: 152-153.
- Givens, D. I. and Moss, A. R.** 1994. Effect of breed, age and bodyweight of sheep on the measurement of apparent digestibility of dried grass. *Animal Feed Science and Technology* **46**: 155-162.
- Goetsch, A. L., Aiken, G. E., Brown, M. A. and Johnson, Z. B.** 1997. Feed intake and digestion by different breeds of ewes in early- to mid-gestation consuming different hay harvests of two tropical grasses. *Sheep and Goat Research Journal* **13**: 52-59.
- Goetsch, A. L. and Johnson, Z. B.** 1999. Feed intake and digestion in the summer and fall

by different breeds of ewes consuming forages differing in quality. *Small Ruminant Research* **31**: 109-116.

Goodchild, A. V., El-Awad, A. I. and Gürsoy, O. 1999. Effect of feeding level in late pregnancy and early lactation and fibre level in mid lactation on body mass, milk production and quality in Awassi ewes. *Animal Science* **68**: 231-241.

Graham, N. Mc. 1972. Units of metabolic body size for comparisons amongst adult sheep and cattle. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production* **9**: 352-355.

Graham, N. Mc. and Williams A.J. 1962. The effects of pregnancy on the passage of food through the digestive tract of the sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* **13**: 894-900.

Green, D. A., Brink, D. R. and Bauer, M. L. 1994. Characterization of feed intake and estradiol-17beta during gestation and lactation in twin-bearing ewes. *Small Ruminant Research* **13**: 153-158.

Grovum, W. L. 1987. A new look at what is controlling food intake. In *Feed intake by beef cattle* (ed. F.N. Owens), pp. 1-40. Oklahoma State University, Stillwater, Oklahoma.

Grummer, R. R., Bertics, S. J., LaCount, D. W., Snow, J. A., Dentine, M. R. and Stauffacher, R. H. 1990. Estrogen induction of fatty liver in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* **73**: 1537-1543.

Gunn, R. G., Doney, J. M., Smith, W. F., Sim, D.A. and Hunter, E. A. 1991. A note on herbage intake by Greyface ewes on perennial ryegrass/white clover swards in the autumn. *Animal Production* **53**: 257-260.

Gunter, S. A., Judkins, M. B., Krysl, L. J., Broesder, J. T., Barton, R. K. and Rueda B.R. 1990. Digesta kinetics, ruminal fermentation characteristics and serum metabolites of pregnant and lactating ewes fed chopped alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **68**: 3821-3831.

Hadjipieris, G. and Holmes, W. 1966. Studies on feed intake and feed utilisation by sheep. 1. The voluntary feed intake of dry, pregnant and lactating ewes. *Journal of Agricultural Science* **66**: 217-223.

Halaas, J. L., Boozer, C., Blair-West, J., Fidahusein, N., Denton, D. A. and Friedman, J. M. 1997. Physiological response to long-term peripheral and central leptin infusion in lean and obese mice. *Proceeding of the National Academy of Science* **94**: 8878-8883.

Halaas, J. L., Gajiwala, K. S., Maffei, M., Cohen, S.L., Chait, B. T., Rabinowitz, D., Lalone, R. L., Burley, S. K. and Friedman, J. M. 1995. Weight reducing effects of the plasma protein encoded by the obese gene. *Science (Wash DC)* **269**: 543-546.

Hamosh, M. and Hamosh, P. 1975. The effect of estrogen on the lipoprotein lipase activity of rat adipose tissue. *Journal of Clinical Investigation* **55**: 1132-1135.

Hanks, D. R., Judkins, M. B., McCracken, B. A., Holcombe, D. W., Krysl, L. J. and Park,

- K. K.** 1993. Effects of pregnancy on digesta kinetics and ruminal fermentation in beef cows. *Journal of Animal Science* **71**: 2809-2814.
- Heiman, M. L., Sloop, K. W., Chen, Y. and Caro, J. F.** 1999. Extension of neuroendocrine axes to include leptin. *Journal of Animal Science* **77**: 33-42.
- Hendricksen, R. E., Poppi, D. P. and Minson, D. J.** 1981. The voluntary intake, digestibility and retention time by cattle and sheep of stem and leaf fractions of a tropical legume (*Lablab purpureus*). *Australian Journal of Agricultural Research* **32**: 389-398.
- Henry, B. A., Goding, J. W., Alexander, W. S., Tilbrook, A. J., Canny, B. J., Dunshea, F., Rao, A., Mansell, A. and Clarke, I. J.** 1999. Central administration of leptin to ovariectomized ewes inhibits food intake without affecting the secretion of hormones from the pituitary gland: evidence for a dissociation of effects on appetite and neuroendocrine function. *Endocrinology* **140**: 1175-1182.
- Holcombe, D. W., Hallford, D. M. and Hoefler, W. C.** 1988. Reproductive and lactational responses and serum growth hormone and insulin in fine-wooded ewes treated with ovine growth hormone. *Animal Production* **46**: 195-202.
- Holter, J. B., Slotnick, M.J., Hayes, H.H., Bozak, C. K., Urban, W.E. and McGilliard, M.L.** 1990. Effect of prepartum dietary energy on condition score, postpartum energy, nitrogen partitions, and lactation production responses. *Journal of Dairy Science* **73**: 3502-3511.
- Hooven, N. W., Miller, R. H. and Smith, J. W.** 1972. Relationships among whole-and part-lactation gross feed efficiency, feed consumption and milk yield. *Journal of Dairy Science* **55**: 1113-1122.
- Hossamo, H. E. and Farid, M. A.** 1981. A note on the effect of nutrition during pregnancy and lactation on the productivity of Awassi sheep selected for milk production. *Publication Arab Center for the Studies of Arid Zones and Dry Lands* **8**: 3-15.
- Houseknecht, K. L., Baile, C. A., Matteri, R. L. and Spurlock, M. E.** 1998. The biology of Leptin: A review. *Journal of Animal Science* **76**: 1405-1420.
- Houseknecht, K. L., McGuire, m.K., Portocarrero, C.P., McGuire, M.A. and Beerman, K.** 1997. Leptin is present in human milk and is related to maternal plasma leptin concentration and adiposity. *Biochemical and Biophysical Research Communications* **240**: 742-747.
- Hungate, R. E., Phillips, G. D., Hungate, D. P. and Macgregor, A.** 1960. A comparison of the rumen fermentation in European and Zebu cattle. *Journal of Agricultural Science* **54**: 196-201.
- Hunter, R. A. and Siebert, B. D.** 1985. Utilization of low-quality roughage by *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. 1. Rumen digestion. *British Journal of Nutrition* **53**: 637-648.
- Hunter, R. A. and Siebert, B. D.** 1986. Effects of genotype, age, pregnancy, lactation and rumen characteristics on voluntary intake of roughages diets by cattle. *Australian Journal of Agricultural Research* **37**: 549-560.

- Hutton, J. B., Hughes, J. W., Newth, R. P. and Watanabe, K.** 1964. The voluntary intake of the lactating dairy cow and its relation to digestion. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production* **23**: 39-52.
- Iason, G. R., Sim, D. A. and Foreman, E.** 1995. Seasonal changes in intake and digestion of chopped timothy hay (*Phleum pratense*) by three breeds of sheep. *Journal of Agricultural Science* **125**: 273-280.
- Iason, G. R., Sim, D. A., Foreman, E., Fenn, P. and Elston, D. A.** 1994. Seasonal variation of voluntary food intake and metabolic rate in three contrasting breeds of sheep. *Animal Production* **58**: 381-387.
- Illius, A. W. and Allen, M. S.** 1994. Assessing forage quality using integrated models of intake and digestion by ruminants. In *Forage quality, evaluation, and utilization* (ed. G.C. Fahey), pp. 869-890. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison.
- Illius, A. W. and Gordon, I. J.** 1991. Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. *Journal of Agricultural Science* **116**: 145-157.
- Ingrand, S. and Agabriel, J.** 1997. Typology of the evolution of intake by Charolais cows around calving. *Animal Science* **65**: 361-371.
- Ingvartsen, K. L.** 1994. Models of voluntary food intake in cattle. *Livestock Production Science* **39**: 19-38.
- Ingvartsen, K. L. and Andersen, J. B.** 2000. Integration of metabolism and intake regulation: a review focusing on periparturient animals. *Journal of Dairy Science* **83**: 1573-1597.
- Ingvartsen, K. L., Andersen, H. R. and Foldager, J.** 1992. Effect of sex and pregnancy on feed intake capacity of growing cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A, Animal Science* **42**: 40-46.
- Ingvartsen, K. L., Danfaer, A., Andersen, P. H. and Foldager, J.** 1995. Prepartum feeding of dairy cattle: a review of the effect on prepartum metabolism, feed intake, production and health. In *Book of abstracts of the 46th annual meeting of the EAAP* (ed. J.A.M. Arendock), 83 pp. Wageningen Press, Wageningen.
- Ingvartsen, K. L., Foldager, J. and Aaes, O.** 1997. Effect of prepartum TMR energy concentration on feed intake, milk yield, and energy balance in dairy heifers and cows. *Journal of Dairy Science* **80**: 211 .
- Ingvartsen, K. L., Friggens, N. C. and Faverdin, F.** 1999. Feed intake regulation in late pregnancy and early lactation. *British Society of Animal Science Occasional Publication* **24**: 37-54.
- Ingvartsen, K. L. and Weisbjerg, M. R.** 1993. Jersey cows have a higher feed intake

- capacity and higher rate of passage than Friesian cows. *Archiv fur Tierzucht* **36**: 495-498.
- Institut National de la Recherche Agronomique**. 1988. *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA Editions, Paris.
- Jarrige, R.** 1986. Voluntary intake in dairy cows and its prediction. *International Dairy Fed. Bulletin* **196**: 4-16.
- Ji, S. Q., Willis, G. M., Scott, R. R. and Spurlock, M. E.** 1998. Partial cloning and expression of the bovine leptin gene. *Animal Biotechnology* **9**: 1-14.
- Journet, M. and Rémond, B.** 1976. Physiological factors affecting the voluntary intake of feed by cows: A review. *Livestock Production Science* **3**: 129-146.
- Kaske, M.** 1997. Factors affecting digesta passage rate in cattle and sheep. *Ubers Tierernährg* **25**: 1-40.
- Kaske, M. and Groth, A.** 1997. Changes in factors affecting the rate of digesta passage during pregnancy and lactation in sheep fed on hay. *Reproduction, Nutrition and Development* **37**: 573-588.
- Kennedy, G. C.** 1953. The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. *Proceedings of the Royal Society Serie B.* **140**: 578-592.
- Kennedy, P. M., Christopherson, R. J. and Milligan, L. P.** 1986. Digestive responses to cold. In *Control of diestition and metabolism in ruminants* (ed. L.P. Milligan, W.L. Grovum and A. Dobson), pp. 285-306. Prentice-Hall, New Jersey.
- Ketelaars, J. J. M. H. and Tolkamp, B. J.** 1991. *Toward a New Theory of Feed Intake Regulation in Ruminants*. Agricultural University of Wageningen, Wageningen.
- Ketelaars, J. J. M. H. and Tolkamp B.J.** 1992a. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants. 1. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livestock Production Science* **30**: 269-296.
- Ketelaars, J. J. M. H. and Tolkamp B.J.** 1992b. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants. 3. Optimum feed intake: in search of a physiological background. *Livestock Production Science* **31**: 235-258.
- Killen, J. H., Forrest, D. W., Byers, F. M., Shelling, G. T. and Baker, J. F.** 1989. Effects of nutritional level and biological type on gonadotropin-releasing hormone-induced luteinizing hormone release and plasma progesterone, estrone and estradiol concentrations in pre- and postpartum beef heifers. *Journal of Animal Science* **69**: 3379-3387.
- Kleiber, M.** 1961. *Fire of Life. An introduction to Animal energetics*. Wiley. New York.
- Kline, A. D., Becker, G. W., Churgay, L. M., Landen, B. E., Martin, D. K., Muth, W. L., Rathnachalam, R., Richardson, J. M., Schoner, B., Ulmer, M. and Hale, J. E.** 1997. Leptin is a four-helix bundle: Secondary structure by NMR. *FEBS Lett.* **407**: 239-242.
- Korver, S., Van Eakelen, E. A. M., Vos, H., Nieuwhof, G. J. and Van Arendock, J. A. M.** 1991. Genetic parameters for feed intake and feed efficiency in growing dairy heifers.

Livestock Production Science **29**: 49-59.

Korver, S. and Vos, H. 1986. Selection on feed intake in dairy cattle. In *XI Genetics of reproduction, lactation growth*. pp. 285-290. Lincoln Nebraska

Kristensen, V. F. and Ingvarsten, K. L. 1985. Variations in voluntary feed intake in cattle related to animal factors. Dairy cows. In *Annual Meeting of the EAAP*, pp. 302-303. Kallithea.

Lagerlof, N. 1929. Investigations of the topography of the abdominal organs in cattle, and some clinical observations and remarks in connection with the subject. *Skandinavisk Veterinartidskrift* **19**: 253-365.

Langlands, J. P. 1968. The feed intake of grazing sheep differing in age, breed, previous nutrition and live weight. *Journal of Agricultural Science* **71**: 167-172.

Laud, K., Gourdou, I., Belair, L., Keisler and D. H., Djiane, J. 1999. Detection and regulation of leptin receptor mRNA in ovine mammary epithelial cells during pregnancy and lactation. *FEBS Letters* **463**: 1-2.

Le Magnen, J. 1985. *Hunger*. Cambridge University press, Cambridge.

Lemerle, C., Egan, A. R. and Trigg, T. E. 1985. The effect of animal physiological state on site and extent of digestion in sheep. In *Recent advances in animal nutrition in Australia* (ed. R. Cumming), pp. 9. University of New England, Amidale.

Levin, N., Nelson, C., Gurney, A., Vadlen, R. and Sauvage, F.J. 1996. Decreased food intake does not completely account for adiposity reduction after ob protein infusion. *Proceeding of National Academy of Science* **93**: 1726-1730.

Luiting, P. 1999. The role of genetic variation in feed intake and its physiological aspects: results from selection experiments. In *Regulation of Feed Intake* (ed. D. van der Heide), pp. 75-87. CAB International, Wallingford.

Mäkelä, A. 1956. Studies on the question of bulk in the nutrition of farm animals with animals with special reference to cattle. *Annals of Agricultural Science, Fennica*. **85**:1-130.

Mann, D. L., Goode, L. and Pond K.R. 1987. Voluntary intake, gain, digestibility, rate of passage and gastrointestinal tract fill in tropical and temperate breeds of sheep. *Journal of Animal Science* **64**: 880-886.

Marie, C., Bocquier, F. and Barillet, F. 1996. Influence du potentiel laitier sur les composantes de l'efficacité alimentaire de brebis lacaune. *Rencontres Recherches Ruminants* **3**: 297-300.

Matute, M. L. and Kalkhoff, R. K. 1973. Sex steroid influence on hepatic gluconeogenesis and glycogen formation. *Endocrinology* **92**: 762-768.

McCann, J. P., Bergman, E. N. and Beermann, D. H. 1992. Dynamic and static phases of severe raciónry obesity in sheep: food intakes, endocrinology and carcass and organ chemical composition. *Journal of Nutrition* **122**: 496-505.

Mertens, D. R. 1985. Factors influencing feed intake in lactating cows: From theory to

application using neutral detergent fiber. *Proceeding Gerorgia Nutrition Conference* 1-18.

Mertens, D. R. 1994. Regulation of forage intake. In *Forage quality, evaluation and utilization* (ed. G.C. Fahey), pp. 450-493. American Society of Agronomy Inc, Madison.

Mertens, D. R. 1996. Methods in modelling feeding behaviour and intake in herbivores. *Annales de Zootechnie* **45**: 153-164.

Miller, R. H., Hoover, N. W., Smith, J. W. and Creegan, M. E. 1972. Feed consumption differences among lactating cows. *Journal of Dairy Science* **55**: 454-459.

Montague, C. T., Farooqui, I. S., Whitehead, J. P., Soos, M. A., Rau, H., Wareham, N. J., Sewter, C. P., Digby, J. E., Mohammed, S. N., Hurst, J. A., Cheetham, C. H., Earley, A. R., Barnett, A. H., Prins, J. B. and O'Rahilly, S. 1997. Congenital leptin deficiency is associated with severe early-onset obesity in humans. *Nature* **387**: 903-908.

Moore, J. A., Poore M.H. and Swingle R.S. 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. *Journal of Animal Science* **68**: 3412-3420.

Muir, L. A., Hibbs, J. W., Conrad, H. R. and Smith, K. L. 1972. Effect of estrogen and progesterone on feed intake and hydroxyproline excretion following induced hypocalcaemia in cows. *Journal of Dairy Science* **55**: 1613-1620.

Newton, J. E. and Orr, R. J. 1981. The intake of silage and grazed herbage by Masham ewes with single or twin lambs and its repeatability during pregnancy, lactation and after weaning. *Animal Production* **33**: 121-127.

Nishida, T., Kurihara, M., Terada, F. and Shibata, M. 1998. Passage rate of ingested forage of alimentary tract in Holstein dairy cows carrying single or twin fetuses in late pregnancy. *Animal Science and Technology* **69**: 599-604.

Noel, M.B. and Woodside, B. 1993. Effects of systemic and central prolactin injections on food intake, weight gain, and estrous cyclicity in female rats. *Physiology and Behavior* **54**: 151-154.

O'Doherty, J. V. and Crosby, T. F. 1998. Blood metabolite concentrations in late pregnant ewes as indicators of nutritional status. *Animal Science* **66**: 675-683.

Oddy, V. H. 1985. Wood growth of pregnant and lactating Merino ewes. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **622**: 105-613.

Oldenbroek, J. K. 1988. *Feed intake and energy utilization in dairy cows of different breeds*. Agricultural University Wageningen, Wageningen.

Orr, R. J. and Treacher T.T. 1984. The effect of concentrate level on the intake of hays by ewes in late pregnancy. *Animal Production* **39**: 89-98.

Orr, R. J. and Treacher T.T. 1989. The effect of concentrate level on the intake of grass silages by ewes in late pregnancy. *Animal Production* **48**: 109-120.

Orr, R. J. and Treacher, T. T. 1994. The effect of concentrate level on the intakes of silages

or hays by ewes in the 1st month of lactation. *Animal Production* **58**: 109-116.

Orskov, E. R., Ojwang, I. and Reid G.W. 1988. A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages. *Animal Production* **47**: 45-51.

Owen, J. B., Miller, E. L. and Bridge, P. S. 1968. A study of the voluntary intake of food and water and the lactation performance of cows given diets of varying roughage content *ad libitum*. *Journal of Agricultural Science* **70**: 223-235.

Owen, J. B., Miller, E. L. and Bridge, P. S. 1969. Complete diets given *ad libitum* to dairy cows: the effect of the level of inclusion of milled straw. *Journal of Agricultural Science* **72**: 351-357.

Parra, R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In *The ecology of arboreal folivores* (ed. G.G. Montgomery), pp. 205-230. Smithsonian Institute, Washington.

Peel, C. J., Bauman, D. E. Gorewit, R. C. and Sniffen, C. J. 1981. Effect of exogenous growth hormone on lactational performance high yielding dairy cows. *Journal of Nutrition* **111**: 1662-1671.

Pérez-Oguez, L. 1997. *Alimentación y manejo de ovejas lecheras: Efectos del nivel y calidad del concentrado durante la lactación y Comparación de la eficacia productiva de ovejas de raza Manchega y Lacaune*. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

Pérez-Oguez, L., Caja, G., Molina, E., Such, X., Ferret, A. and Gasa, J., 1997a. Comparación de la eficacia digestiva y metabólica de ovejas lecheras de raza Manchega y Lacaune: 1. Ingestión, digestibilidad y producción de leche. *ITEA Producción Animal* **18**: 88-90.

Pérez-Oguez, L., Caja, G., Molina, E., Such, X., Ferret, A. and Gasa, J., 1997b. Comparación de la eficacia digestiva y metabólica de ovejas lecheras de raza Manchega y Lacaune: 2. Balance energético y proteico y eficacia metabólica. *ITEA Producción Animal*, **18**: 91-93.

Persaud, P., Simm, G. and Hill, W. G. 1991. Genetic and phenotypic parameters for yield, food intake and efficiency of dairy cows fed *ad libitum*. 1. Estimates for total lactation measures and their relationship with live-weight traits. *Animal Production* **52**: 445-450.

Pomp, D., Zou, T., Clutter, A. C. and Barendse, W. 1997. Mapping of leptin to bovine chromosome 4 by linkage analysis of a PCR-based polymorphism. *Journal of Animal Science* **75**: 1427.

Pond K.R., Goode, L., Leonard, E. S. and Mann, D. L. 1984. Intake, digesta fill and flow kinetics pre- and postpartum. *Canadian Journal of Animal Science* **64**: 68-69.

Poppi, D. P., Minson, D. J. and Ternouth, J. H. 1980. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. I. The voluntary intake, digestibility and retention time in the reticulo-rumen. *Australian Journal of Agricultural Research* **32**: 99-108.

Prió, P. 1996. Ingestión voluntaria en ovino: Efecto del medio ambiente y variación durante

la gestación. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

Ramsay, T. G. 1998. Leaping lords and leptin: a partitioning agent? *Journal of Animal Science* **76** (suppl. 1): 121.

Ranilla M.J., López, S. , Giráldez, F. J., Valdés C. and Carro, M. D. 1998. Comparative digestibility and digesta flow kinetics in two breeds of sheep. *Animal Science* **66**: 389-396.

Ratray, P. V., Garret, W. N., East, N. E. and Henman, N. 1974. Growth, development and composition of the ovine conceptus and mammary gland during pregnancy. *Journal of Animal Science* **38**: 613-626.

Reid, R. L. and Hinks, N. J. 1962. Studies on the carbohydrate metabolism of sheep. 17. Feed requirements and voluntary feed intake in late pregnancy, with particular reference to prevention of hypoglycaemia and hyperketonaemia. *Australian Journal of Agricultural Research* **13**: 1092-1111.

Rémond, B. 1988. Evolution du poids du contenu du réticulo-rumen chez les vaches laitières au cours des deux premiers mois de la lactation. *Reproduction, Nutrition and Development* **28**: 109-110.

Saladin, R., De Vos, P., Guerre-Millo, M., Leturque, A., Girard, J., Staels, B. and Auwerx, J. 1995. Transient increase in obese gene expression after food intake or insulin administration. *Nature* **377**: 527-529.

Schneider, B. H. and Flatt, W. P. 1975. *The evaluation of feeds through digestibility experiments*. University of Georgia Press, Athens.

Schwarz, F. J., Maierhofer R., Kirchgessner M. and Eidelsburger, U. 1993. Effect of bovine growth hormone on performance criteria of dairy cows during summer feeding with grass. 1. Feed intake, protein and energy supply. *Archives of Animal Nutrition* **44**: 251-264.

Silanikove, N. 1986. Interrelationships between feed quality digestibility, feed consumption and energy requirements in desert (Bedouin) and temperate (Saanen) goats. *Journal of Dairy Science* **69**: 2157-2162.

Silanikove, N., Tagari, H. and Shkolnik, A. 1993. Comparison of rate of passage, fermentation rate and efficiency of digestion of high fiber diet in desert Bedouin goats compared to Swiss Saanen goats. *Small Ruminant Research* **12**: 45-60.

Simm, G., 1998. *Genetic improvement of cattle and sheep*. Farming Press Miller Freeman Ltd, UK.

Sondergaard, E., Ingvartsen, K. L. and Madsen, P. 1996. Relationship between feed intake and rate of passage through the rumen at different stages of lactation. *Forskningsrapport fra Statens Husdyrbrugsforsog*. N° 51.

Spicier, L. J. 1998. Leptin as a metabolic regulator of reproduction: Effect on the ovary. *Journal of Animal Science* **76** (Suppl. 1): 230.

Spicier, L. J. and Francisco, C. C. 1998. Adipose obese gene product, leptin, inhibits

bovine ovarian thecal cell steroidogenesis. *Biology of Reproduction* **58**: 207-212.

Stanley, T. A., Cochran, R. C., Vanzant, E. S., Harmon, D. L. and Corah, L. R. 1993. Periparturient changes in intake, ruminal capacity, and digestive characteristics in beef cows consuming alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **71**: 788-795.

Stephenson, R. G. A., Rodinson, N. T. and Atkinson, T. 1982. The effect of hormone status on rate of outflow of chromium-mordanted protein concentrate from the rumen of ewes. *Proceedings of the Nutrition Society* **42**: 37A.

Stevens, C. E. 1990. *Comparative physiology of the vertebrate digestive system*. Cambridge University press, Cambridge.

Stumpf, W. E. 1970. Estrogen-neurons and estrogen-neuron systems in the paraventricular brain. *American Journal of Anatomy* **129**: 207-217.

Svendsen, M., Skipenes, P. and Mao, I. L. 1990. Genetic (co)variation in the "milk yield, tissue balance, appetite complex" in primiparous cows fed a normal or a reduced level of concentrates. *Proceedings of 4th World congress on Genetics Applied to Livestock production Edinburgh* **14**: 147-150.

Syme, G. J. and Syme, L.A. 1979. *Social structure in farm animals*. Elsevier, Amsterdam.

Taylor, St. C. S. 1980. Genetic size scaling rules in animal growth. *Animal Production* **30**: 167-175.

Ternouth, J. H., Poppi, D. P. and Minson, D. J. 1979. The voluntary food intake, ruminal retention time and digestibility of two tropical grasses fed to cattle and sheep. *Proceedings of the Nutrition Society of Australia* **4** : 152.

Tissier, M., Thériez, M. and Molenat, G. 1975. Evolution des quantités d'aliment ingérées par les brebis à la fin de la gestation et au début de la lactation. Incidences sur leurs performances. *Annales de Zootechnie* **24**: 711-727.

Tissier, M., Thériez, M. and Molenat, G. 1977. Evolution des quantités d'aliment ingérées par les brebis à la fin de la gestation et au début de la lactation. Incidences sur leurs performances. II.- Ration à base d'ensilage de maïs et de foin distribuée à volonté. *Annales de Zootechnie* **26**: 149-166.

Tokuda, T., Matsui, T., Ito, J., Torii, S. and Yano, H. 2000. The changes in body weight and plasma metabolite levels during leptin injection are caused by the reduction of food intake in sheep. *Animal Science* **70**: 343-348.

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

Trabalza-Marinucci, M., Verini-Supplizi, A., Valfre, F. and Olivieri, O. 1992. Voluntary hay intake by Sardinian ewes during last weeks of pregnancy and lactation. *Small Ruminant Research* **7**: 203-213.

- Treacher, T. T.** 1983. Nutrient requirements for lactation in the ewe. In *Sheep production* (ed. W. Haresign), pp. 133-153. Butterworths, London.
- Tulloh, N. M.** 1966. Physical studies of the alimentary tract of grazing cattle. IV. Dimensions of the tract in lactating and non-lactating cows. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **9**: 999-1008.
- Van Arendock, J. A. M., Nieuwhof, G. J., Vos, H. and Korver, S.** 1991. Genetic aspects of feed intake and efficiency in lactating dairy heifers. *Livestock Production Science* **29**: 263-275.
- Van Soest, P. J.** 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & Books, Inc., Corvallis, Oregon.
- Van Soest, P. J.** 1994a. Digestive flow. In *Nutritional ecology of the ruminant* (ed. P.J. Van Soest), pp. 371-384. Cornell University Press Ithaca, London.
- Van Soest, P. J.** 1994b. Intake. In *Nutritional ecology of the ruminant* (ed. P.J. Van Soest), pp. 337-353. Cornell University Press Ithaca, London.
- Vandermeersch-Doizé, F., Bouckoms-Vandermeir, M. A. and Paquay, R.** 1982. Effects of long-term *ad libitum* feeding on the voluntary food intake, body weight, body composition and adipose tissue morphology of lean adult sheep. *Reproduction Nutrition Development* **22**: 1049-1060.
- Vandermeersch-Doizé, F. and Paquay, R.** 1984. Effects of continuous long-term intravenous infusion of long-chain fatty acids on feeding behaviour and blood components of adult sheep. *Appetite* **5**: 137-146.
- Vanzant, E. S., Cochran, R. C. and Johnson, D. E.** 1991. Pregnancy and lactation in beef heifers grazing tallgrass prairie in the winter: Influence on intake, forage utilization, and grazing behavior. *Journal of Animal Science* **69**: 3027-3038.
- Vasilatos, R. and Wangsness, P.J.** 1980. Changes in concentrations of insulin, growth hormone and metabolites in plasma with spontaneous feeding in lactating dairy cows. *Journal of Nutrition* **110**: 1479-1489.
- Vazquez-Añon, M., Bertics, S., Luck, M., Grummer, R. R. and Pinheiro, J.** 1994. Peripartum liver triglyceride and plasma metabolites in dairy cows. *Journal of Dairy Science* **77**: 1521-1528.
- Veerkamp, R. F.** 1998. Selection for economic efficiency of dairy cattle using information on live weight and feed intake: a review. *Journal of Dairy Science* **81**: 1109-1119.
- Vercoe, J. E. and Frisch, J. E.** 1980. Breeding and genetics for beef cattle in the tropics. In *Proceedings of 2nd ruminant seminar*, pp. 14-27. Ciawi-Bogor.
- Vercoe, J. E. and Frisch, J. E.** 1982. Animal breeding for improved productivity. In *Nutritional limits to animal production from pastures* (ed. J.B. Hacker), pp. 327-342. Commonwealth Agricultural bureaux, Farnham Royal.

- Von Brandt, A., Papst, K., Schulte, H. and Gravert, H. O.** 1985. The heritability of feed intake in dairy cows. *Zuchtungskunde* **57**: 299-308.
- Wade, G. N. and Gray, J. M.** 1979. Gonadal effects on food intake and aiposity: a metabolic hypothesis. *Physiology and Behavior* **22**: 583-593.
- Welch, J. G.** 1982. Rumination, particle size and passage from the rumen. *Journal of Animal Science* **54**: 885-894.
- Weston, R. H.** 1979. Digestion during pregnancy and lactation in sheep. *Annales de Recherches Veterinaires* **10**: 442-444.
- Weston, R. H.** 1982. Animal factors affecting feed intake. In *Nutrition limits to animal production from pasture* (ed. J.B. Hacker), pp. 183-198. C.A.B.I. Farnham Royal, U.K.
- Weston, R. H.** 1988. Factors limiting the intake of feed by sheep. XI. The effect of pregnancy and early lactation on the digesion of a medium-quality roughage. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 659-669.
- Weston, R. H. and Poppi, D. P.** 1987. Comparative aspects of food intake. In *The Nutrition of Herbivore* (ed. J.B. Hacker and J.H. Ternouth), pp. 133-161. Second International Symposium on the Nutrition of Herbivores, Academic Press, Australia.
- Weyreter, H. and Engelhardt, W. v.** 1984. Adaptation of Heidschnucken, Merino and Blackhead sheep to a fibrous roughage diet of poor quality. *Canadian Journal of Animal Science* **64**: 152-153.
- Wilkinson, S. C. and Chestnutt, D. M. B.** 1988. Effect of level of food intake in mid and late pregnancy on the performance of breeding ewes. *Animal Production* **47**: 411-420.

CAPÍTULO 2

Comparación de la ingestión voluntaria de alimento, digestibilidad aparente, cinética de tránsito y contenido del tracto digestivo en ovejas lecheras Manchega y Lacaune al final de la gestación

Comparison of voluntary feed intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content in Manchega and Lacaune dairy sheep in late pregnancy

Abstract

Twenty 3-year old single-bearing pregnant ewes, 10 Manchega (MN) and 10 Lacaune (LC) were permanently housed for the last 10 weeks of pregnancy. Animals were individualized at weeks 8, 6, 4, 2 before lambing and at lambing, in order to compare voluntary feed intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content in late pregnancy. The diet used consisted of alfalfa hay, offered *ad libitum*, supplemented with 0.3 kg/d of concentrate. Dry matter (DM) and digestible DM intake were higher ($P < 0.01$) in LC than in MN sheep. Breed did not affect apparent digestibility, digesta kinetics, or digestive content. Changes in body weight (BW) and body condition score (BCS) were similar. In contrast, LC lambs tended ($P = 0.09$) to weigh less than MN lambs, suggesting genetic differences in the energy utilization between breeds in late pregnancy. Higher DM intake observed in LC sheep could be related to higher energy demand for mammary development. DM intake declined ($P < 0.001$) during the last weeks of pregnancy, although in fact the decrease was only important in lambing week, when the DM intake was proportionally 0.87 of the previous week. Advancing pregnancy caused a significant increase in fractional rate of passage (k_1), and digesta flow of consumed undegradable DM (uDM), and a decrease in total mean retention time (TMRT) and apparent digestibility. There were no differences between LC and MN sheep in plasma concentrations of glucose, β -hydroxybutyrate and non esterified fatty acids (NEFA), except on lambing day when glucose and NEFA were higher ($P < 0.01$) in MN sheep. Advancing pregnancy affected significantly the plasma concentrations of blood metabolites. The concentration of 17β -oestradiol was near constant through late pregnancy, increasing significantly on lambing day, when the concentration was different ($P < 0.001$) between breeds.

Keywords: intake, dairy sheep, digesta kinetics, digestibility, digestive content

1. Introduction

Genotype together with physiological state and environmental conditions are considered the non-feed factors affecting voluntary feed intake (Weston, 1982; Ketelaars and Tolkamp, 1992). Comparative studies have shown differences between sheep breeds in voluntary intake (Blaxter *et al.*, 1966; Mann *et al.*, 1987), digestibility (Givens and Moss, 1994), rate of passage (Mann *et al.*, 1987) and in ruminal degradation rates (Ranilla *et al.*, 1997). In all these studies animals used were non-pregnant and non-lactating sheep. However, voluntary intake is not only affected by rates of digestion and passage but also by the capacity of the digestive tract, mainly the rumen (Forbes, 1995).

Although pregnant ewes may increase their voluntary feed intake in mid-pregnancy, which is probably due to increased nutrient requirements, there is often a decrease in feed intake in late pregnancy, which may result from compression of the rumen by the enlarging gravid uterus (Forbes, 1986). Moreover, particulate rate of passage and digesta flow increase (Weston, 1988) while retention time (Coffey *et al.*, 1989; Gunter *et al.*, 1990) and gastrointestinal fill (Weston, 1988) decrease with advancing pregnancy.

Manchega and Lacaune breeds are two important populations of dairy sheep in the Mediterranean area, producing Manchego and Roquefort cheese, respectively. The first breed is located in the centre of Spain (La Mancha) while the second is found in the south of France (Rayon Roquefort). The morphological traits of both animals are similar, with a similar body weight and common ancestors in their origins (Sánchez, 1994). The feeding system of MN is based on forages of poor or medium quality and crop by-products, while LC is normally fed a forage diet of better quality.

The objective of this experiment was to compare, under the same feeding conditions, DM intake, apparent digestibility, digesta kinetics, and digestive contents in MN and LC dairy sheep in late pregnancy. In addition, blood metabolites were determined in order to evaluate breed differences in their nutritional status. Also, we recorded plasma oestradiol concentration to check if it was responsible for intake control during late pregnancy.

2. Materials and Methods

2.1 *Animals, diets and housing*

Twenty 3-year-old single-bearing pregnant ewes, 10 MN and 10 LC (average BW of 72.96 ± 2.05 and 70.23 ± 1.96 kg, respectively) were used. Animals were chosen from the flock of the Experimental Research Station of the Universitat Autònoma Barcelona. Before the beginning of the experimental period, ewes were synchronized using intravaginal pessaries (30 mg of fluorogestone acetate, Chronogest Intervet S.A., Salamanca, Spain) and injected with 400 i.u. of PMSG (Foligón Intervet S.A., Salamanca, Spain). Sixty days after artificial insemination, pregnancy was diagnosed by ultrasound (Toshiba Sonolayer, Barcelona, Spain, Mod. Sad-32B, 5.0 MHz), and the ewes were distributed randomly in a factorial design. Factors were breed (MN or LC) and week of pregnancy (weeks 8, 6, 4 and 2 prior to lambing, and at lambing itself). At lambing, data from three MN and one LC sheep were excluded because of a mistaken pregnancy diagnosis. Three days after lambing, eight animals, four per breed, were slaughtered in order to study the weight of digestive content.

Experimental diet consisted of chopped alfalfa hay, supplemented with 0.3 kg/d of concentrate. The concentrate contained (g/kg fresh-weight basis) cracked barley (736), soya bean meal (223), limestone (21), calcium phosphate (7), sodium chloride (6.5) and a vitamin and mineral supplement (6.5) (Table 1). Chopped hay (average particle length of 2.5 cm) was offered *ad libitum* (fixed at 115% of previous day's consumption) and distributed twice a day at 09.00 h and 17.00 h. The concentrate was offered in meal form once a day at 09.00 h.

Table 1. Chemical composition (g/kg dry matter (DM)) of the forage and concentrate used

	Alfalfa hay	Concentrate†
DM (g/kg)	845	905
Ash	101	64
Crude protein	174	189
Neutral-detergent fibre	497	163
Acid-detergent fibre	385	ND‡
Acid-detergent lignin	86	ND
Ether extract	ND	22

†Composition of vitamin and mineral supplement (6.5 g/kg) containing per kg (fresh-weight basis): retinol 0.3 g, cholecalciferol 0.0075 g, alfa-tocopherol 5 g, Cu 2.5 g, Mn 10 g, Zn 10 g, Fe 10 g, I 0.1 g, Co 0.02 g, Se 0.08 g, Ca 136 g, P 153 g, Mg 59 g.

‡ND: not determined

Sheep were permanently housed for the last 10 weeks of pregnancy. To allow individual measurements, ewes were kept individually and tethered by a collar to restrict each animal to one feedbunk, at weeks 8, 6, 4, 2 before lambing and at lambing. During the remaining weeks, ewes were randomly assigned in groups of five in four pens, two per breed. The pen was bedded with a mixture of fresh and soiled chopped straw, to avoid consumption. Fresh water was always freely available.

2.2 Measurements

Voluntary feed intake and apparent digestibilities were measured individually at weeks 8, 6, 4, 2 before lambing and during lambing week, while rate of passage was measured at weeks 8 and 2 before lambing. When kept in groups of 5 animals, DM intake was also recorded for the group. In both cases, DM intake was measured for five consecutive days each week. During lambing week, DM intake was measured no less than three days per animal. Food and orts were weighed and samples taken daily and composited over 5 days, from Monday to Friday. Samples were dried in a forced air oven at 65°C for 48 h, ground through a 1-mm screen and stored until analysis. Faecal samples were obtained by means of faecal bags that were fitted to the animal with a harness. Faeces were collected during 5 days, from Tuesday to Saturday. Bags were emptied at least twice a day and faecal samples taken daily, weighed (200 g/d fresh-weight basis), composited over 5 days and stored at -18°C until analysis. Faecal samples were also dried in a forced air oven at 65°C for 48 h and ground through a 1-mm screen prior to analysis.

To estimate rate of passage, all sheep were given one oral dose of 2 g of Cr₂O₃ in gelatine capsules at 08.00 h on the Monday of the intake and digestibility measurement week. Faecal samples were taken from faecal bags at 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 48, 56, 72, 80, 96 and 120 h postdosing, dried in a forced air oven at 103°C for 24 h and stored until chromium determination. The amount of faeces taken was always 50 g to allow accurate measurements of total faecal collection.

In order to estimate digesta flow, an internal marker was used. The concentration of uDM in feeds, orts and faeces was determined using samples composited weekly. Each sample was incubated with two replicates (3g per replicate) in the rumen of a dry dairy cow fitted with a rumen cannula and fed at maintenance level with a forage to concentrate ratio of 80:20, on a DM basis. Incubation was performed in nylon bags (50 µm pore size), which were removed after 168 h of ruminal incubation, washed for 15 min (3 cycles of 5 min) in a semi-automatic washing machine and dried at 103°C for 48 h.

Body condition score (BCS), evaluated according to Russel et al. (1969) and BW of ewes were recorded before morning feeding every 2 weeks, from week 11 prior to lambing until just after lambing. Weight of lambs was recorded after lambing. The BW of ewes was also recorded before slaughter.

Blood samples (10 ml) were collected by jugular puncture at 07.30 h before morning feeding from each pregnant ewe on days 42, 28, 14, 9, 3 before lambing, at lambing and on days 1 and 2 after lambing. Blood was collected in an evacuated tube containing EDTA-k₃. Blood samples were immediately centrifuged at 3000 x g for 25 min. Plasma was harvested and stored at -20°C until analysis.

Three days post-partum, 4 ewes per breed, chosen at random, were slaughtered 14 hours postfeeding, in order to reflect the daily maximum rumen fill (Gasa *et al.*, 1991). Animals were slaughtered according to the recommendations of the Federation of European Laboratory Animal Science Associations (1997). Digestive tracts were collected immediately after slaughter and whole tract, reticulo-rumen, omasum, abomasum, small intestine and large intestine were separated and weighed individually with their contents and without associated fat. Each organ was emptied of contents, rinsed repeatedly with water until clean, drained of excess water, and reweighed. Samples of the content of each compartment were taken after stirring and stored at -20°C until analysis. Data were used to calculate the digestive content of fresh matter (FM), DM, organic matter (OM) and acid-detergent fibre (ADF) of the different compartments. Abdominal fat, comprising omental and mesenteric fat, was also weighed and subcutaneous fat depth was measured in the lumbar region by means of two incisions, 4 cm on either side of the spinous process of the 4th lumbar vertebra.

2.3 Analyses

Dry matter was determined at 103°C for 24 h. Ash content was measured gravimetrically by igniting samples in a muffle furnace at 550°C for 4h. Crude protein (CP) was determined by Kjeldahl procedure (N x 6.25) and ether extract by the Soxhlet method (European Communities, 1984). Neutral-detergent fibre (NDF) was determined by the method of Van Soest *et al.* (1991), ADF and acid-detergent lignin (ADL) according to the method of Goering and Van Soest (1970). Chromium determination in faecal samples was made according to the method of Le Du and Penning (1982).

Commercial kits were used to determine plasma concentrations of glucose (Boehringer-Mannheim, Germany), β -hydroxybutyrate (Boehringer-Mannheim, Germany), NEFA (WAKO Chemicals, Germany) and 17β -oestradiol (Fenzia, Orion Diagnostica, Finland).

2.4 Calculations and statistical analyses

In order to estimate fractional rate of passage, faecal marker excretion curves were fitted to the multicompartmental model proposed by Dhanoa *et al.* (1985):

$$y = Ae^{-k_1 t} \exp[-(N-2)e^{-(k_2-k_1)t}]$$

where

$$A = k_1 k_2 \left\{ \prod_{i=3}^{N-1} [k_2 + (i-2)(k_2 - k_1)] \right\} / [(N-2)! (k_2 - k_1)^{N-2}],$$

N = number of compartments, k_1 and k_2 = fractional rate of passage in the compartments with the longest retention times, and t = marker postdosing time. The number of mixing compartments were limited to two as the rumen and caecum are assumed to be the main functional mixing pools of the gut (Dhanoa *et al.*, 1985). Total mean retention time (TMRT) was calculated as:

$$\text{TMRT} = 1/k_1 + 1/k_2 + \sum_{i=3}^{N-1} [1 / (k_2 + (i-2)(k_1 - k_2))], \quad k_2 > k_1$$

where the last portion of the equation represents the transit time (TT) in the tubular compartments. Curves were fitted with the NLIN procedure (Marquardt method) of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1989).

The uDM flow (g uDM per hour) was calculated in two different ways: 1) by multiplying uDM concentration consumed by DM intake and 2) by uDM excreted, dividing both by 24h.

Lamb weight, BW and BCS of ewes and data obtained after slaughter were statistically analysed using the General Linear Model procedure of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1989).

Remaining data were analysed by means of a mixed model, where the fixed factors were breed and week and the animal was considered as a random effect, using the PROC MIXED procedure of SAS (Littell *et al.*, 1996). The model was:

$$y_{ijkl} = \mu + A_i + B_j + T_k + (B*T)_{jk} + e_{ijkl}$$

where y_{ijkl} = dependent variable, μ = overall mean, A = animal effect, B = breed effect, T = time effect (day effect in the case of blood parameters, week effect in the remaining parameters) and e_{ijkl} = residual error.

3. Results

3.1 Dry matter intake, apparent digestibility and performance

No breed x week of pregnancy interaction was detected ($P > 0.05$) in any variable reported in Table 2. There were no differences between MN and LC sheep in average DM intake, when this was expressed as g of DM per animal and day, but differences were revealed ($P < 0.01$) when voluntary feed intake was expressed as g of DM per kg of metabolic body weight ($BW^{0.75}$) or as digestible DM per kg $BW^{0.75}$, voluntary feed intake being higher in LC than in MN sheep (Table 2). As pregnancy advanced, the voluntary intake decreased ($P < 0.001$; Figure 1) in both breeds. This decline was slight until the last week of pregnancy when DM intake fell to an amount proportionally 0.87 of the previous weeks.

Table 2. Voluntary intake, apparent digestibilities and performance of Manchega (MN) and Lacaune (LC) ewes in late pregnancy †

	Breed		SEM	Significance‡		
	MN	LC		B	T	BxT
<i>Voluntary intake:</i>						
Dry matter (DM), g / day	2108	2227	69.2	NS	***	NS
DM, g / kg $BW^{0.75}$	80	88	2.0	**	***	NS
Digestible DM, g / kg $BW^{0.75}$	49	54	1.3	**	***	NS
<i>Apparent digestibility , g / kg DM:</i>						
Dry matter	607	614	6.4	NS	***	NS
Organic matter	643	652	6.4	NS	***	NS
Neutral-detergent fibre	509	521	12.1	NS	***	NS
Crude Protein	712	720	4.9	NS	**	NS
<i>Performance:</i>						
Lamb weight (kg)	5.2	4.5	0.25	NS	ND	ND
BW change (kg)	4.8	5.1	1.01	NS	ND	ND
BCS change	0.14	0.11	0.07	NS	ND	ND

† Data corresponding to individual measurements

‡ B = breed effect; T = time effect

Apparent DM, OM, NDF and CP digestibilities were no different between breeds (Table 2; $P > 0.05$). A significant decrease ($P < 0.01$) in all these parameters was observed with advancing pregnancy. Eight weeks before lambing the average DM, OM, NDF and CP

digestibilities were 647 ± 6.8 , 681 ± 6.7 , 562 ± 12.3 and 732 ± 6.3 g per kg of DM, and fell to 576 ± 10.9 , 614 ± 10.7 , 453 ± 19.7 and 689 ± 10.8 , at lambing (data not shown).

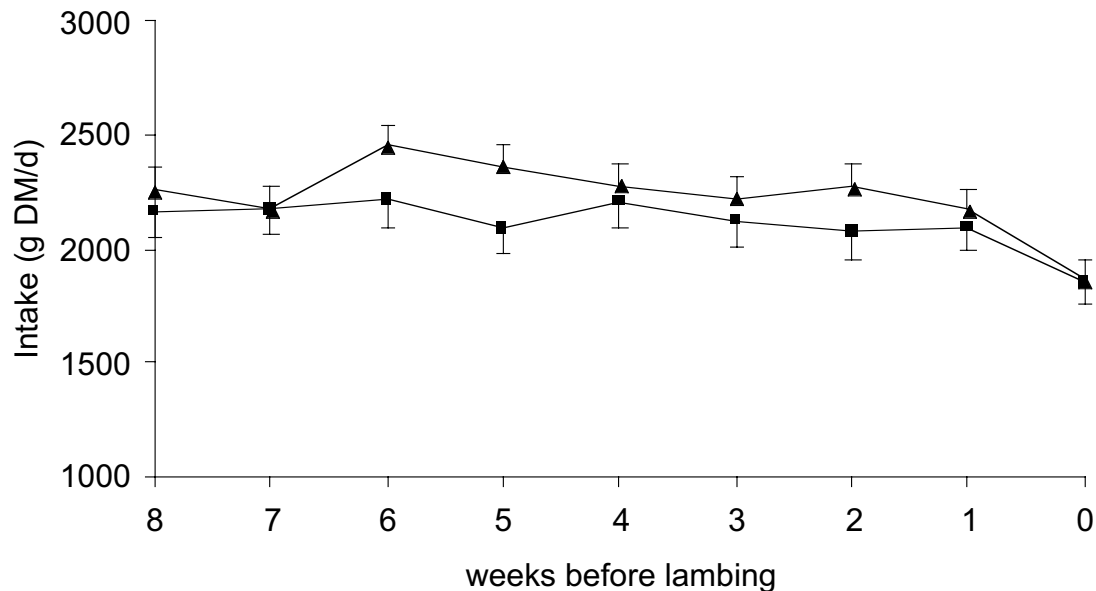


Figure 1. Dry matter intake (g DM/d) in Manchega (■) and Lacaune (▲) ewes in late pregnancy

The change of BW and BCS from week 11 before lambing to the day after lambing was not different ($P>0.05$) between LC and MN ewes (Table 2). Breed did not affect lamb birthweight, although MN lambs tended ($P = 0.09$) to weigh more than LC lambs.

3.2 Digesta kinetics

Breed did not affect ($P>0.05$) the fractional rates of passage (k_1 , k_2), TT, TMRT and the flows of uDM either consumed or excreted, while advancing pregnancy affected k_1 ($P<0.01$), TMRT ($P<0.05$) and consumed uDM flow ($P<0.001$) (Table 3). There was an increase in k_1 (from 0.058 to 0.066 per h; averages across breeds) and a decrease in TMRT (from 29.6 to 26.8 h; averages across breeds) between weeks 8 and 2 before lambing. Moreover late pregnancy was associated with an increase in digesta flow of uDM consumed (from 25 to 30 g uDM/h, averages across breeds).

Table 3. Rates of passage (k_1 and k_2), transit time (TT), total mean retention time (TMRT) and undegradable DM (uDM) flow of Manchega and Lacaune ewes in weeks 8 and 2 before lambing.

	Manchega		Lacaune		SEM	Significance†		
	Week 8	Week 2	Week 8	Week 2		B	T	BxT
k_1 , per h	0.056	0.067	0.061	0.065	0.0046	NS	**	NS
k_2 , per h	0.598	0.484	0.514	0.448	0.0489	NS	NS	NS
TT, h	9.8	8.8	8.8	8.7	0.52	NS	NS	NS
TMRT, h	30.4	26.7	27.8	26.9	1.64	NS	*	NS
<i>Flow of uDM, g uDM/h:</i>								
Consumed	24	30	26	30	1.34	NS	***	NS
Excreted	19	20	20	20	1.1	NS	NS	NS

† B = breed effect; T = time effect

3.3 Digestive content

The post-partum digestive content of the reticulo-rumen, omasum, abomasum, and small and large intestine of MN and LC ewes are shown in Table 4. There were no differences ($P>0.05$) between LC and MN in FM, DM and OM content in any of the gastrointestinal tract compartments. The ADF content in reticulo-rumen and large intestine was also not different ($P>0.05$) between the animals of these two breeds. Moreover the amounts of abdominal and lumbar subcutaneous dept fat in both breeds were the same (Table 4; $P > 0.05$).

Table 4. Digestive content expressed as g/kg empty body weight in fresh matter, dry matter, organic matter and acid detergent fibre, and abdominal (kg) and lumbar subcutaneous fat (mm) of Manchega and Lacaune ewes after lambing.

	Manchega	Lacaune	SEM	Significance
<i>Whole digestive tract</i>				
Fresh Matter	177.1	177.4	15.12	NS
Dry Matter	28.4	29.4	2.12	NS
Organic Matter	25.1	25.4	1.90	NS
<i>Reticulo-rumen</i>				
Fresh Matter	122.7	125.9	11.28	NS
Dry Matter	20.7	21.5	1.71	NS
Organic Matter	18.5	19.0	1.56	NS
Acid Detergent Fibre	10.4	9.5	0.91	NS
<i>Omasum</i>				
Fresh Matter	4.8	4.1	0.80	NS
Dry Matter	0.9	0.8	0.17	NS
Organic Matter	0.8	0.7	0.15	NS
<i>Abomasum</i>				
Fresh Matter	6.0	7.0	1.40	NS
Dry Matter	0.7	0.9	0.15	NS
Organic Matter	0.6	0.8	0.14	NS
<i>Small intestine</i>				
Fresh Matter	14.0	13.6	1.09	NS
Dry Matter	1.4	1.6	0.14	NS
Organic Matter	1.2	1.3	0.13	NS
<i>Large intestine</i>				
Fresh Matter	29.7	26.7	2.76	NS
Dry Matter	4.6	4.4	0.48	NS
Organic Matter	3.9	3.6	0.43	NS
Acid Detergent Fibre	2.1	1.8	0.27	NS
<i>Depot fat</i>				
Abdominal fat	4.9	5.0	0.46	NS
Lumbar subcutaneous fat	21.5	19.0	2.58	NS

3.4 Blood parameters

There were no differences ($P > 0.05$; Table 5) between LC and MN sheep in plasma concentrations of blood parameters measured during late pregnancy, but they were affected by time ($P < 0.001$; Table 5). However, on lambing day glucose, NEFA and 17β -oestradiol concentration were higher ($P < 0.01$) in MN than in LC ewes (Figure 2a, 2b and 3), although there were no differences in β -hydroxybutyrate concentration between breeds during the whole period studied (Figure 2c).

Table 5. Plasma glucose concentration (mg/l), non-esterified fatty acids (NEFA) concentration (mmol/l) and β -hydroxybutyrate concentration (mmol/l) of Manchega (MN) and Lacaune (LC) ewes during pregnancy

	Breed			Significance†		
	MN	LC	SEM	B	T	BxT
Glucose, mg/l	777.09	709.43	34.341	NS	***	NS
NEFA, mmol/l	0.271	0.261	0.0302	NS	***	NS
β -Hydroxybutyrate, mmol/l	0.358	0.340	0.0267	NS	***	NS

† B = breed effect; T = time effect

The initial average plasma concentration of glucose was 585 mg/l. This value was maintained the last six weeks of pregnancy but rose ($P < 0.001$) on lambing day to 1468 and 1909 mg/l for LC and MN, respectively. After lambing, glucose concentration fell again to the previous values (Figure 2a). In the case of NEFA, the mean value was 0.076 mmol/l at the beginning, increased with advancing pregnancy, peaked on lambing day, with different values ($P < 0.01$) for LC and MN (0.67 and 0.89 mmol/l, respectively) and decreased after lambing (Figure 2b). In contrast with plasma concentrations of glucose and NEFA, β -hydroxybutyrate peaked two weeks before lambing, reaching a value twice that of the initial concentration (0.25 mmol/l), decreasing after this peak, before increasing slightly once again on lambing day (Figure 2c).

The plasma concentration of 17β -oestradiol was also near constant through late pregnancy, increasing significantly ($P < 0.001$; Figure 3) on lambing day, when the concentrations were different ($P < 0.001$) between breeds (169.6 and 366.4 pg/ml, for LC and MN, respectively) before returning to the initial values the day after lambing.

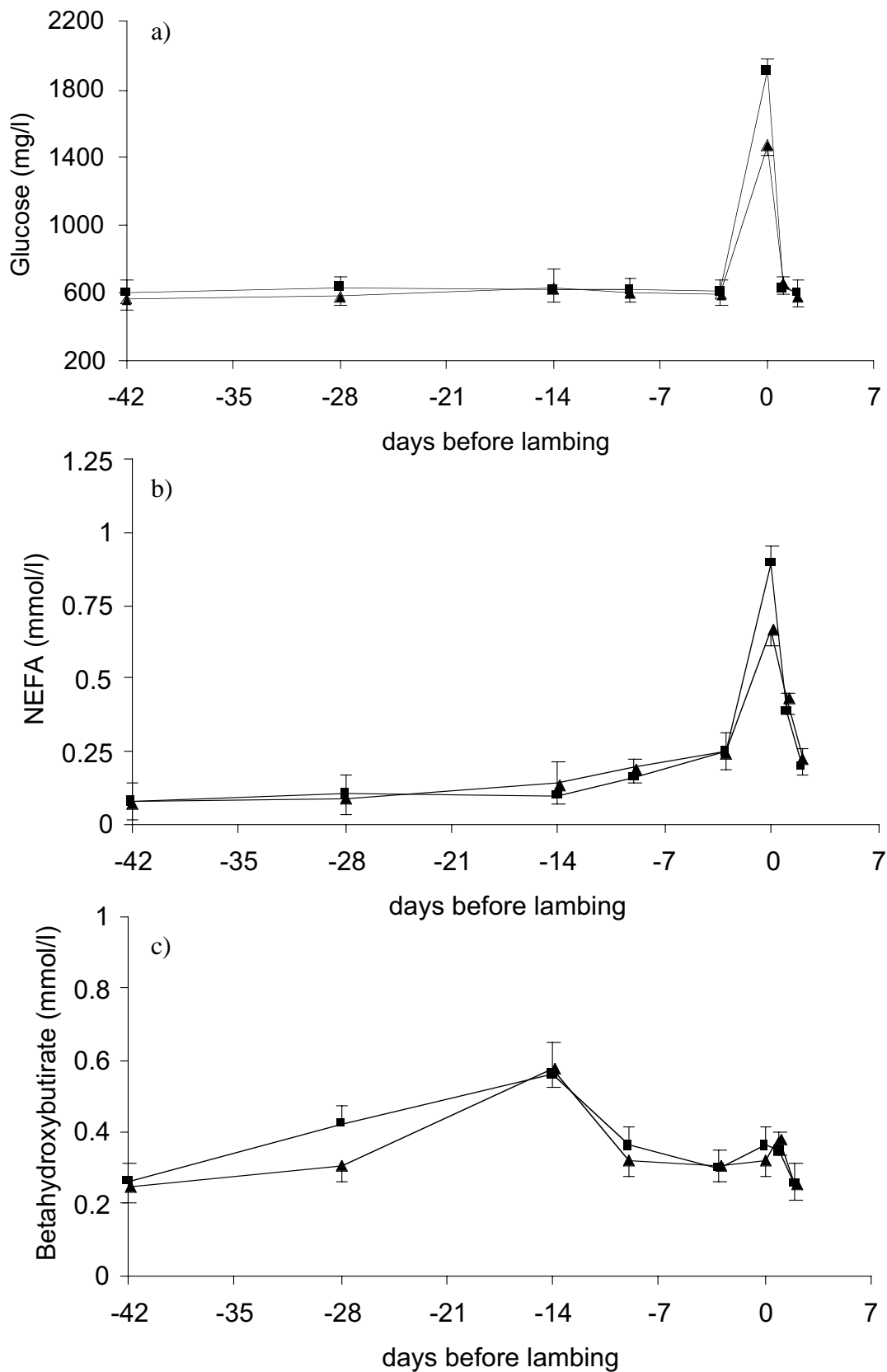


Figure 2. Blood metabolites throughout late pregnancy in Manchega (■) and Lacaune (▲) ewes: (a) glucose concentration (mg/dl); (b) non-esterified fatty acids (NEFA) concentration (mmol/l); (c) β -hidroxybutyrate concentration (mmol/l).

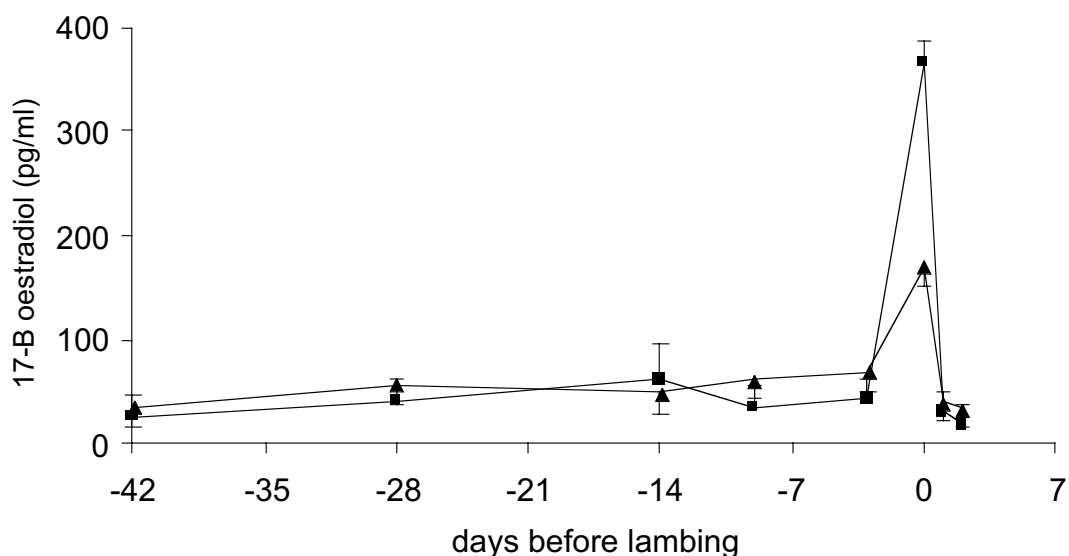


Figure 3. Plasmatic concentration (pg/ml) of 17 β -oestradiol throughout late pregnancy in Manchega (■) and Lacaune (▲) sheep.

4. Discussion

Average DM intake, across breeds, measured in late pregnancy was 31% higher than the intake predicted by Institut National Recherche Agronomique (INRA, 1988) and 46% higher than predicted by the Agricultural Food Research Council (AFRC, 1993), in agreement with results obtained by Ferret *et al.* (1998). These results suggest that current equations for intake prediction of dairy sheep during pregnancy and lactation need to be revised. Average total DM intake was 2227 and 2108 g/d, and represented 3.2% and 2.9% of initial BW; the level feeding above maintenance requirement was 1.8 and 1.6 for LC and MN sheep, respectively.

4.1 Effect of breed

Voluntary food intake of forage diets is influenced by rates of digestion, passage and reduction of particles to a size that permits escape through the reticulo-omasal orifice (Waldo *et al.*, 1972; Mertens and Ely, 1979). Digestibility can be considered as the result of competition between rates of passage and digestion (Allen and Mertens, 1988). However, in the present study, DM intake differed between breeds but total tract apparent digestibility, fractional rates of passage, TMRT and ruminal digesta flow did not.

Animal genotype and physiological state could affect consumption partly via differences in the physical capacity to ingest feed either by differences in gut size or in digesta retention times, and partly via differences in nutrient requirements (Weston, 1982). Considerable evidence exists that dietary bulk and consequent distension of the digestive tract limit intake (Van Soest, 1994) and that voluntary DM intake may be limited by distension resulting from restricted flow of digesta through the gastrointestinal tract (Allen, 1996). Nevertheless, LC and MN ewes did not differ either in digestive contents of each gastrointestinal tract compartment or flows and retention times of digesta. Also, higher fat content has been shown to be associated with a reduction in the quantity of digesta in the rumen or the alimentary tract as a whole (Cowan *et al.*, 1980). This association led to the suggestion that increasing abdominal fat physically reduces potential rumen capacity and accordingly feed intake (Weston, 1982). The abdominal fat was measured in all animals after slaughter and no differences were found between LC and MN sheep, confirming that there were no differences in the possible limiting effect of abdominal fat on rumen capacity and feed intake.

Although LC sheep consumed more digestible DM than MN sheep, the changes of BW and BCS were similar. In contrast, LC lambs tended to weigh less than MN lambs, suggesting genetic differences in the efficiency of energy utilization. Blaxter *et al.* (1966) found differences in DM intake among six British sheep, which they attributed to differences in energy use. Therefore, we hypothesize that higher digestible DM intake is to higher requirements in LC to produce more mammary glandular tissue required for the higher milk yield of these ewes. In this case, feed intake, under good dietary and environmental conditions, should be determined by the animal's genetic potential to use energy (Weston, 1982).

4.2 Effect of week of pregnancy

Advancing pregnancy caused a decrease in DM intake, although this decline was only important during the last weeks of gestation. It is generally assumed that there is a decline in food intake during late pregnancy, which starts earlier and is steeper as litter size increases (Forbes, 1995). The sharpness of the intake decline is affected by the level of energy intake in early pregnancy (Brink, 1990), type of forage (Orr and Treacher, 1990), as well as the concentrate level (Orr and Treacher, 1989). In the present study, single-bearing pregnant ewes were treated in the same way and given the same diet, and the decline in DM intake was similar between breeds. Dry matter intake declined during the last four weeks of pregnancy though in fact the decrease was only important in the week before lambing.

The decline in DM intake corresponded to an increase in fractional rate of passage and digesta flow, and a decrease in mean retention time. Graham and Williams (1962) and Forbes (1970) stated that there is an increase in the rate of passage of feed particles through the digestive tract as pregnancy progresses. Other authors also reported that advancing pregnancy was accompanied by a decrease in mean retention time, and an increase of digesta flow (Faichney and White, 1988; Weston, 1988, Faichney, 1993). Finally, Gunter *et al.* (1990) indicated that during pregnancy, an increase in passage rate occurred without affecting DM digestion. In contrast, a significant decrease in total tract apparent digestibilities associated with the decrease of digesta mean retention time was observed in the present study.

Plasma concentrations of NEFA and β -hydroxybutyrate were always below 1.0 and 0.8 mmol/l, respectively, indicating that feeding requirements were met without fat mobilization during late pregnancy (Paterson, 1963; Russel, 1984). Estimates of the energy balance were calculated according to Thériez *et al.* (1987), indicating that ewes of both breeds were in positive balance during late pregnancy. In the present study, the increase of plasma NEFA during the last two weeks of pregnancy together with the acute increase observed at lambing, might be the consequence of the decline of DM intake in this period. The decline in DM intake and increasing demands of the fetus and mammary gland for glucose did not cause a change in plasma glucose. Similar results have been observed in cows (Vazquez-Añón *et al.*, 1994; Bremmer *et al.*, 1999). Closer to parturition, plasma glucose concentration increased sharply, possibly reflecting hormonal changes around lambing day that promote gluconeogenesis and glycogenolysis (Vazquez-Añón *et al.*, 1994).

Intravenous infusion of 17β -oestradiol in amounts similar to those secreted at oestrus and in late pregnancy cause a dose-dependent decrease in food intake in castrated male sheep (Forbes, 1986). The increase of plasma 17β -oestradiol concentration, during the last few days of pregnancy observed in the present study, coincides with the sharp decrease in voluntary intake in the last week before parturition, although this decrease started before 17β -oestradiol peaked. This rapid increase of oestrogen is probably due to placental secretion. Challis (1971) reported that blood levels of unconjugated estrogens rose from 20 pg/ml a week before lambing to over 400 pg /ml on the day before lambing, a value close to that observed in the present study.

In conclusion, LC and MN sheep in late pregnancy differed in voluntary feed intake, DM intake being higher in LC than in MN sheep, but not in total tract apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content. Both breeds, during late pregnancy, fed a high

quality diet offered *ad libitum*, achieved their nutritive requirements, preparing adequately their respective lactations. Higher DM intake observed in LC sheep could be related to higher energy demand for mammary development. Advancing pregnancy caused a decrease in DM intake and apparent digestibility, and an increase in fractional rate of passage and digesta flow in both breeds.

5. References

- Agricultural and Food Research Council** 1993. *Energy and protein requirements of ruminants*. An advisory manual prepared by the AFRC Technical Committee on Responses to Nutrients. CAB International, Wallingford.
- Allen, M.S.** 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* **74**: 3063-3075.
- Allen, M.S. and Mertens, D.R.** 1988. Evaluating constraints on fiber digestion by rumen microbes. *Journal of Nutrition* **118**: 261-270.
- Blaxter, K.L., Clapperton, J.L. and Wainman F.W.** 1966. The extent of differences between six British breeds of sheep in their metabolism, feed intake and utilization, and resistance to climatic stress. *British Journal of Nutrition* **20**: 283-294.
- Bremmer, D.R., Christensen, J.O., Grummer, R.R., Rasmussen, F.E. and Wiltbank, M.C.** 1999. Effects of induced parturition and oestradiol on feed intake, liver triglyceride concentration, and plasma metabolites of transition dairy cows. *Journal of Dairy Science* **82**: 1440-1448.
- Brink, D.R.** 1990. Effects of body weight gain in early pregnancy on feed intake, gain, body condition in late pregnancy and lambs weights. *Small Ruminant Research* **3**: 421-424.
- Challis, J.R.G.** 1971. Sharp increase in free circulating oestrogens immediately before parturition in sheep. *Nature* **229**:208.
- Coffey, K.P., Paterson, J.A., Saul, C.S., Coffey, L.S., Turner, K.E. and Bowman, J.G.** 1989. The influence of pregnancy and source of supplemental protein on intake, digestive kinetics and amino acid absorption by ewes. *Journal of Animal Science* **67**: 1805-1814.
- Cowan, R.T., Robinson, J.J., McDonald, I. and Smart, R.** 1980. Effects of body fatness at lambing and diet in lactation on body tissues loss, feed intake and milk yield of ewes in early lactation. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **95**: 497-514.
- Dhanao, M.S., Siddons, R.C., France, J. and Gale, D.L.** 1985. A multicompartmental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. *British Journal of Nutrition* **53**: 663-671.
- European Communities.** 1984. Official Journal of the European Communities, L 15/28. Belgium.
- Faichney, G.J. and White, G.A.** 1988. Rates of passage of solutes, microbes and particulate matter through the gastro-intestinal tract of ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 481-492.
- Faichney, G.J.** 1993. Digesta flow. In *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism* (ed. J.M. Forbes and J. France), pp. 53-85. CAB International, Wallingford.

- Federation of European Laboratory Animal Science Associations** 1997. Recommendations for the euthanasia of experimental animals. *Laboratory Animals* **31**: 1-32.
- Ferret, A., Gasa, J., Caja, G. and Prió, P.** 1998. Voluntary dry-matter intake and digesta kinetics of twin- or single-bearing Manchega ewes given Italian ryegrass hay or alfalfa hay in late pregnancy. *Animal Science* **67**: 559-566.
- Forbes, J.M.** 1970. The voluntary food intake of pregnant and lactating ruminants: A review. *The British Veterinary Journal* **126**: 1-11.
- Forbes, J.M.** 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* (ed. L.P. Milligan, W.L. Grovum and A. Dobson), pp. 420-435. Prentice Hall, New Jersey.
- Forbes, J.M.** 1995. Reproduction and lactation. In *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*, pp. 186-203. CAB International, Wallingford.
- Gasa, J. Holtenius, K., Sutton, J.D., Dhanoa, M.S. and Nappers, D.J.** 1991. Ruminal fill and digesta kinetics in lactating Friesian cows given two levels of concentrates with two types of grass silage *ad libitum*. *British Journal of Nutrition* **66**: 381-398.
- Givens, D.I. and Moss, A.R.** 1994. Effect of breed, age and bodyweight of sheep on the measurement of apparent digestibility of dried grass. *Animal Feed Science and Technology* **46**: 155-162.
- Goering, H.K. and Van Soest., P.J.** 1970. Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures, and some applications). Agricultural Handbook No. 379. ARS, USDA, Washington.
- Graham, N.McC. and Williams, A.J.** 1962. The effects of pregnancy on the passage of food through the digestive tract of sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* **13**: 894-900.
- Gunter, S.A., Judkins M.B., Krysl L.J., Broesder J.T., Barton R.K., Rueda B.R., Hallford D.M. and Holcombe D.W.** 1990. Digesta kinetics, ruminal fermentation characteristics and serum metabolites of pregnant and lactating ewes fed chopped alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **68**: 3821-3831.
- Institut National de la Recherche Agronomique** 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA, Paris.
- Ketelaars, J.J.M.H. and Tolkamp, B.J.** 1992 Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 1. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livestock Production Science* **30**: 269-296.
- Le Du, Y.L.P. and Penning, P.D.** 1982. Animal based techniques for estimating herbage intake. In *Herbage intake handbook*. (ed. J.D. Leaver), pp. 37-75. British Grassland Institute, Hurley, Maidenhead, Berkshire.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W. and Wolfinger R.D.** 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary, NC.

- Mann, D.L., Goode, L. and Pond K.R.** 1987. Voluntary intake, gain, digestibility, rate of passage and gastrointestinal tract fill in tropical and temperate breeds of sheep. *Journal of Animal Science* **64**: 880-886.
- Mertens, D.R. and Ely, L.O.** 1979. A dynamic model of fiber digestion and passage in the ruminant for evaluating forage quality. *Journal of Animal Science* **49**: 1085-1095.
- Orr, R.J. and Treacher, T.T.** 1989. The effect of concentrate level on the intake of grass silages by ewes in late pregnancy. *Animal Production* **48**: 109-120.
- Orr, R.J. and Treacher, T.T.** 1990. The performance of ewes offered diets containing different proportions of perennial ryegrass and white clover silage in late pregnancy. *Animal Production* **51**: 143-153.
- Patterson, D.S.P.** 1963. Some observations on the estimation of non-esterified fatty acid concentrations in cow and sheep plasma. *Research Veterinary Science* **4**: 230-237.
- Ranilla, M.J., Carro, M.D., Valdés, C., Giráldez, F.J. and López, S.** 1997. A comparative study of ruminal activity in Churra and Merino sheep offered alfalfa hay. *Animal Science* **65**: 121-128.
- Russel, A.J.F.** 1984. Means of assessing the adequacy of nutrition of pregnant ewes. *Livestock Production Science* **11**: 429-436.
- Russel, A.J.F., Doney, J.M. and Gunn, R.G.** 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **72**: 451-454.
- Sánchez A.** 1994. Historia de la raza ovina Manchega. In *Ganado Ovino. Raza Manchega*. (ed. L. Gallego, A. Torres and G. Caja), pp. 11-35, Mundi-Prensa, Madrid.
- Statistical Analysis Systems Institute.** 1989. *SAS/STAT User's Guide, Version 6* Fourth Edition, Volume 2, SAS Institute Inc., Cary, NC
- Theriez, M., Bocquier, F. and Brelurut, A.** 1987. Recommendations alimentaires pour la brebis à l'entretien et en gestation. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 185-197.
- Van Soest, P.J.** 1994. Intake. In *Nutritional ecology of the ruminant* (2nd edition), pp. 337-353. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Van Soest, P.J., Robertson, J.B. and Lewis, B.A.** 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* **74**: 3583-3597.
- Vazquez-Añon, M., Bertics, S., Luck, M., Grummer, R.R. and Pinheiro J.** 1994. Peripartum liver triglyceride and plasma metabolites in dairy cows. *Journal of Dairy Science* **77**: 1521-1528.
- Waldo D.R., Smith L.W. and Cox, E.L.** 1972. Model of cellulose disappearance from the rumen. *Journal of Dairy Science* **55**: 125-129.
- Weston, R.H.** 1982. Animal factors affecting feed intake. In *Nutrition limits to Animal Production from Pasture*. (ed. J.B. Hacker), pp. 183-198. CAB Farnham Royal, Slough.

Weston, R.H. 1988. Factors limiting the intake of feed by sheep. XI The effect of pregnancy and early lactation on the digestion of a medium-quality roughage. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 659-669.

CAPÍTULO 3

Comparación de la ingestión voluntaria de alimento, digestibilidad aparente, cinética de tránsito y contenido del tracto digestivo en ovejas lecheras Manchega y Lacaune al inicio y mitad de la lactación

Comparison of voluntary feed intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content in Manchega and Lacaune dairy sheep in early and mid lactation

Abstract

Thirty two 3-year-old lactating multiparous ewes, 16 Manchega (MN) and 16 Lacaune (LC), were permanently housed during the first 12 weeks of lactation. Animals were individualized at weeks 5, 7 and 12 of lactation, in order to compare voluntary feed intake, apparent digestibility, digesta kinetics and digestive tract content. Experimental diet used was based on a mixture of maize silage and dehydrated alfalfa (10:1 fresh weight basis), offered *ad libitum*, and supplemented with 0.8 kg/d of concentrate. Milk, fat and protein yield as well as dry matter (DM) and digestible DM intake in LC ewes was higher ($P < 0.01$) than in MN ewes. Dry matter intake was constant in LC sheep with advancing lactation, while in MN sheep DM intake decreased. Throughout this period LC ewes lost 0.5 kg of body weight (BW) while MN gained 4.4 kg. Breed did not affect either apparent digestibility of DM, organic matter (OM) and neutral-detergent fibre (NDF), or fractional rates of passage, transit time (TT) and total mean retention time (TMRT). In contrast, the flow of undegradable DM (uDM) was higher ($P < 0.05$) in LC sheep than in MN sheep, and decreased as lactation progressed. The total tract digestive content was higher ($P < 0.05$) in LC than in MN sheep, particularly due to the reticulo-rumen. There were no differences between LC and MN in plasma concentrations of glucose and β -hydroxybutyrate. In contrast, the concentrations of non esterified fatty acids (NEFA) between LC and MN were different. The stage of lactation affected the plasma concentration of NEFA in both breeds, and the β -hydroxybutyrate concentration in LC. Results suggest that the scheme of selection in LC dairy sheep, initiated thirty five years ago, has increased milk yield together with the voluntary feed intake, the latter being associated with an increase in the rumen fill capacity. The higher milk yield of LC ewes can not only be attributed to differences in the higher DM intake and other factors, i.e. fat mobilization of reserves, are required to support this higher milk output.

Keywords: *intake, dairy sheep, digesta kinetics, digestibility, digestive content*

1. Introduction

In the Mediterranean sheep milk production system, lambs are usually weaned at about 4 weeks of age and ewes milked for about 5 months (Treacher, 1987). Although MN and LC are two semi-coarse-wooled dairy breeds with similar size, their milk yields are very different: 158 l and 275 l of milk for MN and LC, respectively (Pérez-Guzmán and Montoro, 1996). This difference is due to the longer genetic selection scheme for milk production in LC compared to that of MN. In the case of the MN breed, the present selection scheme, based on yield of fat-corrected milk, started in 1988 and involves 2% of total population (975,000 heads) while the LC scheme started in 1965 and includes 75% of total population (725,000 heads) (Pérez-Guzmán and Montoro, 1996). Moreover, the feeding system of MN is based on forages of poor or medium quality and crop byproducts, while LC is normally fed a forage diet of better quality. Therefore these differences in milk yield and feeding system lead us to hypothesize that differences could exist in some of the following factors: voluntary intake, apparent digestibility, rate of passage or capacity of the digestive content, considering that voluntary intake is not only affected by rates of digestion and passage but also by this last factor (Forbes, 1995).

Animals of high genetic merit for milk yield have greater intakes (Korver, 1988; Veerkamp *et al.*, 1999). Moreover, single-trait selection may result in correlated responses for traits with genetic associations and, for instance, it is known that genetic correlations between energy intake and milk yield are very high (Buttazzoni and Mao, 1989; Moore *et al.*, 1990).

Bearing this consideration in mind, an experiment was conducted with lactating ewes during early and mid lactation to compare, under the same feeding conditions, DM intake, total tract apparent digestibility, rate of passage and digestive tract contents in MN and LC dairy sheep with the aim of explaining possible differences between both breeds in voluntary feed intake. In addition, blood metabolites were determined in order to evaluate the differences in their nutritional status.

2. Materials and Methods

2.1 *Animals, diets and housing*

Thirty two 3-year old lactating multiparous ewes, 16 per breed, were used (average live weight of 76.2 ± 2.5 and 74.1 ± 2.6 kg, for MN and LC, respectively). The experiment was divided into three periods corresponding to weeks 5, 7 and 12 of lactation. Twenty-four of the

ewes, 12 per breed, each rearing one lamb, were randomly chosen for use during the first five weeks of lactation. After weaning, eight of these ewes, four per breed, were slaughtered and replaced with the remaining eight from the initial group, also weaned at the end of week 5. The reconstituted group of twenty-four ewes, were then used until week 12 of lactation. During this last period, ewes were milked twice daily. At the end of the milking period another eight ewes, 4 per breed, were slaughtered. The aim of these slaughterings was to study the weight of digestive tract content.

Animals were chosen from a flock of the Experimental Research Station of the Universitat Autònoma de Barcelona, and distributed randomly in a factorial design. Factors were breed and week of lactation. The sheep were permanently housed for the whole experimental period. To allow individual measurements, ewes were separated and tethered for 7 days by a collar to restrict each animal to one feedbunk, at week 5, during the rearing period, and at weeks 7 and 12 of lactation, during the milking period. During the remaining weeks, ewes were kept in groups of four in six pens, three per breed. The pen was bedded with a mixture of fresh and soiled chopped straw, to avoid consumption. Fresh water was always freely available.

Table 1. Chemical composition (g/kg dry matter (DM)) of the forages and concentrate used

	Maize silage	Alfalfa dehydrated	Concentrate†
DM (g/kg)	295	919	895
Ash	65	140	94
Crude protein	87	176	206
Neutral-detergent fibre	498	447	152
Acid-detergent fibre	265	315	59
Acid-detergent lignin	38	69	ND‡
Ether extract	ND	ND	15

†Composition of vitamin and mineral supplement (2 g/kg) containing per kg of fresh matter: retinol 1.5 g, cholecalciferol 0.025 g, alfa-tocopherol 5 g, Mn 35 g, Zn 25 g, Fe 15 g, I 1 g, Co 0.25 g, Mg 7.5 g.

‡ND: not determined

Experimental diet was based on a 10 to 1 (as offered) mixture of maize silage and pelleted dehydrated alfalfa, offered *ad libitum* (fixed at 115% of previous day's consumption), plus 0.8

kg/d of concentrate (Table 1). The concentrate contained (g/kg fresh-weight basis) cracked barley (322), maize (337), soya bean meal (284), limestone (20), calcium phosphate (25), sodium chloride (10) and a vitamin and mineral supplement (2). The mixture of maize silage and dehydrated alfalfa was distributed twice a day at 09.00 h and 18.00 h. The concentrate was offered in meal form twice a day at 08.30 h and 17.30 h.

2.2 Measurements

Voluntary feed intake, total tract apparent digestibility and digesta kinetics were individually measured at weeks 5, 7 and 12 of lactation. When kept in groups of 4 animals, DM intake was also recorded for the group. Dry matter intake was individually measured five consecutive days each week. Food and orts were weighed and samples were taken daily and composited over 5 days, from Monday to Friday. Samples were dried in a forced air oven at 65°C for 48 h, ground through a 1-mm screen and stored until analysis. Faecal collection was obtained by means of faecal bags that were fitted to animals by harnesses. Faeces were collected during 5 days, from Tuesday to Saturday. Bags were emptied at least twice a day and samples taken daily, weighed (200 g/d fresh-weight basis), composited over 5 days and stored at -18°C until analysis. Faecal samples were also dried in a forced air oven at 65°C for 48 h and ground through a 1-mm screen prior to analysis.

To estimate rate of passage, all sheep were given one oral dose of 2 g of Cr₂O₃ in gelatine capsules at 08.00 h the Monday of the week when both intake and digestibility were measured. Faecal samples were taken from faecal bags at 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 48, 56, 72, 80, 96 and 120 h postdosing, dried in a forced air oven at 103°C for 24 h and stored until chromium determination. The amount of faeces taken was always 50 g so as not to disturb the total faecal collection measurement.

In order to estimate digesta flow, an internal marker was used. The concentration of uDM in feeds, orts and faeces was determined using samples composited weekly. Each sample was incubated with two replicates (3g per replicate) in the rumen of a dry dairy cow fitted with a rumen cannula and fed at maintenance level with a 80:20 forage to concentrate diet, on a DM basis. Incubation was performed in nylon bags (50 µm pore size), which were removed after 168 h of incubation, washed for 15 min (3 times, 5 min) in a semi-automatic washing machine and dried at 103°C for 48 h.

Body condition score (BCS), evaluated according to Russel *et al.* (1969), and BW were recorded before morning feeding every 2 weeks. The BW was also recorded before

slaughter. During the rearing period, the first five weeks of lactation, milk yield was estimated once a week according to the oxytocin method proposed by Doney *et al.* (1979). During the milking period ewes were milked twice daily at 08.30 and 17.30 h. Milk yield was measured once a week, morning and afternoon, from week 1 to 12 of lactation, and individual milk samples were taken at milking for fat, protein and casein analysis. One-hundred ml samples were taken in the morning, while the afternoon samples were proportionally adjusted according to the milk yield. Milk yield was standardized using the equation proposed by Bocquier *et al.* (1993), that corrects the milk yield by means of fat and protein content.

Blood samples (10 ml) were collected by jugular puncture at 07.30 h before morning feeding from each lactating ewe, every two weeks from the first week of lactation. Blood was collected in an evacuated tube containing EDTA-k₃. Blood samples were immediately centrifuged at 3000 x g for 25 min. Plasma was harvested and stored at -20°C until analysis.

Five days after weaning, 4 ewes per breed, chosen at random, were slaughtered 14 hours postfeeding, in order to reflect the daily maximum rumen fill (Gasa *et al.*, 1991). The same process was repeated after week 12 of lactation. Animals were slaughtered according to the recommendations of the Federation of European Laboratory Animal Science Associations (1997). Digestive tracts were collected immediately after slaughter and whole tract, reticulorumen, omasum, abomasum, small intestine and large intestine were separated and weighed individually with their contents and without associated fat. Each organ was emptied of contents, rinsed repeatedly with water until clean, drained of excess water, and reweighed. Samples of the content of each compartment were taken after stirring and stored at -20°C until analysis. Data were used to calculate the digestive content of fresh matter (FM), DM and OM of the different compartments, and acid-detergent fibre (ADF) of the reticulo-rumen and large intestine. Abdominal fat, comprising omental and mesenteric fat, was also weighed and subcutaneous fat depth was measured in the lumbar region by means of two incisions, 4 cm on either side of the spinous process of the 4th lumbar vertebra.

2.3 Analyses

Dry matter was determined at 103°C for 24 h. Ash content was measured gravimetrically by igniting samples in a muffle furnace at 550°C for 4h. Crude protein (CP) was determined by Kjeldahl procedure ($N \times 6.25$) and ether extract by the Soxhlet method (European Communities, 1984). Neutral-detergent fibre was determined by the method of Van Soest *et al.* (1991), acid-detergent fibre (ADF) and acid-detergent lignin (ADL) according to the method of Goering and Van Soest (1970). Chromium determination in faecal samples was

made according to the method of Le Du and Penning (1982). Fat, protein and casein content of milk samples was predicted by near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) analysis. Previously, NIRS equipment was calibrated and validated according to official methods of reference from IDF-ISO-AOAC reviewed by Tuinstra-Lauwaars *et al.* (1985).

Commercial kits were used to determine plasma concentrations of glucose (Boehringer-Mannheim, Germany), β -hydroxybutyrate (Boehringer-Mannheim, Germany), and NEFA (WAKO Chemicals, Germany).

2.4 Calculations and statistical analyses

In order to estimate fractional rate of passage, faecal marker excretion curves were fitted to the multicompartmental model proposed by Dhanoa *et al.* (1985) :

$$y = Ae^{-k_1 t} \exp[-(N-2)e^{-(k_2-k_1)t}]$$

where

$$A = k_1 k_2 \left\{ \prod_{i=3}^{N-1} [k_2 + (i-2)(k_2 - k_1)] \right\} / [(N-2)! (k_2 - k_1)^{N-2}],$$

N = number of compartments, k_1 and k_2 = fractional rate of passage in the compartments with the longest retention times, and t = marker postdosing time. The number of mixing compartments were limited to two as the rumen and caecum are assumed to be the main functional mixing pools of the gut (Dhanoa *et al.*, 1985). Total mean retention time (TMRT) was calculated as:

$$TMRT = 1/k_1 + 1/k_2 + \sum_{i=3}^{N-1} [1 / (k_2 + (i-2)(k_1 - k_2))], \quad k_2 > k_1$$

where the last portion of the equation represents the TT in the tubular compartments. For curve fitting the NLIN procedure (Marquardt method) of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1989) was used.

Body weight, BCS and data obtained after slaughters were statistically analysed using the General Linear Model procedure of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1989).

Remaining data were analysed by means of a mixed model, where the fixed factors were breed and week of lactation and the animal was considered as a random effect, using the PROC MIXED procedure of SAS (Littell *et al.*, 1996). The model was:

$$y_{ijkl} = \mu + A_i + B_j + T_k + (B^*T)_{jk} + e_{ijkl}$$

where y_{ijkl} = dependent variable, μ = overall mean, A = animal effect, B = breed effect, T =

time or week effect and e_{ijkl} = residual error.

3. Results

3.1 Voluntary intake and apparent digestibility

Dry matter intake was higher in LC than in MN sheep ($P < 0.01$; Table 2). A breed x week interaction was observed in voluntary DM intake, being practically constant in LC sheep advancing lactation, while decreasing in MN sheep. The differences in DM intake were not only observed when the intake was measured individually at weeks 5, 7 and 12 of lactation, but also when the ewes were kept in groups (Figure 1).

Table 2. Voluntary dry matter intake and total tract apparent digestibilities of Manchega and Lacaune ewes during lactation †.

	Breed		SEM	Significance‡		
	Manchega	Lacaune		B	T	BxT
<i>Voluntary intake:</i>						
Dry matter (DM) (g / day)	2509	2898	85.6	**	**	*
DM (g / kg BW ^{0.75})	96	115	3.2	***	*	**
Digestible DM (g / kg BW ^{0.75})	62	73	2.0	***	*	***
<i>Apparent digestibility (g / kg DM):</i>						
Dry matter	651	637	5.9	NS	***	NS
Organic matter	673	661	5.9	NS	***	NS
Neutral Detergent Fibre	463	456	10.4	NS	**	NS
Crude Protein	655	626	6.6	**	NS	NS

† Data corresponding to individual measurements

‡ B = breed effect; T = time effect

Apparent DM, OM and NDF digestibility were not affected by breed ($P > 0.05$; Table 2). Total tract apparent DM, OM and NDF digestibility were affected by week of lactation ($P < 0.01$; Table 2). From week 5 to week 12, the average across breeds of DM, OM, NDF and CP digestibility increased from 633 ± 5.1 , 655 ± 4.9 , 450 ± 9.6 and 640 ± 5.6 g per kg of DM to 663 ± 5.5 , 685 ± 5.3 , 486 ± 10.5 and 647 ± 6.0 , respectively (data not shown). Average digestible DM intake was higher ($P < 0.001$, Table 2) in LC than in MN sheep, and was affected by week ($P < 0.05$). While it increased in LC sheep (from 71 ± 2.2 to 77 ± 2.2 g/kg BW^{0.75}), it

decreased in MN sheep (from 65 ± 2.2 to 61 ± 2.3 g/kg BW^{0.75}), as lactation advanced (data not shown).

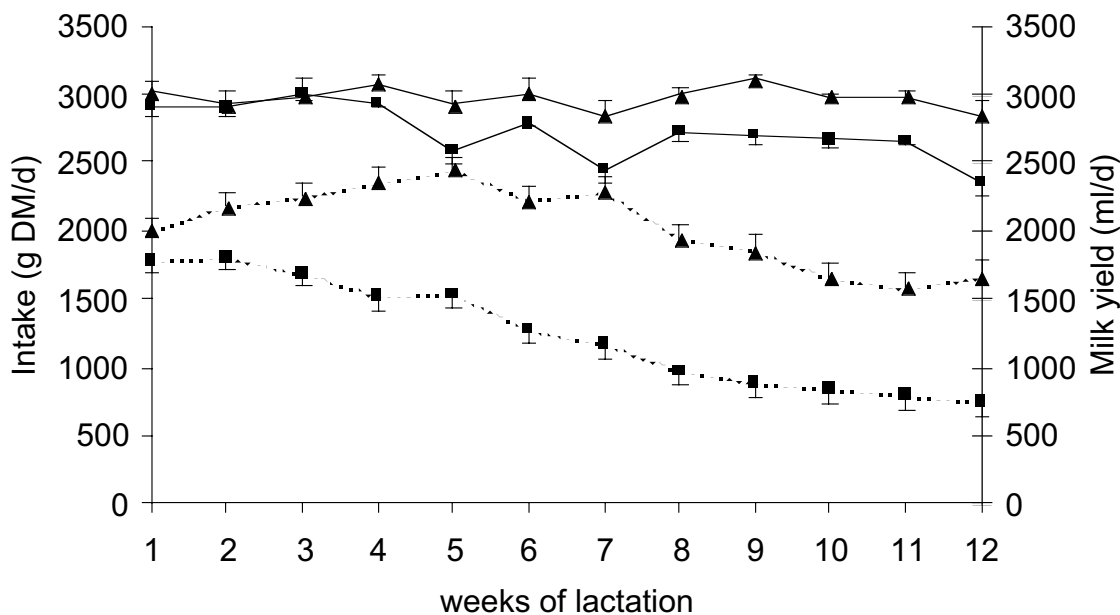


Figure 1. Dry matter intake (g DM/d; continuous line) and milk yield (ml/d; discontinuous line) in Manchega (■) and Lacaune (▲) ewes during early and mid lactation.

3.2 Animal performance

Milk yield was higher ($P < 0.001$) in LC than in MN sheep (Table 3). Milk yield peaked (Figure 1) at week 5 of lactation in LC, and at week 2 of lactation in MN sheep (2448 vs 1806 ml/d, for LC and MN, respectively), the persistency in lactation being similar in both breeds from week 5 to week 12. Milk composition was different ($P < 0.01$) between breeds, CP and casein content being higher in MN, while fat content tended to be different ($P = 0.09$), and it also was higher in MN sheep. Nevertheless, when the slice option of the mixed procedure of SAS was performed, fat content was different ($P < 0.05$) from week 9 of lactation. Protein and fat yield was higher ($P < 0.001$) in LC than in MN sheep. The standardized milk yield was also higher ($P < 0.001$, Table 3) in LC than in MN sheep.

Body weight changes were different in both breeds ($P < 0.001$; Table 4). During the twelve weeks of lactation, LC ewes maintained BW, with a slight loss of weight of 0.5 kg, while MN ewes gained 4.4 kg BW, although breed x time interaction was not detected. In contrast, no differences were detected in BCS changes ($P > 0.05$; Table 4). Average BCS across breeds were 2.8 and 3.1 at the beginning and at the end of the period studied.

Table 3. Milk yield and milk composition of Manchega and Lacaune ewes during lactation.

	Breed		SEM	Significance†		
	Manchega	Lacaune		B	T	BxT
<i>Milk yield:</i>						
Milk yield, ml/d	1253	2036	68.7	***	***	***
Fat yield, g/d	91	146	6.8	***	***	NS
Protein yield, g/d	68	106	3.6	***	***	**
Standard milk yield ,ml/d‡	1207	1948	74.3	***	***	NS
<i>Milk composition:</i>						
Fat content, g/kg	77.0	70.9	2.46	NS	***	*
Protein content, g/kg	58.2	52.1	0.75	***	***	**
Casein content, g/kg	43.2	39.9	0.87	**	***	***

† B = breed effect; T = time effect

‡ Milk yield standardized according to Bocquier et al. (1993)

Table 4. Body weight (BW) changes and body condition score (BCS) changes of Manchega and Lacaune ewes during lactation.

	Manchega	Lacaune	SEM	Significance
BW changes, kg	4.4	-0.5	2.58	***
BCS changes	0.22	0.08	0.08	NS

3.3 Digesta kinetics

Breed did not affect ($P > 0.05$, Table 5) either fractional rates of passage (k_1 and k_2), or TT and TMRT, but k_1 and TMRT changed as lactation advanced. Average slow fractional rate of passage (k_1) across breeds increased ($P < 0.01$) from 0.059 to 0.065, between weeks 5 and 7, and then fell ($P < 0.05$) to 0.054 in week 12. Mean TMRT was 26.62 h in week 5 and increased to 29.74 in week 12 of lactation. Flow of uDM, either consumed or excreted, was higher ($P < 0.05$) in LC sheep than in MN sheep, and decreased ($P < 0.001$) in both breeds as lactation advanced.

Table 5. Rates of passage (k_1 , k_2), transit time (TT), total mean retention time (TMRT) and undegradable DM (uDM) flow of Manchega and Lacaune ewes in weeks 5, 7 and 12 of lactation.

	Manchega			Lacaune			SEM	Significance†		
	5	7	12	5	7	12		B	T	BxT
K_1 , per h	0.054	0.059	0.053	0.065	0.072	0.054	0.0053	NS	**	NS
K_2 , per h	0.878	0.763	0.762	0.872	0.798	0.751	0.1162	NS	NS	NS
TT, h	7.6	8.1	7.8	7.2	9.0	7.7	0.71	NS	NS	NS
TMRT, h	28.5	27.7	29.0	24.8	26.0	30.5	1.82	NS	*	NS
<i>Flow of uDM,</i>										
<i>g uDM/h</i>										
Consumed	17	15	14	19	17	18	0.8	**	***	NS
Excreted	15	14	12	17	16	14	0.6	*	***	NS

† B = breed effect; T = time effect

3.4 Digestive content

The total tract digestive content of FM and DM was higher (Table 5; $P < 0.05$) in LC than in MN sheep, in weeks 5 and 12. LC sheep also had a higher ($P < 0.05$) content of OM, although at week 5 there was only a tendency ($P = 0.06$). The digestive compartments most affected by breed were the reticulo-rumen, in both periods studied, and the small intestine in week 12 and the large intestine in week 5. Moreover, in week 12, the FM and DM content in the large intestine of LC sheep tended ($P = 0.09$) to be greater than in MN sheep. The abdominal fat content was not different between breeds ($P > 0.05$), but lumbar subcutaneous fat of MN was higher ($P < 0.05$) than LC sheep in week 12.

Table 6. Digestive tract content expressed as g/kg empty body weight in fresh matter, dry matter, organic matter and acid detergent fibre, and abdominal fat (kg) and lumbar subcutaneous fat (mm) of Manchega (MN) and Lacaune (LC) ewes after weeks 5 and 12 of lactation.

	After week 5				After week 12			
	MN	LC	SEM	P	MN	LC	SEM	P
<i>Whole digestive tract</i>								
Fresh matter	205.5	273.0	16.54	*	179.8	279.0	25.58	*
Dry matter	28.3	39.7	3.33	*	27.7	44.2	4.24	*
Organic matter	24.9	34.5	2.87	NS	24.1	39.0	3.74	*
<i>Reticulo-rumen</i>								
Fresh matter	137.7	181.8	11.88	*	126.6	197.1	19.93	*
Dry matter	20.0	28.3	2.58	*	20.4	32.5	3.29	*
Organic matter	18.0	25.3	2.36	NS	18.3	29.4	2.96	*
Acid-detergent fibre	6.5	9.2	0.85	NS	6.5	7.6	1.99	NS
<i>Omasum</i>								
Fresh matter	4.7	5.2	0.39	NS	4.3	4.5	0.67	NS
Dry matter	0.8	1.0	0.06	NS	0.9	0.9	0.16	NS
Organic matter	0.7	0.8	0.05	NS	0.8	0.8	0.14	NS
<i>Abomasum</i>								
Fresh matter	6.5	9.6	1.31	NS	4.8	10.7	1.57	*
Dry matter	0.7	1.4	0.43	NS	0.8	2.1	0.43	NS
Organic matter	0.6	0.7	0.11	NS	0.6	1.4	0.27	NS
<i>Small intestine</i>								
Fresh matter	20.8	28.6	2.71	NS	15.9	24.7	2.11	*
Dry matter	2.1	2.8	0.29	NS	1.8	2.7	0.23	*
Organic matter	1.8	2.3	0.26	NS	1.5	2.3	0.22	*
<i>Large intestine</i>								
Fresh matter	35.8	47.8	3.41	*	28.2	42.0	4.90	NS
Dry matter	4.6	6.3	0.45	*	3.9	6.0	0.75	NS
Organic matter	3.9	5.2	0.39	NS	3.3	5.1	0.66	NS
Acid-detergent fibre	1.5	2.1	0.15	*	1.3	2.0	0.25	NS
<i>Depot fat</i>								
Abdominal fat	5.0	4.4	0.67	NS	6.9	4.4	1.04	NS
Lumbar subcutaneous fat	14.6	10.2	2.58	NS	19.0	6.6	3.32	*

3.5 Blood metabolites

The plasma concentration of glucose and β -hydroxybutyrate were not different between breeds ($P > 0.05$; Table 7) but they were affected by time (Figure 2 a and b). Mean NEFA concentration was higher for LC than MN ($P < 0.05$, Table 7). The week of lactation had an effect ($P < 0.001$, Table 7) in both breeds. In MN sheep, the NEFA concentration declined from the first week, reaching a final value of 0.07 mmol/L, in week 11 (Figure 2c). In contrast, the NEFA plasma concentration of LC sheep peaked at week 3 of lactation (0.51 mmol/L) and fell to a final value of 0.11 mmol/L, in week 11 (Figure 2c).

Table 7. Plasma glucose concentration (mg/l), non-esterified fatty acids (NEFA) concentration (mmol/l) and β -hydroxybutyrate concentration (mmol/l) of Manchega (MN) and Lacaune (LC) ewes during lactation.

	Breed		SEM	Significance†		
	MN	LC		B	T	BxT
Glucose, mg/l	637.11	632.79	21.092	NS	*	NS
NEFA, mmol/l	0.160	0.256	0.1813	*	***	**
β -Hydroxybutyrate, mmol/l	0.401	0.381	0.0359	NS	***	NS

† B = breed effect; T = time effect

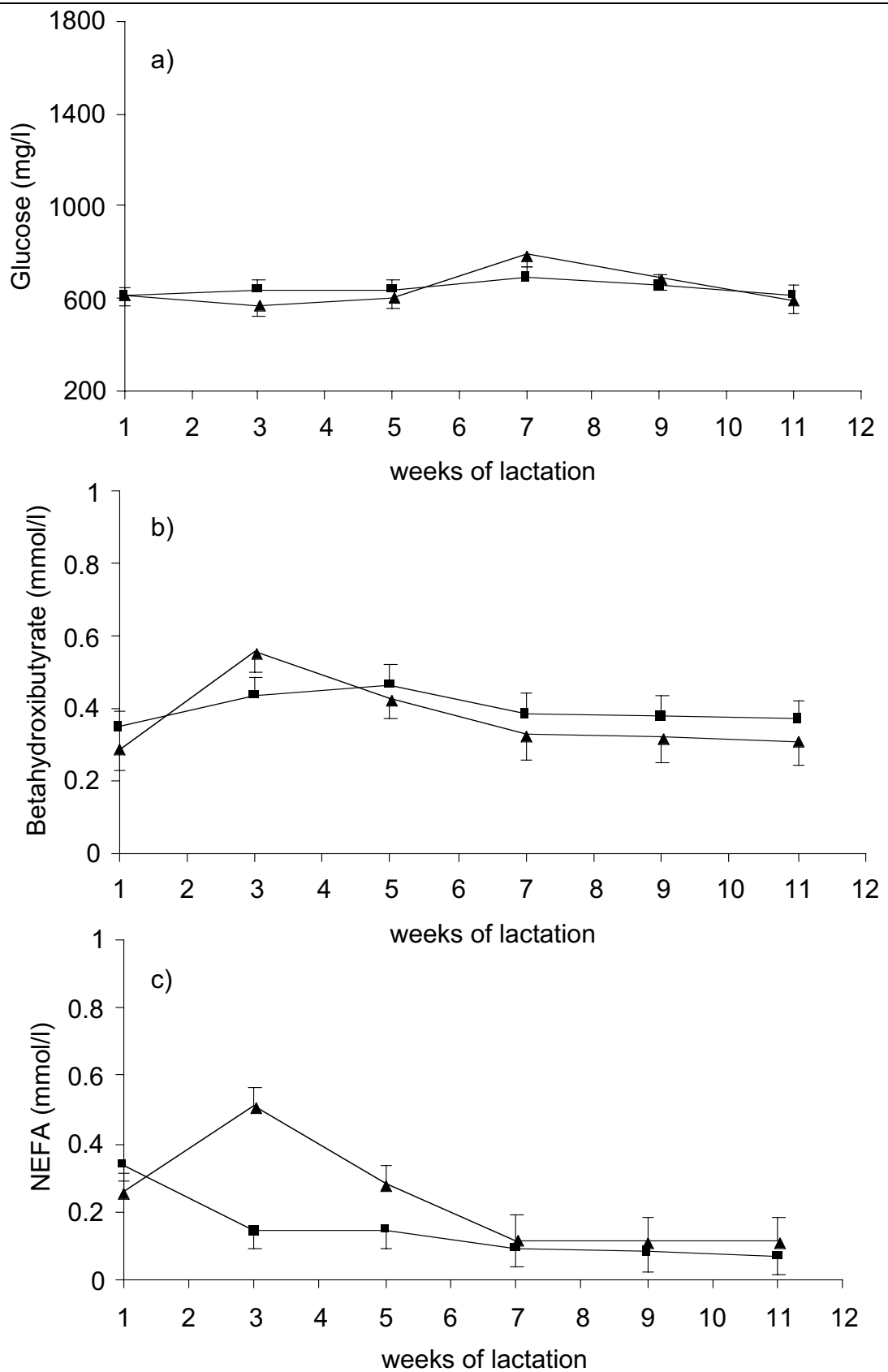


Figure 2. Blood metabolites throughout early and mid lactation in Manchega (■) and Lacaune (▲) sheep: (a) glucose concentration (mg/dL); (b) β -hydroxybutyrate concentration (mmol/L); (c) non-esterified fatty acids (NEFA) concentration (mmol/l).

4. Discussion

During lactation, average DM intake, across breeds, measured was 11% lower than predicted by INRA (1988) and 31% higher than the intake predicted by AFRC (1993). Moreover, total DM intake represented 3.9% and 3.2% of body weight, values higher than the value given by Meat and Livestock Commission (1988). The level of feeding above maintenance requirement was 3.0 and 2.6 for LC and MN, respectively.

4.1 Effect of the breed

Lacaune sheep showed, during the twelve weeks of lactation studied, a higher voluntary intake, at the same time as a higher milk production. Nevertheless, this higher feed intake did not correspond either with a lower mean retention time or with a lower apparent digestibility, as other authors have reported (Blaxter *et al.*, 1956; Faichney and Gherardi, 1986; Van Soest, 1994). It was also expected that the higher intake in LC would be associated with a higher fractional rate of passage, but this did not happen. In contrast, the flow of uDM was the only parameter of digesta kinetics affected by breed and was higher in LC than in MN sheep. Therefore, if the rate of passage was the same between breeds and the digesta flow was higher in LC sheep, the digestive content should be higher in LC sheep, which actually happened. The positive correlation between voluntary intake and the development of the digestive tract has been reported by several authors (Fell *et al.*, 1972; Rémond, 1988). This association would be explained by a higher capacity of rumen fill and/or a more rapid digesta turnover (Forbes, 1986; Van Soest, 1994). In the present study, the digestive content of whole tract was higher in LC than in MN sheep, particularly due to the reticulo-rumen. These breed differences were not observed in late pregnancy.

Several studies in dairy cows have demonstrated that food intake is highly heritable (Persaud *et al.*, 1991) and there is a close agreement among the genetic correlations reported between milk yield and intake, ranging from 0.46 to 0.65 (Veerkamp, 1998). Moreover, the correlated responses for traits with genetic associations have been shown by several authors (Buttazzoni and Mayo, 1989; Moore *et al.*, 1990). Therefore, it is possible to suggest that the scheme of selection initiated thirty five years ago in LC sheep, has allowed an increase in milk yield from 100 L to more than 260 L (Barillet, 1997), together with an increase in voluntary DM intake. We hypothesized that the increase in voluntary feed intake would be related with a higher capacity of rumen fill and a greater digesta flow, and could be considered another case of correlated responses for traits with probably genetic associations.

Nevertheless, feed intake in dairy cows is not entirely a function of milk yield, at least under *ad libitum* feeding of a complete diet (Persaud et al., 1991). In the present study, DM intake was 0.29 kg/day higher in LC ewes and it resulted in 0.76 l/day more milk than in MN ewes. This extra energy intake only accounted for 0.46 of the increase in milk energy output, so the higher milk yield of LCs ewes can not only be attributed to differences in the higher DM intake; other factors must account for this higher milk output. In this sense, it is known that intake of dairy females during lactation depends considerably on variations in body reserves, as suggested by Kaske and Groth (1997) for ewes.

4.2 Effect of stage of lactation

Stage of lactation influences feed intake of sheep (Agricultural Research Council, 1980; National Research Council (NRC), 1987; INRA 1988). Ewes increase intake as lactation progresses to the fourth or sixth week (Hadjipieris and Holmes, 1966; Bocquier *et al.*, 1987) and then declines by the seventh week of lactation because the milk yield decreases (NRC, 1987; INRA, 1988). There have been few studies of the DM intake of lactating ewes (Forbes, 1995), and most of them have been carried out with non dairy ewes. In the present experiment, LC sheep maintained DM intake during early and mid lactation, while in MN sheep DM intake was practically constant the first 4 weeks of lactation and decreased thereafter with advancing lactation. The evolution of milk yield was quite different. In LC sheep, milk yield peaked in week 5, decreasing with advancing lactation, while in MN sheep, milk yield peaked in week 2 decreasing thereafter. In the first case, the maintenance of the DM intake together with a high milk yield, allowed LC sheep not to lose more than 0.5 kg of BW and maintain BCS. Using the data on DM intake, BW changes and milk yield obtained during the experiment, estimates of energy balance were calculated according to Bocquier *et al.* (1987), indicating that ewes were in positive balance from week 4. Prior to this, the negative balance was similar in both breeds, average energy intake across breeds representing 0.94 of the energy requirements, and would explain the peak concentration of NEFA and β -hydroxybutyrate observed in week 3 of lactation in LC. In the case of MN sheep, the slighter decrease in DM intake compared to milk yield would explain the increase in BW, together with a higher depot of lumbar subcutaneous fat in week 12.

The apparent digestibility of DM, OM and NDF increased as lactation advanced, probably because of the increase in TMRT, in agreement with Blaxter *et al.* (1956). Moreover, for a given diet, digesta flow is a function of feed intake (Faichney, 1993), explaining, in the case of MN sheep, the decrease in uDM flow due to the decrease in DM intake with advancing

lactation.

In conclusion, during early and mid lactation, LC yielded more milk than MN sheep and their digestible DM intake was higher. Nevertheless, breed did not affect apparent digestibility and total mean retention time of digesta. In contrast, the flow of uDM, as well as tract digestive content, were higher in LC than in MN sheep. Results suggest that the scheme of selection in LC dairy sheep has increased milk yield together with voluntary feed intake, the latter being associated with an increase in the rumen fill capacity, although the higher milk yield of LC ewes can not only attributed to differences in the higher DM intake and other factors, i.e. fat mobilization of reserves, are required to support this higher milk output.

5. References

- Agricultural and Food Research Council** 1993. *Energy and protein requirements of ruminants*. An advisory manual prepared by the AFRC Technical Committee on Responses to Nutrients. CAB International, Wallingford.
- Agricultural Research Council** 1980. *The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock*. CAB, Slough.
- Barillet, F.** 1997. Genetics of Milk Production. In *The genetics of the sheep*. (eds. L. Piper and A. Ruvinsky), pp. 539-564. CAB International, Wallingford.
- Blaxter, K. L., Graham, N. M. and Wainman F.W.** 1956. Some observations on the digestibility of food by sheep and on related problems. *British Journal of Nutrition* **10** : 69-91.
- Bocquier, F., Theriez, M. and Brelurut A.** 1987. Recomendations alimentaires pour les brebis en lactation. *Bulletin Technique du Centre de Recherches Zootechniques et Veterinaires de Theix*, INRA **70**: 199-211.
- Bocquier, F., Barillet, F., Guillouet, P. and Jacquin, M.** 1993. Prévion de l'énergie du lait de brebis à partir de différents résultats d'analyses: proposition de lait standard pour les brebis laitières. *Annales de Zootechnie* **42**: 57-66.
- Buttazzoni, L. and Mao, I.L.** 1989. Genetic parameters of estimated net energy efficiencies for milk production, maintenance and body weight change in dairy cows. *Journal of Dairy Science* **72**: 671-677.
- Dhanao, M.S., Siddons, R.C., France, J. and Gale, D.L.** 1985. A multicompartmental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. *British Journal of Nutrition* **53**: 663-671.
- Doney, J.M., Peart, J.N., Smith, W.F. and Louda, F.** 1979. A consideration of the techniques for estimation of milk yield by suckled sheep and a comparison of estimated obtained by two methods in relation to the effect of breed, level of production and stage of lactation. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **92**: 123-132.
- European Communities.** 1984. Official Journal of the European Communities, L 15/28. Belgium.
- Faichney, G.J.** 1993. Digesta flow. In *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism*. (eds. J.M. Forbes and J. France), pp. 53-85. CAB International, Wallingford.
- Faichney, G. J. and Gherardi, S. G.** 1986. Relationships between organic-matter digestibility dry-matter intake and solute mean retention times in sheep given a ground and pelleted diet. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **106**: 219-222.
- Federation of European Laboratory Animal Science Associations.** 1997. Recommendations for the euthanasia of experimental animals. *Laboratory Animals* **31**: 1-32.
- Fell, B. F., Campbell, R. M., Mackie, W. S. and Weekes, T. E. C.** 1972. Changes

associated with pregnancy and lactation in some extra-reproductive organs of the ewe. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **79**: 397-407.

Forbes, J. M. 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In *Control of digestion and Metabolism in Ruminants* (eds. L.P. Milligan, W.L. Grovum and A. Dobson), pp. 420-435. Prentice Hall, New Jersey.

Forbes, J. M. 1995. Reproduction and lactation. In *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*, pp. 186-203. CAB International, Wallingford.

Gasa, J., Holtenius, K., Sutton, J.D., Dhanoa, M.S. and Nappers, D.J. 1991. Ruminant fill and digesta kinetics in lactating Friesian cows given two levels of concentrates with two types of grass silage ad libitum. *British Journal of Nutrition* **66**: 381-398.

Goering, H.K. and Van Soest., P.J. 1970. Forage fiber analyses (apparatus, reagents, procedures, and some applications). Agricultural Handbook No. 379. ARS, USDA, Washington, DC.

Hadjipieris, G. and Holmes, W. 1966. Studies on feed intake and feed utilisation by sheep. 1. The voluntary feed intake of dry, pregnant and lactating ewes. *Journal of Agricultural Science* **66**: 217-223.

Institut National de la Recherche Agronomique 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA, Paris.

Kaske, M. and Groth, A. 1997. Changes in factors affecting the rate of digesta passage during pregnancy and lactation in sheep fed on hay. *Reproduction, Nutrition and Development* **37**: 573-588.

Korver, S. 1988. Genetic aspects of feed intake and feed efficiency in dairy cattle: A review. *Livestock Production Science* **20**: 1-13.

Le Du, Y.L.P. and Penning, P.D. 1982. Animal based techniques for estimating herbage intake. In *Herbage intake handbook*. (ed. J.D. Leaver), pp. 37-75. British Grassland Institute, Hurley, Maidenhead, Berkshire.

Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W. and Wolfinger R.D. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary, NC.

Meat and Livestock Commission, 1988. *Feeding the ewe*, 3rd edition, MLC, Milton, Keynes.

Moore, R.K., Kennedy, B.W., Schaeffer, L.R. and Moxley, J.E. 1990. Parameter estimates for feed intake production in first lactation using milk recording data. *Journal of Dairy Science* **73**: 826-834.

National Research Council 1987. Predicting feed intake of food-producing animals. National Academy Press, Washington, D.C.

Pérez-Guzmán, M.D. and Montoro, V. 1996. Base animal en el ovino de producción de leche. In *Zootecnia. Bases de Producción Animal*. 8. (ed. C. Buxadé), pp. 215-226. Mundi-Prensa, Madrid.

- Persaud, P., Simm, G. and Hill, W. G.** 1991. Genetic and phenotypic parameters for yield, food intake and efficiency of dairy cows fed *ad libitum*. 1. Estimates for total lactation measures and their relationship with live-weight traits. *Animal Production* **52**: 445-450.
- Rémond, B.** 1988. Evolution du poids du contenu du réticulo-rumen chez les vaches laitières au cours des deux premiers mois de la lactation. *Reproduction, Nutrition and Development* **28**: 109-110.
- Russel, A.J.F., Doney, J.M. and Gunn, R.G.** 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **72**: 451-454.
- Statistical Analysis Systems Institute.** 1989. SAS/STAT User's Guide, Version 6 Fourth Edition, Volume 2, SAS Institute Inc., Cary, NC
- Treacher T.T.** 1987. Milk. In *New techniques in sheep production*. (ed. I. Fayez M. Marai and J.B. Owen), pp. 25-33, Butterworths, London.
- Tuinstra-Lauwaars, M., Hopkin, E. and Boelsma, S.** 1985. Inventory of IDF/ISO/AOAC adopted method of analysis for milk and milk products: 1985 update. *IDF Bulletin* **193**:1-24.
- Van Soest, P. J.** 1994. Intake. In *Nutritional Ecology of the Ruminant*, Second Edition, pp. 337-353. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Van Soest, P.J., Robertson, J.B. and Lewis, B.A.** 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* **74**: 3583-3597.
- Veerkamp, R.F.** 1998. Selection for economic efficiency of dairy cattle using information on live weight and feed intake: A review. *Journal of Dairy Science* **81**: 1109-1119.
- Veerkamp, R.F., Hompson, R., Meuwissen, T.H.E. and Pool, M.H.** 1999. Multi-trait covariance functions to model between-animal variation in the dynamic relationship between feed intake and milk yield during lactation. In: *Regulation of feed intake*. (eds. D. van der Heide, E.A. Huisman, E. Kanis, J.W.M. Osse and M.W.A. Verstegen), pp. 69-74, CABI Publishing, Wallingford.

CAPÍTULO 4

Aproximación matemática para estimar los parámetros de la cinética de tránsito digestivo y comparación entre los ritmos de paso y pooles ruminales utilizando marcadores y pruebas de sacrificio en ovejas lecheras

A mathematical approach for estimating rumen kinetic parameters and comparison between estimated outflow rates and ruminal pools using markers and slaughter trials in dairy sheep

Abstract

Six mathematical models were compared in order to select the most satisfactory model for describing the marker mean retention time (MRT) in the gastrointestinal tract (GIT) of sixteen pregnant and thirty-two lactating Manchega and Lacaune dairy sheep. Experimental diets were alfalfa hay fed *ad libitum* plus 0.3 kg/d of concentrate during pregnancy and a mixture of maize silage and dehydrated alfalfa fed *ad libitum*, plus 0.8 kg/d of concentrate during lactation. Faecal chromium and cobalt concentration curves were fitted with a multicompartamental model (M1), two two-compartment age-independent models with exponential distributed residences times (M2 and M3), and three two-compartment models with increasing order of gamma age dependency (M4, M5 and M6). The models M1, M5 and M6 proved to be the best fits for describing digesta kinetics in the GIT of pregnant and lactating ewes. Eight lactating ewes were slaughtered at week 5 and eight more at week 12 of lactation. Prior to slaughtering, two external markers were administered in order to estimate rates of passage of the reticulo-rumen and large intestine. Outflow rates estimated from faecal chromium excretion did not represent marker kinetics in the gut compartments obtained from slaughter data, but the prediction improved when the marker was Co-EDTA. Correlation coefficients between DM intake and ruminal content were 0.85, 0.76 and 0.76, for fresh matter (FM), dry matter (DM) and undegradable DM (uDM), respectively. Undegradable DM ruminal pool estimated as flow of uDM (g/h) divided by the fractional rate of passage obtained using Cr_2O_3 did not accurately predict the ruminal content of FM, DM and uDM. However, the correlations were statistically significant when fresh and dry matter ruminal content were compared with ruminal pool estimated by means of intake uDM flow.

Keywords: *Digesta flow, Markers, Outflow rates, Ruminal pool.*

Keywords: *Digesta flow, Markers, Outflow rates, Ruminal pool.*

1. Introduction

Digestion and absorption of nutrients in ruminants is the result of a chemical process brought about by the activity of digestive and microbial enzymes and a physical process related to the of accessibility and the mean time of exposure of food to this activity. At the same time, the proportion of consumed nutrients that becomes available is the result of the competition between digestion and passage. Thus, apparent extent of digestion depends on the time that food spends in the alimentary tract (Mertens, 1993). A knowledge of digesta flow through the gastro-intestinal tract, and of the factors that affect it, is important because of its role in the process of digestion and absorption (Faichney, 1993).

Digesta flow, considered in terms of flow rate, refers to the volume or mass of digesta passing a point in the GIT per unit time (Faichney, 1993). Measurement of digesta flow requires some degree of surgical modification of the animal. Although a continuous record of digesta flow can be obtained by implanting an electromagnetic flow probe (Dardillat, 1987; Poncet and Ivan, 1984), cannulation of the GIT is required so that samples can be taken for analysis. Nevertheless, cannulation disrupted normal digesta flow (Wenham and Wyburn, 1980) and gastro-duodenal electrical activity (Poncet and Ivan, 1984). In order to avoid these drawbacks, the use of an alternative approach, involving markers and mathematical models has been proposed, that has the potential for a more adequate description of the process, though it also has the potential for errors in interpretation if the requirements of the approach are not met or the assumptions involved are not understood (Ellis *et al.*, 1984). In any case, the main question is always whether the estimates obtained through the markers are a good expression of the real parameters.

Faecal marker concentration curves for ruminants are calculated by taking grab or bulked samples of faeces at different set times, following the single oral or intraruminal dose of an indigestible and non-absorbable digesta flow marker (Dhanoa *et al.*, 1989). Compartmental analyses of marker excretion are frequently used to estimate passage and retention times of digesta in the GIT (Blaxter *et al.*, 1956; Matis, 1972; Grovum and Williams, 1973; Ellis *et al.*, 1979; Pond *et al.*, 1988). Blaxter *et al.* (1956) proposed a two-compartment model for the passage of particles through the GIT of the ruminants. The model is based on linear kinetics since the transfer rate coefficients are assumed constant over time. Grovum and Williams (1973), taking this model as a basis, proposed the use of a model with two exponential terms and a time delay to represent the process. Other methods incorporated gamma age dependency into non-linear models (Matis, 1972) for computer fitting of one compartment

model (Ellis *et al.*, 1979) or two compartment models (Pond *et al.*, 1988). Finally, Dhanoa *et al.* (1985) suggested a multicompartmental model, which assumes first-order kinetics and includes both a single-exponential term and a double-exponential term for describing the faecal outflow rate.

The aim of the present study was to take a mathematical approach to select the best modelling method to estimate MRT from external marker excretion curves in pregnant and lactating dairy sheep. Moreover, we were interested in the comparison between outflow rates and ruminal pools estimated using markers and slaughter trials in order to ascertain whether the estimates obtained through the markers are a good expression of the real parameters.

2. Materials and Methods

2.1 *Mathematical approach of the best modelling method to estimate residence times*

2.1.1 *Marker excretion data*

Data from previous experiments were used as a source of marker excretion curves. Complete details of animals, diets and sample collection procedures were provided previously (chapters 2 and 3 of this thesis). In brief, sixteen 3-year old single-bearing pregnant ewes, 7 Manchega and 9 Lacaune (average live weight 71.6 kg±2.0) and thirty two 3-year old lactating multiparous ewes, 16 per breed, were used (average live weight 75.2±2.5 kg). Experimental diet used during pregnancy was based on chopped alfalfa hay offered *ad libitum* and supplemented with 0.3 kg/d of concentrate. During lactation, experimental diet used was based on a mixture of maize silage and pelleted dehydrated alfalfa, in a ratio of 10:1 (on a fresh matter basis), offered *ad libitum*, plus 0.8 kg/d of concentrate.

To estimate rate of passage, all sheep were orally given one dose of 2 g of Cr₂O₃ in gelatine capsules at 08.00 h on the Monday of weeks 8 and 2 before lambing and 5, 7 and 12 of lactation. Moreover, a single dose of an aqueous solution of 1 g Co-EDTA in 46 ml of distilled water, was administered to eight ewes, 4 per breed, at weeks 5 and 12 of lactation. Faecal samples were taken at 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 48, 56, 72, 80, 96 and 120 h postdosing to draw the faecal marker excretion curves. Faecal samples were dried in a forced air oven at 103°C for 24 h and stored until chromium and cobalt determination by atomic absorption spectrophotometry (Perkin-Elmer 2100, Germany), in accordance with Le Du and Penning

(1982). The amount of faeces taken was always 50 g.

2.1.2 Calculations

Faecal excretion curves for chromium and cobalt were fitted to different models:

1) The multicompartmental model (M1) proposed by Dhanoa *et al.* (1985) :

$$y = Ae^{-k_1 t} \exp[-(N-2)e^{-(k_2-k_1)t}]$$

where

$$A = k_1 k_2 \left\{ \prod_{i=3}^{N-1} [k_2 + (i-2)(k_2 - k_1)] \right\} / [(N-2)! (k_2 - k_1)^{N-2}],$$

N = number of compartments, k_1 and k_2 = fractional rate of passage in the compartments with the longest retention times, and t = marker postdosing time. The number of mixing compartments was limited to 2. Total mean retention time (TMRT) was calculated as:

$$TMRT = 1/k_1 + 1/k_2 + \sum_{i=3}^{N-1} [1 / (k_2 + (i-2)(k_1 - k_2))], \quad k_2 > k_1$$

where the last portion of the equation represents the transit time (TT) in the tubular compartments.

2) The two-compartment double-exponential, with no age dependency model (M2) as described by Grovum and Williams (1973):

$$y = A[e^{-k_1(t-TT)} - e^{-k_2(t-TT)}]$$

where:

y = marker concentration; A = scale parameter ; k_1 = rumen passage rate; k_2 = caecum and proximal colon passage rate; t = sampling time postdosing; TT = transit time. The TMRT in the digestive tract was calculated as:

$$TMRT = 1/k_1 + 1/k_2 + TT$$

3) The series of two-compartment models with either no age dependency (M3) or increasing order of gamma age dependency (M4, M5 and M6) in the fast compartment (GnG1, $n = 2$ to $n = 4$) as described by Pond *et al.* (1988):

$$y = A[\delta^n e^{-k_1(t-TT)} - e^{-\lambda(t-TT)} \sum_{i=1}^n \delta^i (\lambda(t-TT))^{n-i} / (n-i)!]$$

where:

A = initial marker concentration (in the slow compartment); $\delta = \lambda / (\lambda - k_1)$; n = level of gamma age dependency; k_1 = passage rate for the age-independent compartment (passage rate out of the rumen or slow compartment); λ = passage rate for the fast compartment; t = time after

dose of marker; TT = time between the marker dosification and the first faecal marker appearance. The TMRT was calculated as: $TMRT = 1/k + n/\lambda + TT$

As λ values for the different models can not be directly compared (Pond et al., 1988), mean retention time in the fast compartment (MRT_2) was calculated as $1/k_2$ for the M1 and M2 models, as $1/\lambda$ for the M3 model, and as n/λ for the M4 to M6 models. Mean retention time in the slow compartment (MRT_1) was obtained as the inverse of the passage of the slow compartment in all models.

For curve fitting, the NLIN procedure (Marquardt method) of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1995) was used. The SAS programs used for M3-M6 models were based on Moore *et al.* (1992). As risk of convergence to a local minimum is considerable, a grid search with wide ranging initial parameters was adopted as suggested by Quiroz *et al.* (1988).

2.1.3 Statistical analysis

The best model for the concentration curves was obtained by comparing the residual sum of squares of all the curves between the models using the non-parametric Friedman test (Gibbons y Chakraborti, 1992) and the Wilcoxon non-parametric test (proc NPARWAY; SAS, 1995). Data obtained with the different models were statistically analysed using the General Linear Model procedure of SAS (Statistical Analysis Systems Institute, 1995).

2.2 Outflow rates and ruminal pools estimated from faecal marker excretion and slaughter trials

2.2.1 Animals and diet

Sixteen 3-year old lactating multiparous ewes, 8 Manchega and 8 Lacaune were used. Outflow rates as well as digesta flow were estimated by using markers at weeks 5 and 12 of lactation, in 4 animals per breed each week. In the same animals, the following week outflow rates through reticulo-rumen and large intestine, and ruminal contents were determined, after slaughter. Experimental diet used was based on a mixture of maize silage and pelleted dehydrated alfalfa, in a ratio of 10:1 (on a fresh FM basis), offered *ad libitum*, plus 0.8 kg/d of concentrate, as described in chapter 3 of this thesis.

2.2.2 Experimental procedure

Faecal marker parameters k_1 and k_2 were obtained fitting faecal excretion curves for chromium and cobalt to the multicompartamental model proposed by Dhanoa *et al.* (1985), as described in the previous section. Digesta flow was estimated by means of the uDM consumed or excreted. The concentration of uDM in feeds, orts and faeces was determined using samples composited weekly. Each sample was incubated with two replicates (3g per replicate) in the rumen of a dry dairy cow fitted with a rumen cannula and fed at maintenance level with a forage-concentrate ratio of 80:20, on a DM basis. Incubation was performed in nylon bags (50 μm pore size), which were removed after 168 h of incubation, washed with cold tap water for 15 min (3 times, 5 min) in a semi-automatic washing machine and dried at 103°C for 48 h.

In order to obtain the outflow rates in the reticulo-rumen and large intestine, sheep were given a daily oral dose of 1.5 g of Cr_2O_3 in gelatine capsules and 3 g of an aqueous solution of 1g Co-EDTA in 46 ml of distilled water. Markers were administered in three equal portions at 08.00, 16.00 and 24.00 h for four consecutive days. On the fifth day markers were also administered at 08.00 and 16.00 h and faecal samples were taken at the same time to ascertain if the equilibrium of external markers had been achieved. Faecal samples were dried in a forced air oven at 103°C for 24 h and stored until chromium and cobalt determination by atomic absorption spectrophotometry as described before. Animals were slaughtered at night on day 5, following the recommendations of the Federation of European Laboratory Animal Science Associations (1997). The gut was removed and the content of reticulo-rumen and large intestine was weighed individually, sampled and stored at -18°C until analysis. Digesta samples were analysed for FM and DM and in the case of the rumen and large intestine samples, uDM content and chromium and cobalt were also registered according to the procedures described previously.

2.2.3 Calculations

Outflow rates from the reticulo-rumen and large intestine (K_R y K_{LI}) in the slaughter trials were estimated according to the procedures described by Faichney (1975), using the equation:

$$K = F / Q$$

where K represents the fractional outflow rate (1/h) from the compartment, F the rate of administration of markers ($\mu\text{g}/\text{h}$) and Q the amount of marker (μg) actually present in the

compartment, calculated as:

$$Q = C * A$$

where C represents the concentration of marker in the digesta at steady-state conditions ($\mu\text{g/g DM}$) and A the amount of DM (g) in the pool considered. The uDM flow (g uDM per hour) was calculated in two different ways: 1) by means of uDM intake and 2) by means of uDM excreted, dividing both by 24 h. The ruminal pool of uDM was estimated in accordance with Ellis *et al.* (1984), as flow of uDM (g/h) divided by the fractional rate of passage, where fractional rate of passage was represented by the coefficient k_1 obtained following the model of Dhanoa *et al.* (1985). Similar kinetics for Cr_2O_3 and uDM were assumed.

2.2.4 Statistical analyses

Faecal marker parameters k_1 and k_2 were compared with slaughter-derived passage rates through the rumen and large intestine respectively, using linear regression analysis (Statistical Analysis Systems Institute, 1995). In order to check if the equilibrium of external markers had been achieved prior to slaughtering, outflow rates from each faecal sample taken on day 5 of marker administration were compared using the GLM procedure of SAS (1995). Ruminal pools estimated using uDM as internal marker were compared with ruminal content of FM, DM and uDM, by means of linear regression analysis (Statistical Analysis Systems Institute, 1995).

3. Results and Discussion

3.1 Mathematical approach of the best modelling method to estimate residence times

Mean retention times (MRT_1 and MRT_2), TT and TMRT obtained with faecal chromium concentration curves fitted to the different models are shown in Table 1. In all weeks studied there were no differences ($P > 0.05$) in the least square means for MRT_1 and TMRT. This was also observed by Lallès *et al.* (1991) and Bernard *et al.* (1998) from a comparison of M1, M2 and M4 models. In contrast, MRT_2 and TT were statistically different according to the model chosen. In general, MRT_2 increased and TT decreased from M1 to M6. The models M1 and M2 provided the same values of MRT_2 and TT, except for week 2 before lambing, when MRT_2 was higher in M2 than in M1. Identical mean values obtained with the models M2 and M3, can be explained by the fact that both are a two-compartment, age-independent models with exponential distributed residence times.

Table 1. Mean retention times (MRT₁, MRT₂), transit time (TT) and total mean retention time (TMRT) estimated from different models with Cr₂O₃ as the marker.

	Models †						SEM	Significance
	M1	M2	M3	M4	M5	M6		P
<i>Week – 8</i>								
MRT ₁ , h	17.76	17.75	17.75	17.70	17.85	17.84	1.00	NS
MRT ₂ , h	1.95 ^a	2.49 ^a	2.50 ^a	3.62 ^b	4.30 ^{bc}	4.99 ^c	0.28	***
TT, h	9.22 ^a	8.97 ^a	8.97 ^a	7.63 ^b	6.89 ^{bc}	6.17 ^c	0.46	***
TMRT, h	28.92	29.20	29.20	28.95	29.01	28.98	1.23	NS
<i>Week – 2</i>								
MRT ₁ , h	15.87	15.46	15.46	15.64	15.85	15.95	0.92	NS
MRT ₂ , h	2.20 ^a	3.19 ^b	3.19 ^b	4.37 ^c	5.08 ^{cd}	5.74 ^d	0.28	***
TT, h	8.71 ^a	8.31 ^a	8.31 ^a	6.70 ^b	5.87 ^{bc}	5.15 ^c	0.38	***
TMRT, h	26.81	26.95	26.95	26.71	26.81	26.87	1.10	NS
<i>Week 5</i>								
MRT ₁ , h	18.33	18.33	18.33	18.43	18.37	18.41	0.94	NS
MRT ₂ , h	1.46 ^a	1.54 ^a	1.53 ^a	2.23 ^{ab}	3.12 ^{bc}	3.55 ^c	0.34	***
TT, h	7.44 ^a	7.72 ^a	7.72 ^a	6.83 ^a	5.77 ^b	5.32 ^b	0.33	***
TMRT, h	27.24	27.58	27.58	27.48	27.26	27.28	1.18	NS
<i>Week 7</i>								
MRT ₁ , h	16.47	16.09	16.05	16.19	16.34	16.44	1.00	NS
MRT ₂ , h	1.63 ^a	2.02 ^{ab}	2.06 ^{ab}	2.91 ^{bc}	3.60 ^{cd}	4.04 ^d	0.48	**
TT, h	8.59 ^a	8.68 ^a	8.68 ^a	7.56 ^{ab}	6.66 ^b	6.22 ^b	0.60	**
TMRT, h	26.68	26.80	26.80	26.65	26.60	26.70	1.46	NS
<i>Week 12</i>								
MRT ₁ , h	20.58	19.92	19.92	20.25	20.38	20.53	1.11	NS
MRT ₂ , h	1.75 ^a	2.30 ^{ab}	2.28 ^{ab}	3.08 ^{bc}	3.98 ^{cd}	4.41 ^d	0.41	***
TT, h	7.86 ^a	7.80 ^a	7.81 ^a	6.76 ^b	5.63 ^c	5.21 ^c	0.34	***
TMRT, h	30.15	30.01	30.01	30.09	30.00	30.15	1.39	NS

† M1: model of Dhanoa *et al.* (1985); M2: model of Grovum and Williams (1973); M3 to M6: models of Pond *et al.* (1988)

a, b, c, d, means in a row with different superscript letter differ (P<0.05)

Estimates of MRT₂ became greater, and consequently TT became smaller, with increasing

levels of gamma dependency, from M4 to M6. These results agree with those obtained by Poore *et al.* (1991) and Moore *et al.* (1992). Similar results were also obtained when the external marker used was Co-EDTA at weeks 5 and 12 of lactation (Table 2).

Table 2. Mean retention times (MRT_1 , MRT_2), transit time (TT) and total mean retention time (TMRT) estimated from different models with Co-EDTA as the marker.

	Models †						SEM	Significance
	M1	M2	M3	M4	M5	M6		P
<i>Week 5</i>								
MRT_1 , h	14.45	14.45	14.45	14.50	14.52	14.52	0.89	NS
MRT_2 , h	1.37 ^a	1.35 ^a	1.35 ^a	2.26 ^{ab}	2.79 ^b	3.21 ^b	0.45	**
TT, h	7.23 ^a	7.49 ^a	7.50 ^a	6.37 ^{ab}	5.81 ^{bc}	5.38 ^{bc}	0.58	*
TMRT, h	23.03	23.30	23.30	23.10	23.10	23.10	1.36	NS
<i>Week 12</i>								
MRT_1 , h	15.13	14.86	14.86	14.99	15.04	15.13	1.02	NS
MRT_2 , h	1.27	1.44	1.44	2.06	2.54	2.92	0.56	NS
TT, h	7.11 ^a	7.17 ^a	7.17 ^a	6.41 ^{ab}	5.86 ^b	5.45 ^b	0.42	*
TMRT, h	23.52	23.47	23.47	23.47	23.46	23.52	1.21	NS

† M1: model of Dhanoa *et al.* (1985); M2: model of Grovum and Williams (1973); M3 to M6: models of Pond *et al.* (1988)

a, b, c, d, means in a row with different superscript letter differ ($P < 0.05$)

Friedman and Wilcoxon tests on residual sums of squares of the different models applied on chromium excretion curves showed (Table 3) that the multicompartiment model (M1) of Dhanoa *et al.* (1985) and the two-compartment models with higher order of gamma age dependency (M5 and M6) gave a better fit than the remaining models, with no age dependency (M2 and M3) or lower order of gamma age dependency (M4). It was concluded that all three models were the best fits for describing digesta kinetics in the GIT of pregnant and lactating dairy ewes. Amici *et al.* (1997) using similar models to select the most satisfactory to describe digesta kinetics of solids and fluids in the GIT of buffaloes, cattle and sheep, concluded that the multicompartiment model of Dhanoa *et al.* (1985) and the highest order of gamma dependency model were the best fits to marker excretion curves. In the case of cobalt excretion curves, the Friedman and Wilcoxon tests did not allow us to select among the different models applied.

Tabla 3. Comparison between residual sum of squares of curves obtained by different models† within weeks by means of Friedman (F) and Wilcoxon (W) test.

	Week -8		Week -2		Week 5		Week 7		Week 12	
	F	W	F	W	F	W	F	W	F	W
M3 vs M4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M3 vs M5	M5	-	M5	M5	-	-	-	-	-	-
M3 vs M6	M6	-	M6	M6	M6	-	-	-	-	-
M3 vs M2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M3 vs M1	M1	-	M1	M1	-	-	-	-	-	-
M4 vs M5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M4 vs M6	M6	-	M6	-	M6	-	-	-	-	-
M4 vs M2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M4 vs M1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M5 vs M6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M5 vs M2	M5	-	M5	M5	-	-	-	-	-	-
M5 vs M1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M6 vs M2	M6	-	M6	M6	M6	-	-	-	-	-
M6 vs M1	-	-	-	-	M6	-	-	-	-	-
M2 vs M1	M1	-	M1	M1	-	-	-	-	-	-

† M1: model of Dhanoa *et al.* (1985); M2: model of Grovum and Williams (1973); M3 to M6: models of Pond *et al.* (1988)

3.2 Outflow rates and ruminal pools estimated from markers and slaughter trials

The outflow rates estimated by means of chromium or cobalt using the two samples taken on the day of slaughter did not change ($P > 0.05$) with time. From these results steady state conditions were assumed. Fractional outflow rates estimated from faecal marker excretion curves (k_1 and k_2), obtained with Cr_2O_3 and Co-EDTA, and outflow rates from the reticulo-rumen and large intestine from slaughter trials (k_R and k_{LI}) obtained with Cr_2O_3 and Co-EDTA are presented in Table 4. The relationship between the fractional rates of passage estimated from faecal marker excretion (k_1 and k_2) and from slaughter trials is shown in Table 5. Using Cr_2O_3 as an external marker, no correlations were found, whereas when Co-EDTA was used, the correlation between the outflow rate from reticulo-rumen and K_1 was significant ($r = 0.63$;

P < 0.01), the intercept and the slope not being significantly different from 0 and 1, respectively.

Table 4. Fractional outflow rates estimated from faecal marker excretion curves (k_1 and k_2), obtained with Cr_2O_3 and Co-EDTA, and outflow rates from the reticulo-rumen and large intestine from slaughter trials (k_R and k_{LI}) obtained with Cr_2O_3 , and Co-EDTA.

	Week 5		Week 12	
	Mean	SEM ¹	Mean	SEM ¹
K_1				
Cr	0.054	0.0063	0.051	0.0060
Co	0.071	0.0041	0.071	0.0052
K_2				
Cr	0.949	0.1942	0.979	0.2139
Co	0.856	0.1935	1.004	0.0702
K_R				
Cr	0.133	0.0181	0.101	0.0193
Co	0.157	0.0156	0.150	0.0211
K_{LI}				
Cr	0.163	0.0179	0.151	0.0364
Co	0.144	0.0161	0.156	0.0213

¹: SEM: standard error of the mean

Table 5. Relationship between fractional outflow rates (k_1 and k_2), obtained with Cr_2O_3 or Co-EDTA, and outflow rates from the reticulo-rumen and large intestine (k_R and k_{LI}) and between MRT in the two main mixing compartments estimated from faecal marker excretion (MRT_{12}) and from slaughter trials (MRT_{RLI}).

	Cr_2O_3				Co-EDTA			
	Intercept†	Slope †	RSD	r	Intercept†	Slope †	RSD	r
k_R-k_1	0.134 *	-0.320	0.041	0.10	-0.022	2.452	0.034	0.63
$K_{LI}-k_2$	0.133 **	0.023***	0.056	0.10	0.131 ***	0.018 ***	0.036	0.20
$\text{MRT}_{RLI}-\text{MRT}_{12}$	15.466 *	0.057 **	4.974	0.10	0.399	0.879	2.291	0.70

†: Intercept and slope different from 0 and 1 respectively.

De Vega *et al.* (1998) obtained a similar correlation working with, non-pregnant non-lactating, Rasa Aragonesa ewes, fed with alfalfa hay. In this work the equation obtained accounted for 0.33 of the variability in Y-predicted value, whereas in the present study the coefficient of determination was $R^2 = 0.40$. De Vega *et al.* (1998) affirmed that increasing values of k_R were reflected in increasing values of k_1 although generally to a lesser extent. In our case, the comparison between the parameters estimated with Cr_2O_3 and Co-EDTA used together and the outflow rates obtained in slaughter trials provided similar results, as shown in Figure 1. By contrast, k_{LI} values were always smaller than k_2 for both Cr_2O_3 and Co-EDTA (Figure 2), as was also shown in the work of De Vega *et al.* (1998). Grovum and Williams (1973) stated that the faecal k_2 may lead to large errors in the estimation of large intestine outflow rate, as confirmed by our results.

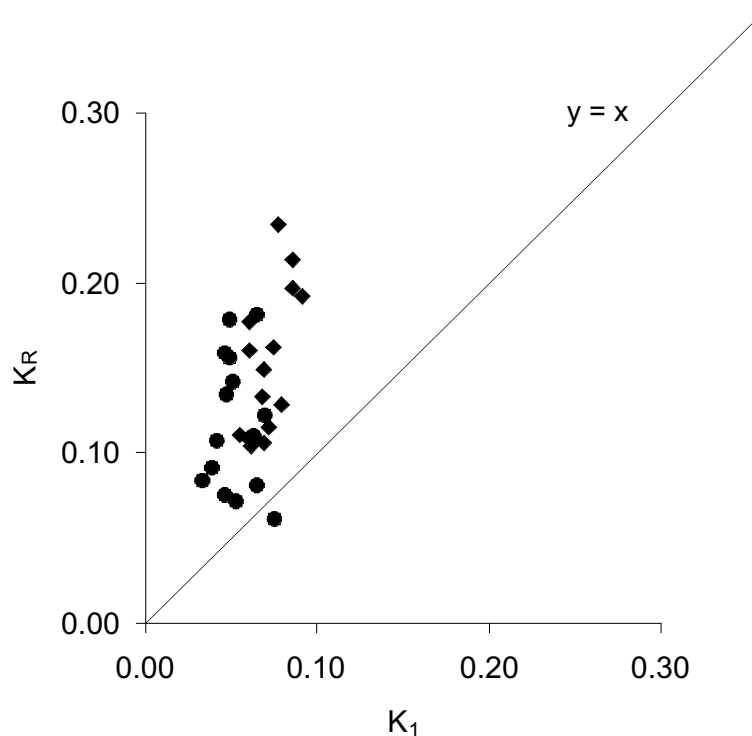


Figure 1. Relationship between fractional outflow rate from the rumen estimated from faecal marker (Cr_2O_3 : ● ; Co-EDTA: ◆) excretion curves (k_1) and from slaughter samples (k_R).

Mean retention time in the two main mixing compartments ($1/k_R + 1/K_{LI}$) was not accurately represented by faecal marker excretion parameters ($1/k_1 + 1/k_2$), when chromium oxide was used as an external marker, but a significant correlation was found ($r = 0.70$; $P < 0.01$) when parameters were estimated from Co-EDTA, obtaining an equation that did not differ from the line of equality (Table 5). When both markers were combined, MRT estimated in this way accounted for 0.12 (Figure 3) of the variability in MRT in the two main mixing compartments, whereas in the study by De Vega *et al.* (1998) working with ytterbium and Co-EDTA, the

coefficient of determination was $R^2 = 0.62$.

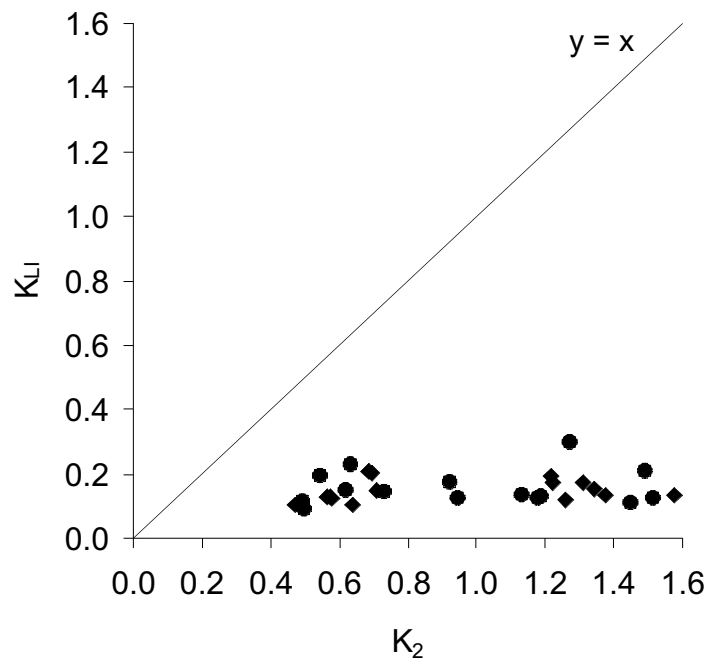


Figure 2. Relationship between fractional outflow rate from the large intestine estimated from faecal marker (Cr_2O_3 : ● ; Co-EDTA: ◆) excretion curves (k_2) and from slaughter samples (k_{LI}).

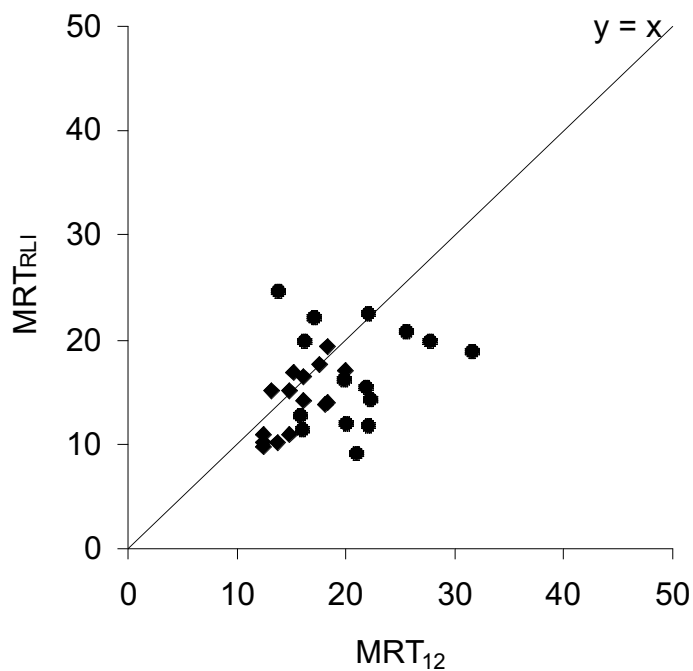


Figure 3. Relationship between mean retention time in the rumen and large intestine estimated from faecal marker (Cr_2O_3 : ● ; Co-EDTA: ◆) excretion curves (MRT_{12}) and from

slaughter samples (MRT_{RLI}).

Despite the fact that the rumen has such a large capacity, the slow rate of digestion of forage feeds means that rumen capacity can be limiting to intake (Forbes, 2000). Intake is not only affected by rate of digestion and passage but also by the capacity of the digestive tract, principally the rumen. A relationship has been found in sheep between forage intake and rumen capacity (Purser and Moir, 1966) or between level of intake and the weight of the empty reticulo-rumen (Wardrop, 1960). In the present study, the coefficients of correlation between DM intake and ruminal content after slaughtering were $r = 0.85$ (RSD = 1249; $P < 0.001$), 0.76 (RSD = 292; $P < 0.001$) and 0.76 (RSD = 85; $P < 0.001$), for FM, DM and uDM, respectively (data not shown). Taking into account these relevant correlations, relationships between the ruminal content registered after slaughtering and the ruminal pool estimated by combining uDM flow, consumed or excreted, and k_1 obtained with Dhanoa's model (Dhanoa *et al.*, 1985), were studied (Table 6), in order to ascertain the usefulness of these markers to predict ruminal content. The correlation coefficients recorded were 0.55 ($P < 0.05$), 0.49 ($P < 0.05$) and 0.41 ($P < 0.10$) for FM, DM and uDM, respectively, when the relationship was calculated with uDM intake. In contrast the correlations were lower and not significant ($P > 0.10$) when calculated with uDM excreted. In the first case, the intercepts were always different from 0 and the slopes were equal to 1, except for the relationship with the content of FM. There are two possible explanations for these poor results: a) the assumption made about the similar kinetics for Cr_2O_3 and uDM is probably inaccurate or (and) b) as chromium oxide is not associated either with solid-phase or liquid-phase of the ruminal digesta, it must be administered as mordanted fibre for the purposes of this study.

Table 6. Relationship between ruminal pool estimated by means of undegradable dry matter (uDM) consumed or excreted used as internal marker (g uDM) and the ruminal content of fresh matter, dry matter or uDM (g) in lactating ewes obtained in slaughter trials.

	Estimated ruminal pool							
	uDM intake				uDM faeces			
	Intercept†	Slope †	RSD	r	Intercept†	Slope †	RSD	r
<i>Ruminal content:</i>								
Fresh matter	6287**	12.31*	2024	0.55	7173**	11.05	2234	0.39
Dry matter	960*	2.02	397	0.49	1182**	1.57	433	0.30
<i>Undegradable</i>								
<i>dry matter</i>	334**	0.48	119	0.41	358**	0.47	124	0.32

†: Intercept and slope different from 0 and 1 respectively.

In conclusion, rates of passage estimated from faecal chromium excretion did not represent marker kinetics in the compartments of the gut obtained from slaughter data, but the prediction improved when the marker was Co-EDTA. The uDM ruminal pool estimated as flow of uDM divided by the fractional rate of passage obtained using Cr_2O_3 , did not accurately predict the ruminal content of fresh matter, dry matter and uDM. However, the correlations were statistically significant when fresh and dry matter ruminal content were compared with ruminal pool estimated by means of intake uDM flow.

4. References

- Amici, A., Bartocci, S., Terramocchia S. and Martillotti F.** 1997. Passage rate of solids and fluids in the digestive tract of buffaloes, cattle and sheep: selection of non-linear model. *Animal Science* **64**: 63-69.
- Blaxter, K.L., Graham, N., and Wainman, F.W.** 1956. Some observations on the digestibility of food sheep, and related problems. *British Journal of Nutrition* **10**: 69-91.
- Bernard, L., Chaise, J.P., Deval, E. and Poncet, C.** 1998. Validation of the main modelling methods for the estimation of marker mean retention times in the different compartments of the gastrointestinal tract in sheep. *Journal of Animal Science* **76**: 2485-2495.
- Dardillat, C.** 1987. Débit réticulo omasal instantané chez la vache. *Reproduction, Nutrition and Development* **27**: 231-232.
- De Vega, A., Gasa, J., Castrillo, C. and Guada, J.A.** 1998. Passage through the rumen and the large intestine of sheep estimated from faecal marker excretion curves and slaughter trials. *British Journal of Nutrition* **80**: 381-389.
- Dhanoa, M.S., Siddons, R.C., France, J. and Gale, D.L.** 1985. A multicompartmental model to describe marker excretion patterns in ruminant faeces. *British Journal of Nutrition* **53**: 663-671.
- Dhanoa, M.S., France, J. and Siddons, R.C.** 1989. On using a double-exponential model for describing faecal marker excretion curves. *Journal Theoretical Biology* **141**: 247-257.
- Ellis, W.C., Matis, J.H. and Lascano, C.** 1979. Quantitating ruminal turnover. *Federation Proceedings* **38**: 2702-2706.
- Ellis, W.C., Matis, J.H., Pond, C.E., Lascano, C. and Terford, J.P.** 1984. Dietary influences on flow rate and digestive capacity. In *Herbivore nutrition in subtropics and tropics* (eds. F.M.C. Gilchrist and R.I. Mackie), pp.269-293. The Science Press, Johannesburg.
- Faichney, G.J.** 1975. The use of the markers to partition digestion within the gastrointestinal tract of ruminants. In *Digestion and metabolism in the ruminant* (eds. I.W. McDonald and A.C.I. Warner), pp. 277-291. The University of New England Publishing Unit, Armidale.
- Faichney, G.J.** 1993. Digesta flow. In *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism* (eds. J.M. Forbes and J. France), pp. 53-85. CAB International, Wallingford.
- Federation of European Laboratory Animal Science Associations.** 1997. Recommendations for the euthanasia of experimental animals. *Laboratory Animals* **31**: 1-32.
- Forbes, J.M.** 2000. Physiological and metabolic aspects of feed intake control. In *Farm animal metabolism and nutrition* (ed. J.P.F. D'Mello), pp.319-333. CABI Publishing, Wallingford.
- Gibbons, J.D. and Chakraborti, S.** 1992. *Non-parametric statistical inference*. Marcel Dekker Inc., New York.

- Grovum, W. L. and Williams, V.J.** 1973. Rate of passage of digesta in sheep. 4. Passage of marker through the alimentary tract and the biological relevance of rate-constants derived from the changes in concentration of marker in faeces. *British Journal of Nutrition* **30**: 313-329.
- Lallès, J.P., Delval, E. and Poncet, C.** 1991. Mean retention time of dietary residues within the gastrointestinal tract of the young ruminant: a comparison of non-compartmental (algebraic) and compartmental (modelling) estimation methods. *Animal Feed Science and Technology* **35**: 139-159.
- Le Du, Y.L.P. and Penning, P.D.** 1982. Animal based techniques for estimating herbage intake. In *Herbage intake handbook*. (ed. J.D. Leaver), pp. 37-75. British Grassland Institute, Hurley, Maidenhead, Berkshire.
- Matis, J.H.** 1972. Gamma time dependency in Blaxter's compartment model. *Biometrics* **28**: 597-602.
- Mertens, D.R.** 1993. Rate and extent of digestion. In *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism* (eds. J.M. Forbes and J. France), pp. 13-51. CAB International, Wallingford.
- Moore, J.A., Pond, K.R., Poore, M.H. and Goodwin, T.G.** 1992. Influence of model and marker on digesta kinetic estimates for sheep. *Journal of Animal Science* **70**: 3528-3540.
- Poncet, C. and Ivan, M.** 1984. Effect of duodenal cannulation in sheep on the pattern of gastroduodenal electrical activity and digestive flow. *Reproduction, Nutrition and Development* **24**: 887-902.
- Pond, K.R., Ellis, W.C., Matis, J.H., Ferreiro, H.M. and Sutton, J.D.** 1988. Compartment models for estimating of digesta flow in cattle. *British Journal of Nutrition* **60**: 571-595.
- Poore, M.H., Moore, J.M., Eck, T.P. and Swingle, R.S.** 1991. Influence of passage model, sampling sit, and marker dosing time on passage of rare earth-labelled grain through Holstein cows. *Journal of Animal Science* **69**: 2646-2654.
- Purser, D.B. and Moir, R.J.** 1966. Rumen volume as a factor involved in individual sheep differences. *Journal of Animal Science* **25**: 509-515.
- Quiroz, R.A., Pond, K.R., Tolley, E.A. and Johnson, W.L.** 1988. Selection among non-linear models for rate of passage studies in ruminants. *Journal of Animal Science* **66**: 2977-2986.
- Statistical Analysis Systems Institute** 1995. *SAS/STAT User's guide, version 6*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Wardrop, I.D.** 1960. The post-natal growth of the visceral organs of the lamb. 2. The effect of diet on growth rate, with particular reference to the parts of the alimentary canal. *Journal of Agricultural Science* **55**: 127-132.
- Wenham, G. and Wyburn, R.S.** 1980. A radiological investigation of the effects of

cannulation on intestinal motility and digesta flow in sheep. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **95**: 539-546.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

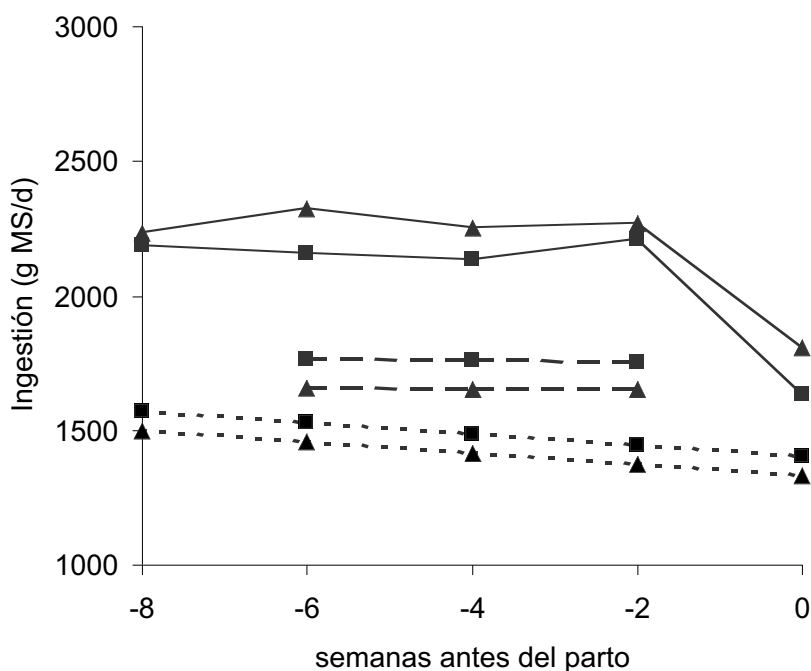
1. Comparación de la ingestión de MS consumida con los valores predichos por los sistemas de racionamiento

El consumo de materia seca (MS) en el último tercio de la gestación (Capítulo 2; Tabla 1) fue superior en un 53.7% y un 39.1% al predicho por el AFRC (1993) y en un 39.4% y un 23.2% superior al predicho por el INRA (1988), para Lacaune (LC) y Manchega (MN) respectivamente (Figura 1a), hecho similar al encontrado en otros trabajos llevados a cabo con ovejas lecheras gestantes, como el de Tralza-Marinucci *et al.* (1992), con ovejas de raza Sarda y Ferret *et al.* (1998) con ovejas de raza Manchega. En este último caso el desfase aún fue superior, ya que la ingestión media diaria durante las 11 últimas semanas de gestación, con una ración a base de heno de alfalfa *ad libitum* y 600 g/d de concentrado, fue de 92 g MS/kg peso vivo metabólico ($PV^{0.75}$), mientras que en nuestro caso se observó una ingestión media diaria de 88 y 80 g MS/kg $PV^{0.75}$, para LC y MN respectivamente. Por el contrario, Castro *et al.* (1994) trabajando con ovejas de raza Churra, de peso similar a las ovejas LC y MN de nuestro ensayo, y alimentadas con heno de alfalfa *ad libitum* y 300 g/d de concentrado como en nuestro caso, encontraron una ingestión media durante las 4 últimas semanas de gestación de 58 g MS/ kg $PV^{0.75}$, es decir, unos 26 g MS/ kg $PV^{0.75}$ menos que en nuestro trabajo.

Durante las 12 primeras semanas de lactación, la ingestión de MS (Capítulo 3: Tabla 2) fue un 37.1 y 24.3% superior al predicho por el AFRC (1993) y un 8.6 y un 13.9% inferiores a las predichas por el INRA (1988), para LC y MN respectivamente (Figura 1b). El MLC (1988) propone un valor de ingestión de MS de 2.6% del PV para raciones a base de ensilado; sin embargo, en nuestro caso supuso el 3.9% y el 3.2% del PV, en las razas LC y MN respectivamente, valores algo superiores a los descritos por Pérez-Oguez (1997), que al comparar estas mismas razas en la mitad de la lactación y siendo alimentadas con una dieta a base de ensilado de maíz, heno de alfalfa y concentrados, registró valores del 3.7 y 2.7% del PV, para LC y MN respectivamente.

El desfase entre los consumos predichos por los sistemas de racionamiento y los medidos podría deberse a que las ecuaciones de predicción de la ingestión han sido obtenidas a partir de datos de ingestión de razas de aptitud cárnica, tal como han discutido Bocquier y Caja (1993).

a) Gestación



b) Lactación

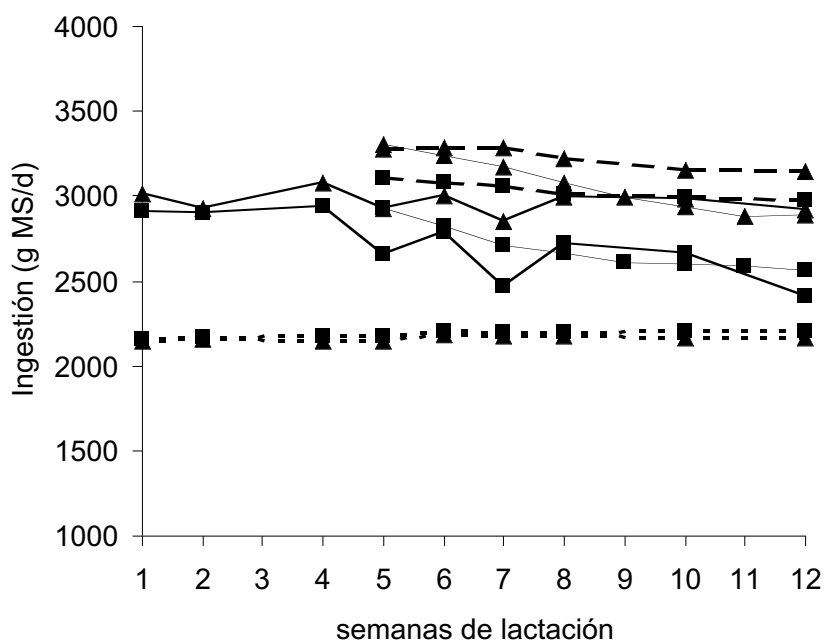


Figura 1. Evolución de la ingestión de MS medida (—), la predicha por los sistemas INRA (— — —) y AFRC (- - -) y por Caja et al. (1997) (— — —), en ovejas Lacaune (▲) y Manchega (■) al final de la gestación (a) y la lactación (b).

Se compararon las ingestiones medidas con las nuevas ecuaciones de predicción propuestas por Bocquier et al. (1997) para ovejas Lacaune y por Caja et al. (1997) para

ovejas lecheras de la cuenca mediterránea a partir de los datos obtenidos con ovejas Lacaune, Manchega y Latxa. Para ambas razas, la ingestión medida fue un 13% inferior a la predicha por Bocquier et al. (1997) y un 3% inferior a la predicha por Caja et al. (1997). Los valores obtenidos con la ecuación de Bocquier *et al.* (1997) son similares a los predichos por el INRA (1988); sin embargo, con la ecuación de Caja et al. (1997) la predicción se ajustó adecuadamente, con lo que se validan los datos de estos autores y se pone de manifiesto la relación lineal entre la capacidad de ingestión y la producción de leche para el intervalo considerado.

2. Efecto de la raza sobre la ingestión, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito digestivo y los volúmenes ruminales

La ingestión de MS fue diferente en ambas razas, tanto durante el último tercio de la gestación (Capítulo 2: Tabla 2), como durante las 12 primeras semanas de lactación (Capítulo 3: Tabla 2). Durante las 8 últimas semanas de gestación, la ingestión media, expresada como MS digestible /kg PV^{0.75}, fue un 10% superior en la LC que en la MN. A lo largo de la lactación, las diferencias entre razas casi se triplicaron, pasando de ser un 9.2%, en la semana 5ª de lactación, a un 26.2% superior en la LC que en la MN, en la semana 12ª. Estas diferencias de ingestión deberían corresponderse con diferencias en la digestibilidad aparente y/o en el ritmo fraccional de paso, según lo reportado por distintos autores (Blaxter y Graham, 1956; Faichney y Gherardi, 1986; Allen, 1996). Una ingestión mayor, en general, va acompañada por un incremento del contenido digestivo, y una disminución del tiempo de retención de la digesta, lo que provoca una disminución de la digestibilidad (Vant Soest, 1994). Sin embargo, tanto la digestibilidad aparente como las cinéticas de tránsito digestivo fueron similares en ambas razas en todo el periodo estudiado.

Estos resultados coinciden con los de Pérez-Oguez (1997) y Pérez-Oguez *et al.* (1997), que al comparar estas mismas razas en la mitad de la lactación, con una diferencia de ingestión de 0.62 kg MS/d, tampoco encontró diferencias entre LC y MN, ni en la digestibilidad de la MS (dMS) ni en la digestibilidad de la materia orgánica (dMO) y sólo una tendencia a presentar distinta digestibilidad aparente de la proteína bruta, diferencia que en nuestro caso llegó a ser significativa. Según Schneider y Flatt (1975), en la oveja, la raza tiene poco efecto sobre la digestibilidad. En la revisión de Freeman (1975) se concluye que entre animales hay poca variación en la digestibilidad, pero que la variación es mucho mayor en la capacidad de ingestión, el apetito y el nivel de producción de leche. Orskov *et al.* (1988) observaron una correlación negativa entre la digestibilidad aparente y el ritmo de paso dentro de una raza, pero dos razas con diferente capacidad de ingestión y ritmo de paso, no

necesariamente han de digerir el alimento de forma distinta. Esto sugiere la idea de que los procesos digestivos se adaptan al aumento de necesidades derivadas de un aumento de la producción de leche, mejorando la eficacia de los animales de mayor nivel de producción como se discutirá posteriormente.

En vacuno de leche, comparando las razas Jersey y Frisona danesa en lactación (Ingvarsen y Weisbjerg, 1993), la Jersey presentó una capacidad de ingestión/100 kg PV un 19% más elevada que la Frisona y el ritmo de paso un 21% superior, y sin embargo la dMO aparente fue similar en ambas razas. Estos autores encontraron una correlación positiva entre la ingestión de MS y el ritmo de paso de la digesta de 0.62, mientras que la correlación entre la ingestión de MS y la digestibilidad no fue significativa, lo que sugiere de nuevo la adaptación antes citada.

En el único parámetro de la cinética de tránsito en el que se apreciaron diferencias entre ambas razas fue en el flujo de MS indegradable (MSin) ingerida en la etapa de lactación (Capítulo 3: Tabla 5). Como era de esperar, fueron paralelas a las encontradas en la ingestión de MS y aumentaron al avanzar la lactación (11.8% en la semana 5ª y 28.6% en la semana 12ª, LC mayor que MN). En el caso del flujo de MSin excretada, siguieron la misma tendencia pero fueron de menor magnitud, debido a la disminución de la excreción.

La mayor capacidad ruminal y del tracto gastrointestinal (TGI) de la raza LC frente a la MN, observadas durante la lactación (Capítulo 3: Tabla 6), compensó la mayor ingestión voluntaria de alimento en la raza LC sin que ello se tradujese ni en diferencias de digestibilidad aparente, ni de ritmo de paso a través del TGI. El mayor desarrollo del TGI de la raza LC observado durante la lactación, se justifica por el mayor nivel de ingestión (Fell *et al.*, 1972). Unas necesidades más elevadas en esta raza llevarían a permitir un mayor llenado del rumen o un mayor *turnover* de digesta, permitiendo así una mayor ingestión (Van Soest, 1994; Forbes, 1995). En vacuno de leche, Rémond (1988) encontró que por cada kg de aumento en la ingestión de MS se produjo un incremento del contenido ruminal de 3 kg. En la raza LC, como respuesta a la selección, podría haberse disminuido la capacidad de respuesta a la estimulación de los quimiorreceptores del TGI, que provocan un retrocontrol negativo y esto permitiría un mayor grado de distensión, hasta que la suma de las señales fuera suficiente para inducir saciedad (Forbes, 1995; 1996). En la semana 5ª de lactación se observó que las diferencias significativas encontradas en el contenido del TGI se debieron sobre todo a las diferencias encontradas en los dos compartimentos de mezcla, el retículo-rumen y el intestino grueso. Sin embargo, en la semana 12ª, las diferencias del intestino grueso dejaron de ser significativas y aparecieron en el abomaso e intestino delgado. Fell *et*

al. (1972) observaron un incremento del rumen, abomaso e intestino delgado durante la lactación. Las diferencias de ingestión en la semana 5ª de lactación no fueron suficientes para que se manifestaran a nivel de abomaso e intestino delgado; sin embargo en la semana 12ª sí que pudieron hacerse patentes ya que aumentaron las diferencias de ingestión. La falta de significación a nivel de intestino grueso podría deberse al reducido número de datos existentes.

3. Efecto del estado fisiológico sobre la ingestión, la digestibilidad aparente, la cinética de tránsito digestivo y los volúmenes ruminales

La ingestión disminuyó con el estado de gestación (Capítulo 2; Figura 1), siendo más marcada en la última semana de gestación (13%), valor similar al encontrado por Castro *et al.* (1994) con ovejas Churras gestantes y con una dieta semejante a la nuestra. Este hecho coincide con la opinión generalizada de que la ingestión disminuye en las últimas semanas de gestación debido al volumen ocupado por el útero grávido y/o la grasa abdominal que limitan la capacidad ruminal, junto con el incremento de los niveles circulantes de estrógenos (Forbes, 1970; 1986), así como a otros factores como podrían ser la incomodidad y otros cambios endocrinos (corticosteroides, oxitocina, relaxina, etc). A pesar de ello, en la bibliografía puede verse que la evolución de la ingestión al final de la gestación no es uniforme (Tissier *et al.*, 1975; Foot y Russel, 1979; Faichney y White, 1988a; Coffey *et al.*, 1989; Green *et al.*, 1994; Ferret *et al.*, 1998), incluso hay trabajos en los que se obtuvo que la ingestión se mantuvo constante (Kaske y Groth, 1997) o bien disminuyó sólo 1 ó 2 días antes del parto (Stanley *et al.*, 1993; Vazquez-Añón *et al.*, 1994), trabajos que cuestionarían la opinión generalizada antes citada.

La digestibilidad aparente disminuyó en ambas razas durante el último tercio de la gestación. Inversamente, el ritmo fraccional de paso aumentó (Capítulo 2: Tablas 2 y 3). Tanto la dMS, como la dMO disminuyeron un 10% y un 9.3%, la k_1 aumentó un 6.6% y un 19.6% y el TMRT disminuyó un 3.1% y un 12%, en la LC y MN, respectivamente. La disminución de la digestibilidad aparente con el estado de gestación, coincide con los resultados encontrados en ovino por Weston (1988), Faichney y White (1988a) y Kaske y Groth (1997), así como el incremento del ritmo de paso (Graham y Williams, 1962; Faichney y White, 1988b; Weston, 1988; Kaske y Groth, 1997; Ferret *et al.*, 1998). En otros trabajos, la dMS no se vio afectada por el estado de gestación, a pesar de que sí se produjo un incremento del ritmo de paso a través del TGI, tanto en ovino (Coffey *et al.*, 1989; Gunter *et al.*, 1990), como en vacuno (Stanley *et al.*, 1993; Hanks *et al.*, 1993), lo que podría ser un reflejo de la mejora de la eficacia digestiva del animal gestante (Weston, 1988; Kaske y

Groth, 1997). En nuestro caso este comportamiento no se materializó, siendo más patente en la raza LC que en la MN, ya que el tiempo total medio de retención (TMRT) únicamente disminuyó un 3%, mientras que la digestibilidad aparente llegó al 10% de disminución.

La disminución del TMRT con el estado de gestación se debió sobretodo a la disminución del MRT del retículo rumen, ya que el tiempo de tránsito (TT) no varió significativamente con el estado de gestación y en la k_2 únicamente se observó una tendencia estadística. Estos resultados son similares a los obtenidos por Gunter *et al.* (1990). Según estos autores, la disminución del tiempo medio de retención (MRT) en el retículo-rumen puede estar ocasionada por los cambios hormonales existentes al final de la gestación. Estos cambios pueden ser el factor principal que influya en el paso de la digesta en ovejas gestantes, antes que la disminución del espacio abdominal. Se ha visto que durante la gestación se produce un aumento de la motilidad ruminal (Faichney y White, 1988b; Stafford, 1991), mejorándose el MRT ruminal. Este aumento podría ser debido a los niveles de progesterona y estradiol, ya que según Forbes (1986), ambas hormonas influyen en la motilidad del TGI.

El flujo de MSin calculado a partir de la MSin ingerida por nuestras ovejas, así como su evolución (Capítulo 2: Tabla 3), es del orden del que fue descrito en el trabajo de Ferret *et al.* (1998). En el citado trabajo, el flujo de MSin aumenta como lo hace la ingestión, coincidiendo con la idea de Faichney (1993) de que el flujo de la digesta es una función de la ingestión de alimento. En nuestro caso, al disminuir la ingestión de MS cabría esperar una disminución del flujo de MSin, pero ello no fue así, sino que aumentó un 25% y un 15%, en las razas LC y MN, respectivamente. Esto fue debido a que el contenido en MSin de la oferta aumentó de la semana -8 a la -2 (33 vs 38%). Sorprendentemente, al calcular el flujo de MSin a partir de la MSin excretada, éste se mantuvo constante durante la gestación. Esto podría deberse a que disminuyó el contenido en MSin de las heces de la semana -8 a la -2 (60 vs 55%), mientras que aumentó la cantidad de MS excretada (765 vs 875 g MS/d).

Tras el parto, la ingestión de MS se incrementó (Capítulo 3: Tabla 2) para poder satisfacer las necesidades de producción de leche. La ingestión media de MS durante la lactación fue un 30% y un 20% superior a la registrada durante el último tercio de la gestación, LC y MN respectivamente. En la raza LC, la ingestión se mantuvo constante durante las 12 semanas de lactación, mientras que en la MN disminuyó un 9.3% de la semana 5^a a la 12^a, correspondiéndose con la mayor disminución de la producción de leche que presentó la raza MN (Capítulo 3: Figura 1). Se hubiera esperado una mayor disminución de la ingestión de MS al avanzar la gestación, sobre todo en la raza MN, como se discutirá en el apartado 5 de este capítulo.

La digestibilidad aparente fue incrementándose durante las semanas de lactación estudiadas (Capítulo 3: Tabla 2). El aumento de la digestibilidad fue más marcado en la raza LC que en la MN, la dMS aumentó un 5.6% y un 3.6%, la dMO un 5.7% y un 3.8% y la dFND un 10.9 y un 5.2%, de la semana 5ª a la 12ª, LC y MN respectivamente. Se hubiera esperado la respuesta contraria debido a que en la raza LC la ingestión se mantuvo prácticamente constante (-0.5%), mientras que en la MN disminuyó (-9.2%). Este hecho se explicaría por el mayor incremento del TMRT con el estado de lactación, mucho mayor en las LC (23.1%) que en las MN (1.9%), puesto que un mayor tiempo de retención en el TGI provoca una mayor digestión de la ración (Blaxter *et al.*, 1956). El comportamiento del MRT ruminal fue similar, mientras que en la LC aumentó un 20.4%, en la MN se incrementó sólo un 1.9% ($P > 0.05$). El mayor tiempo de retención de la digesta estaría provocado por un mayor desarrollo del TGI en las ovejas de raza LC (Capítulo 3: Tabla 6).

El flujo de MSin, tanto ingerida como excretada (Capítulo 3: Tabla 5), disminuyó en las dos razas al avanzar la lactación, siendo más marcada la disminución en el caso de la MN (MSin ingerida: 5.3% vs 17.6%; MSin excretada: 17.6% vs 20% para LC y MN, respectivamente) ya que la disminución de la ingestión también fue mayor.

4. Metabolitos sanguíneos relacionados con el balance energético

En general, la concentración plasmática de ácidos grasos no esterificados (AGNE) evoluciona en sentido inverso al nivel de cobertura de las necesidades (Chilliard *et al.*, 1987; Dunshea *et al.*, 1990; Agus, 1996). Russel *et al.* (1967) sugirieron que los AGNE serían un buen indicador del estado de subnutrición en la oveja gestante, para concentraciones entre 0.5 y 1.2 mmol/L. Los niveles plasmáticos de AGNE a lo largo de todo el periodo estudiado (excepto el día del parto) fueron inferiores a 1 mmol/L (Capítulo 2: Figura 2), valor que, según Paterson (1963), nos indicaría una movilización excesiva de las reservas lipídicas, resultado que se corrobora con la escasa variación en la CC y el incremento de peso observados (Capítulo 2: Tabla 2; Capítulo 3: Tabla 4), así como con los valores de grasa abdominal y subcutánea (Capítulo 2: Tabla 4; Capítulo 3: Tabla 6).

El incremento gradual en la concentración plasmática de AGNE se explica por la gradual depresión de la ingestión voluntaria que ocurre en el último tercio de la gestación (Bertics *et al.*, 1992; Vázquez-Añón *et al.*, 1994). El incremento en el día del parto, estaría provocado por los cambios endocrinos que ocurren en el momento del parto más que por un balance energético negativo (Guada *et al.*, 1982; Herdt, 1988; Vázquez-Añón *et al.*, 1994). En vacas Holstein gestantes y no lactantes, alimentadas con heno de hierba *ad libitum* y concentrado,

Vázquez-Añón *et al.* (1994) observaron que el incremento de los AGNE comenzó 5 días antes del parto, antes que la disminución de la ingestión (2 días antes del parto), lo que implica que la ingestión no es la única causa de la movilización de las reservas (aporte energía feto y desarrollo glándula mamaria), sino que también está producido por un aumento de las hormonas lipolíticas.

La raza LC en la semana 3ª de lactación presentó un aumento de los niveles de AGNE que pudo estar provocado por un ligero déficit energético (Capítulo 3: Figura 2c), alcanzando niveles similares a los obtenidos por Molina y Bocquier (1993) en ovejas LC sometidas a un déficit energético del 20% de las necesidades totales. El balance energético pronto dejó de ser negativo, ya que en la semana 5ª de lactación, la concentración de AGNE descendió hasta niveles observados en el caso de cobertura del 100% de las necesidades (Molina y Bocquier, 1993; Agus, 1996). En la raza MN, en ningún momento se vieron indicios de subnutrición energética.

La concentración plasmática de β -OH butirato, también puede considerarse un indicador del balance energético al final de la gestación y el inicio de la lactación (Foot *et al.*, 1984; Russel, 1984). Si los niveles fueran elevados podrían presentarse problemas por toxemia de gestación. Si la nutrición es correcta al final de la gestación, los niveles individuales deberán estar por debajo de 1.1 mmol/L y de 0.8 mmol/L, si se considera el conjunto del rebaño (Russel *et al.* 1977; Russel, 1984). En nuestro ensayo, en todo momento la concentración plasmática de β -OH butirato estuvo por debajo de 0.7 mmol/L (Capítulo 2: Figura 2c). En ninguna de las referencias consultadas se observó un incremento de la concentración entre los días 28 y 14 antes del parto similar al encontrado en nuestro ensayo. La ligera disminución en los días previos al parto para aumentar ligeramente el día del parto, ha sido constatada por otros autores. Así, O'Doherty y Crosby (1998) trabajando con ovejas Suffolk gestantes dobles, a pesar del aumento de las necesidades al final de la gestación, observaron que la concentración plasmática de β -OH butirato tendió a disminuir los días previos al parto. En vacas Holstein, Vázquez-Añón *et al.* (1994) observaron que, entre el día 5º al 3º preparto, la concentración plasmática de β -OH butirato disminuyó un 24%, incrementándose el día previo al parto.

La glucosa en suero está relacionada positiva y linealmente con la ingestión de energía metabolizable en raciones equilibradas (Smidt y Keith 1983; O'Doherty y Crosby, 1998). En los días previos al parto, el nivel en plasma aumenta probablemente debido al estrés del parto inminente, a las secreciones fetales de glucocorticoides y a otros cambios hormonales que promueven la gluconeogénesis y la glucogenolisis (Herdt, 1988; O'Doherty y Crosby,

1998), como parece que ocurrió en nuestro trabajo (Capítulo 2: Figura 2a). Los niveles de glucosa encontrados durante la gestación son similares a los encontrados en ovino por otros autores (Lynch *et al.*, 1988; Gunter *et al.*, 1990; Kaske y Groth, 1997). Tanto los niveles plasmáticos de glucosa, como los niveles de β -OH butirato observados durante toda la lactación en ambas razas (Capítulo 3: Tabla 7, Figura 2a, b) son similares a los descritos por Agus (1996) en ovejas LC en lactación con un nivel de alimentación que cubría el 100% de sus necesidades energéticas.

5. Balances energéticos

Los balances energéticos durante el último tercio de la gestación, calculados según las recomendaciones propuestas por Theriez *et al.* (1987), fueron positivos en ambas razas e iguales a 0.36 y 0.22 UFL/d sobre las necesidades, para la LC y MN, respectivamente. Resultados éstos que concuerdan con las concentraciones plasmáticas de los metabolitos indicadores del balance energético, así como con las variaciones de PV y de CC registradas.

Según las recomendaciones de Bocquier *et al.* (1987), tanto las ovejas LC como las MN estuvieron en balance energético negativo al inicio de la lactación, recuperándose a partir de la 4ª semana en la que los balances ya fueron positivos e iguales a 0.24 y 0.47 UFL/d, para la LC y la MN, respectivamente. El balance energético medio fue de 0.30 UFL/d para las ovejas de raza LC y de 0.37 UFL/d para las ovejas de raza MN.

La leche estándar (LST) disminuyó de la semana 5ª a la 12ª de lactación un 34% en la raza LC y un 50% en la MN, mientras que la ingestión de MS se mantuvo prácticamente constante en la LC y disminuyó un 9.2% en la MN (Capítulo 3: Figura 1). Según la supuesta relación directa entre la ingestión y la producción de leche, sobretodo a niveles elevados de producción (Faverdin *et al.*, 1987), hubiera sido esperable que la disminución de la ingestión hubiera sido más marcada. Al calcular la relación EN leche/EN ingerida se vio que fue disminuyendo en ambas razas, pasando, de la semana 2ª a la 12ª, de 0.64 a 0.44 en la LC y de 0.53 a 0.27 en la MN, con unos valores medios para toda la lactación de 0.55 y 0.38, LC y MN respectivamente. Por una parte observamos una menor eficacia para la producción de leche en la raza MN, y por otra, una disminución de la eficacia a lo largo de la lactación en ambas razas, aunque el descenso fue mayor en la MN.

Como media, durante la lactación, hubieran podido producirse 0.43 y 0.53 L/d más de LST en las ovejas de raza LC y MN respectivamente. Si el PV se hubiera mantenido constante a

lo largo de la lactación, es decir no se hubiera destinado energía consumida para el engrasamiento de los animales, la ovejas de raza MN hubieran podido producir hasta 0.77 L/d más de LST. Estos resultados corroboran la afirmación de Ketelaars y Tolkamp (1992), de que durante la lactación no es obvia la relación entre las necesidades energéticas y la ingestión de energía.

Por otra parte, cabría formularse la siguiente pregunta ¿refleja la ingestión la diferencia de potencial productivo que existe entre ambas razas?, o lo que es lo mismo ¿las diferencias de ingestión encontradas en ambas razas están justificadas por las diferencias de producción de leche?. La diferencia de UFL ingeridas entre LC y MN es de 0.25, -0.04 UFL de necesidades de mantenimiento, 0.53 UFL de necesidades de producción de leche y -0.17 UFL por el cambio de peso, esto significa 0.07 UFL/d ó 0.10 L/d de LST sin justificar en las ovejas de raza MN. Como ya fue discutido por Marie et al. (1996) al comparar 2 líneas divergentes de raza LC, la energía ingerida se incrementa en menor proporción que la energía exportada en la leche.

6. Comparación entre los flujos y *pool*es ruminales obtenidos a través de la MS indegradable ingerida o excretada.

El *pool* ruminal de MSin se estimó según Ellis *et al.* (1984), es decir, el flujo de MSin (g/h) dividido por el ritmo fraccional de paso, considerando como tal el coeficiente k_1 obtenido según el modelo Dhanoa *et al.* (1985) y asumiendo que el Cr_2O_3 y la MSin siguen una cinética de tránsito similar (Tabla 1).

Tabla 1. *Pool*es ruminales estimados a través del flujo de la MS indegradable (MSin) ingerida o excretada (g MSin), en las razas Lacaune y Manchega en gestación y lactación.

	Gestación					Lactación						
	Lacaune		Manchega		SEM ¹	Lacaune			Manchega			SEM ¹
semana	-8	-2	-8	-2		5	7	12	5	7	12	
MSin												
ingerida	418	482	479	476	46.3	299	263	371	322	254	269	23.4
MSin												
excretada	318	319	371	328	33.9	278	246	295	292	249	234	20.3

¹: SEM: error estándar de la media

La MSin puede utilizarse como un marcador interno con diferentes propósitos. Fondevila *et al.* (1995) y Ferret *et al.* (1999) propusieron la utilización de la MSin para predecir la digestibilidad. Pérez *et al.* (1995) y Ferret *et al.* (1998) utilizaron la MSin para predecir el flujo de la digesta, aunque en el primer caso, fue calculado a través de la MSin ingerida y en el segundo, a través de la MSin excretada.

Los flujos de la MSin excretada (Capítulo 2: Tabla 3; Capítulo 3: Tabla 5) presentaron un error estándar menor que los calculados a través de la MS ingerida, tanto en gestación como en lactación. Este hecho podría explicarse porque para estimar el flujo de la digesta a través de la MSin ingerida, es necesario determinar la cantidad de MSin ofrecida y la MSin rechazada para calcular por diferencia la MSin ingerida, incrementándose el error experimental.

En la Tabla 2 aparece la relación entre los flujos de digesta y los *pool*es ruminales estimados a través de la MSin ingerida y excretada en las ovejas LC y MN al final de la gestación y durante la lactación. Cuando se compararon los flujos de MSin ingerida y excretada por regresión lineal, los coeficientes de correlación lineal fueron $r=0.76$ y $r = 0.71$ durante la gestación y $r = 0.71$ y $r = 0.79$ durante la lactación, para LC y MN, respectivamente. Al considerar ambas razas conjuntamente, la correlación fue $r = 0.73$ y $r = 0.78$, en gestación y lactación respectivamente. El error estándar residual de la estimación fue mayor en la LC que en la MN en ambos estados fisiológicos. En todas las regresiones consideradas, la pendiente no fue significativamente diferente de 1. Sin embargo, los interceptos obtenidos durante la lactación fueron diferentes de 0. Cuando se utilizaron todos los datos conjuntamente (Figura 2a) el coeficiente de correlación fue $r = 0.85$ ($P < 0.001$, $RSD = 3.32$), pero el intercepto (-3.89) y la pendiente (1.46) fueron diferentes de 0 y 1, respectivamente.

Los coeficientes de correlación entre los *pool*es ruminales estimados a través de la MSin ingerida y excretada fueron superiores que los obtenidos para los flujos de MSin (Capítulo 2, Tabla 3; Capítulo 3, Tabla 5). La correlación media entre razas fue $r = 0.92$ y $r = 0.90$, en gestación y lactación respectivamente. Durante la lactación, la pendiente de las regresiones lineales no fue diferente de 1 y el intercepto no fue distinto de 0. Sin embargo, en la gestación únicamente la pendiente de las MN no fue diferente de 1 y los interceptos de LC y de la LC y MN conjuntamente fueron iguales a 0. Cuando el *pool* ruminal de MSin excretada se representó frente al *pool* ruminal de MSin ingerida (Figura 2b) el coeficiente de correlación obtenido fue $r = 0.89$ ($P < 0.001$, $RSD = 57.85$), el intercepto (-38.58) no fue

distinto de 0, pero la pendiente (1.35) fue diferente de 1.

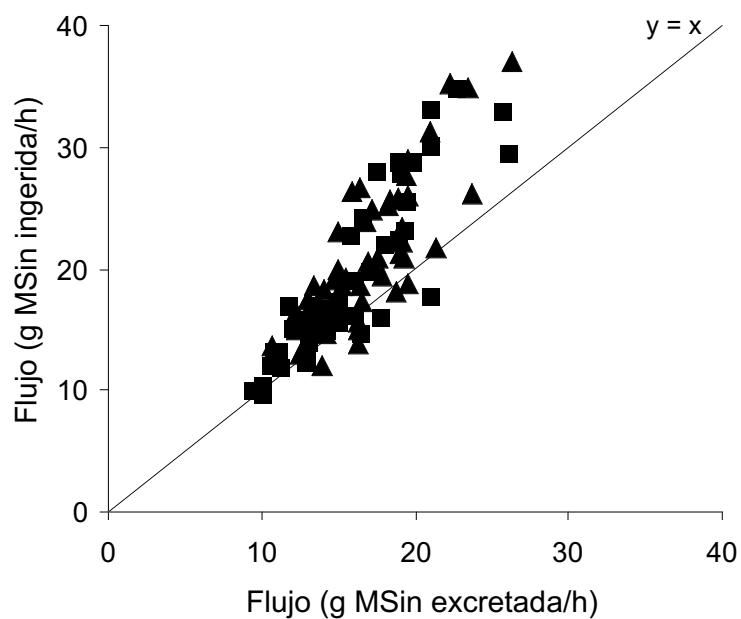
Tabla 2. Relación entre el flujo de la digesta y el *pool* ruminal estimados a través de la MS indegradable ingerida (y) y excretada (x) en Lacaune (LC) y Manchega (MN) durante la gestación y la lactación.

	Flujo				Pool			
	Intercepto†	Pendiente†	RSD	r	Intercepto†	Pendiente†	RSD	r
<i>Gestación</i>								
LC	4.50	1.17	3.10	0.76	- 41.18	1.54 **	50.31	0.92
MN	8.76	0.95	2.96	0.71	89.99 *	1.11	46.36	0.94
LC-MN	6.44	1.07	2.96	0.73	45.48	1.25 *	51.36	0.92
<i>Lactación</i>								
LC	5.22 *	0.80	2.03	0.71	3.96	1.12	40.48	0.92
MN	3.60 *	0.82	1.70	0.79	37.57	0.94	32.23	0.83
LC-MN	3.28 *	0.88	1.94	0.78	8.66	1.08	37.08	0.90

†: Intercepto y pendiente distintos de 0 y 1 respectivamente.

Teniendo en cuenta las elevadas correlaciones obtenidas en los flujos y *poles* ruminales estimados a través de un marcador interno ingerido o excretado, las dos estimaciones pueden considerarse correctas, aunque el menor error estándar de la media observado cuando el flujo de MSin fue calculado a través de al MSin excretada debido a la metodología empleada permite sugerir que la MSin excretada es la mejor vía de predicción.

a) Flujo



b) *Pool* ruminal

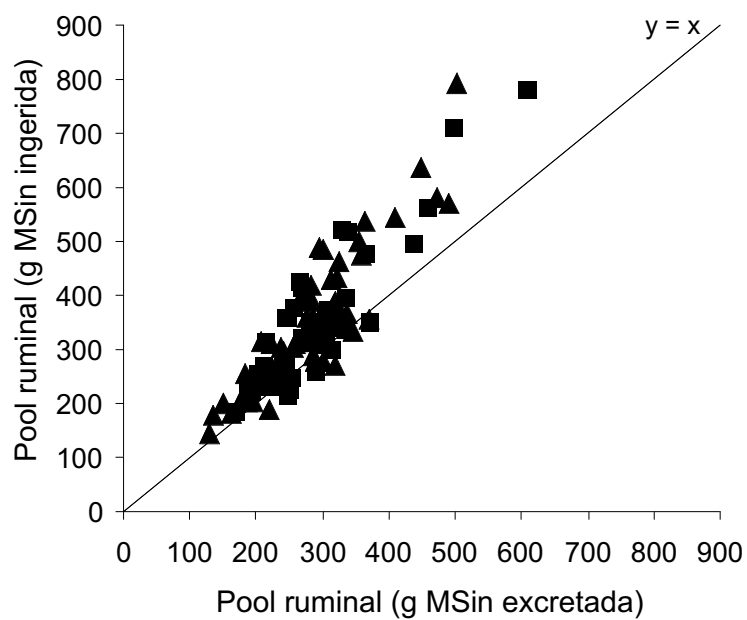


Figura 2. MS indegradable (g MSin) excretada versus ingerida en ovejas Manchega (■) y Lacaune (▲) con todos los datos experimentales (n = 48): a) flujo y b) *pool* ruminal.

7. Ajustes matemáticos para estimar los ritmos fraccionales de paso y comparación entre los ritmos de paso y los *pool*es ruminales utilizando marcadores y pruebas de sacrificio en ovejas lecheras

Las curvas de excreción fecal de Cr_2O_3 se ajustaron satisfactoriamente tanto al modelo de Dhanoa *et al.* (1985) como a los G3G1 y G4G1 de Pond *et al.* (1988) (Capítulo 4: Tabla 3). Sin embargo, cuando se empleó el Co-EDTA no se pudo discernir cuál era el mejor ajuste matemático, a diferencia de los resultados obtenidos por Amici *et al.* (1997).

Las estimaciones de los ritmos fraccionales de paso obtenidas a partir de las curvas de excreción fecal de marcadores, k_1 y k_2 , no representaron correctamente los procesos que ocurren en el retículo-rumen e intestino grueso respectivamente (Capítulo 4: Tablas 4 y 5). Las diferencias fueron más marcadas entre la k_2 y la k_{LI} , posiblemente debido al mayor error cometido al estimar la k_2 al disponer de menos puntos en la rama ascendente de la curva de excreción fecal. Las correlaciones únicamente fueron significativas cuando se trabajó con el Co-EDTA.

La falta de correspondencia entre k_1 y k_2 con k_R y k_{LI} podría pensarse que se debe a que el tiempo transcurrido entre la última administración de marcador y la hora de sacrificio fuera excesivo, pero de ser así, las relaciones obtenidas con el Co-EDTA hubieran sido peores ya que es un marcador de fase líquida y por lo tanto con un *turnover* más rápido.

Las estimaciones del volumen ruminal a través de la MSin y la k_1 tampoco fueron satisfactorias (Capítulo 4: Tabla 6), ya que sería necesario primeramente poder estimar correctamente el ritmo de paso a través del retículo-rumen y, en segundo lugar verificar que la cinética de la MSin y el Cr_2O_3 son similares.

Se necesitaría continuar profundizando en los modelos de ajuste de las curvas de excreción fecal de marcadores externos para poder relacionar con mayor precisión los parámetros de los modelos con los procesos anatómicos o fisiológicos del tracto gastrointestinal de los rumiantes, como también fue argumentado por Bernard *et al.* (1998) y De Vega *et al.* (1998).

8. Referencias bibliográficas

- Agricultural and Food Research Council.** 1993. *Energy and protein requirements of ruminants*. An advisory manual prepared by the AFRC Technical Committee on Responses to Nutrients. CAB International, Wallingford.
- Agus, A.** 1996. Effects de la sous-nutrition énergétique sur les performances zootechniques de la brebis laitière: Utilisation des réserves corporelles et adaptations métaboliques. Thèse E.N.S.A. Rennes.
- Allen, M.S.** 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* **74**: 3063-3075.
- Amici, A., Bartocci, S., Terramoccia S. and Martillotti F.** 1997. Passage rate of solids and fluids in the digestive tract of buffaloes, cattle and sheep: selection of non-linear model. *Animal Science* **64**: 63-69.
- Bernard, L., Chaise, J.P., Deval, E. and Poncet, C.** 1998. Validation of the main modelling methods for the estimation of marker mean retention times in the different compartments of the gastrointestinal tract in sheep. *Journal of Animal Science* **76**: 2485-2495.
- Bertics, J. S., Grummer, R. R., Cadorniga-Valiño, C. and Stoddard, E. E.** 1992. Effect of prepartum dry matter intake on liver triglyceride concentration and early lactation. *Journal of Dairy Science* **75**: 1914-1922.
- Blaxter, K. L., Graham, N. M. and Wainman F.W.** 1956. Some observations on the digestibility of food by sheep and on related problems. *British Journal of Nutrition* **10**: 69-91.
- Bocquier, F. and Caja, G.** 1993. Recent advances on nutrition and feeding of dairy sheep. In *Proceedings of the 5th international symposium on machine milking of small ruminants* (ed. S. Kukovics), pp 580 - 607. Budapest.
- Bocquier, F., Guitard, J.P., Vacarresse, C., Van Quackebecke, E., Delmas, G., Guillouet, Ph., Lagriffoul, G., Morin, E. and Arranz, J.M.** 1997. Estimation de la capacité d'ingestion et des phénomènes de substitution fourrage/concentré chez les brebis Lacaune conduites en lots: compilation des données obtenues sur des rations à base d'ensilage. *Rencontres Recherches Ruminants* **4**: 75 – 78.
- Bocquier, F., Theriez, M. and Brelurut, A.** 1987. Recommandations alimentaires pour la brebis en lactation. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 199-211.
- Caja, G., Bocquier, F., Pérez-Oguez, L. and Oregui, L.** 1997. Mesure de la capacité d'ingestion durant la période de traite des brebis laitières de races méditerranéennes. *Rencontres Recherches Ruminants* **4**: 84.
- Castro, T., Bermúdez, F. F., Valdés C., Mantecón, A. R., Manso, T. and Salzar I.** 1994. The voluntary intake and utilization of forage-concentrate diets by ewes in late pregnancy. *Journal of Animal and Feed Sciences* **3**: 181-189.

- Chilliard, Y., Sauvant, D., Morand-Fehr, P. and Delouis, C.** 1987. Relations entre le bilan énergétique et l'activité métabolique du tissu adipeux de la chèvre au cours de la première moitié de la lactation. *Reproduction, Nutrition and Development* **27**: 307-308.
- Coffey, K. P., Paterson, J. A., Saul C.S., Coffey, L. S., Turner K.E. and Bowman, J. G.** 1989. The influence of pregnancy and source of supplemental protein on intake, digestive kinetics and amino acid absorption by ewes. *Journal of Animal Science* **67**: 1805-1814.
- De Vega, A., Gasa, J., Castrillo, C. and Guada, J.A.** 1998. Passage through the rumen and the large intestine of sheep estimated from faecal marker excretion curves and slaughter trials. *British Journal of Nutrition* **80**: 381-389.
- Dhanao, M. S., Siddons R.C., France, J. and Gale, D. L.** 1985. A multicompartimental model to describe marker excretion patterns in ruminants faeces. *British Journal of Nutrition* **53**: 663-671.
- Dunshen, F. R., Bell, A. W. and Trigg, T. E.** 1990. Non-esterified fatty acid and glycerol kinetics and fatty acid re-esterification in goats during early lactation. *British Journal of Nutrition* **64**: 133-145.
- Ellis, W. C., Matis, J. H., Pond K.R., Lascano, C. E. and Telford J.P.** 1984. Dietary influences on flow rates and digestive capacity. In *Herbivore nutrition in subtropics and tropics* (eds. F.M.C. Gilchrist and R.I. Mackie), pp.269-293. The Science Press, Johannesburg.
- Faichney, G.J.** 1993. Digesta flow. In *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism* (eds. J.M. Forbes and J. France), pp. 53-85. CAB International, Wallingford.
- Faichney, G. J. and Gherardi, S. G.** 1986. Relationships between organic-matter digestibility dry-matter intake and solute mean retention times in sheep given a ground and pelleted diet. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **106**: 219-222.
- Faichney, G. J. and White, G. A.** 1988a. Partition of organic matter, fibre and protein digestion in ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 493-504.
- Faichney, G. A. and White, G. A.** 1988b. Rates of passage of solutes, microbes and particulate matter through the gastro-intestinal tract of ewes fed at a constant rate throughout gestation. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**: 481-492.
- Faverdin, P., Hoden, A. and Coulon, J. B.** 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches laitières. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 133-152.
- Fell, B. F., Campbell, R. M., Mackie, W. S. and Weekes, T. E. C.** 1972. Changes associated with pregnancy and lactation in some extra-reproductive organs of the ewe. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **79**: 397-407.
- Ferret, A., Gasa, J., Caja, G. and Prió, P.** 1998. Voluntary dry-matter intake and digesta kinetics of twin- or single-bearing Manchega ewes given Italian ryegrass hay or alfalfa hay in

late pregnancy. *Animal Science* **67**: 559-566.

Ferret, A., Plaixats, J., Caja, G., Gasa J. and Prió, P. 1999. Using markers to estimate dry matter digestibility, faecal output and dry matter intake in dairy ewes fed Italian ryegrass hay or alfalfa hays. *Small Ruminant Research* **33**: 145-152.

Fondevila, M., Castrillo, C., Gasa J. and Guada, J.A. 1995. Rumens-undegradable dry matter and neutral detergent fibre as ratio indicators of digestibility in sheep given cereal straw-based diets. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **125**: 145-151.

Foot, J. Z., Cummins, L. J., Spiker, S. A., Flinn, P. C., Lindsay, D. R. and Pearce, D. T. 1984. Concentration of beta-hydroxybutyrate in plasma of ewes in late pregnancy and early lactation, and survival and growth of lambs. In *Reproduction in sheep* (eds. D.R. Lindsay and D.T. Pearce), pp. 187-190. Cambridge University Press, Cambridge.

Foot, J. Z. and Russel J.F. 1979. The relationship in ewes between voluntary food intake during pregnancy and forage intake during lactation after weaning. *Animal Production* **28**: 25-39.

Forbes, J. M. 1970. The voluntary food intake of pregnant and lactating ruminants: a review. *British Veterinary Journal* **126**: 1-11.

Forbes, J. M. 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* (eds. L.P. Milligan, W.L. Grovum and A. Dobson), pp. 420-435. Prentice-Hall, New Jersey.

Forbes, J. M. 1995. *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*. CAB International, Wallingford.

Forbes, J. M. 1996. Integration of regulatory signals controlling forage intake in ruminants. *Journal of Animal Science* **74**: 3029-3035.

Freeman, A. E. 1975. Genetic variation in nutrition of dairy cattle. In *The effect of genetic variance on nutritional requirements of animals. Proceedings Symposium University of Maryland*, pp 19-46. National Academy of Sciences, Washington.

Graham, N. Mc. and Williams A. J. 1962. The effects of pregnancy on the passage of food through the digestive tract of the sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* **13**: 894-900.

Green, D. A., Brink, D. R. and Bauer, M. L. 1994. Characterization of feed intake and estradiol-17beta during gestation and lactation in twin-bearing ewes. *Small Ruminant Research* **13**: 153-158.

Guada, J. A., Gonzalez, J. S. and Carriedo, J. A. 1982. Effect of pregnancy and plane of feeding on the level of non-esterified fatty acids in plasma of sheep. *Anales de la Facultad de Veterinaria de León* **28**: 117-129.

Gunter, S. A., Judkins, M. B., Krysl, L. J., Broesder, J. T., Barton, R. K. and Rueda B.R. 1990. Digesta kinetics, ruminal fermentation characteristics and serum metabolites of

pregnant and lactating ewes fed chopped alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **68**: 3821-3831.

Hanks, D. R., Judkins, M. B., McCracken, B. A., Holcombe, D. W., Krysl, L. J. and Park, K. K. 1993. Effects of pregnancy on digesta kinetics and ruminal fermentation in beef cows. *Journal of Animal Science* **71**: 2809-2814.

Herdt, T. H. 1988. Fuel homeostasis in the ruminant. Metabolic diseases of ruminant livestock. *Veterinary Clinics North America and Food Animal Practice*. **4**: 213-439.

Ingvartsen, K. L. and Weisbjerg, M. R. 1993. Jersey cows have a higher feed intake capacity and higher rate of passage than Friesian cows. *Archiv fur Tierzucht* **36**: 495-498.

Institut National de la Recherche Agronomique 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. INRA, Paris.

Kaske, M. and Groth, A. 1997. Changes in factors affecting the rate of digesta passage during pregnancy and lactation in sheep fed on hay. *Reproduction, Nutrition and Development* **37**: 573-588.

Ketelaars, J. J. M. H. and Tolkamp B.J. 1992. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants. 1. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livestock Production Science* **30**: 269-296.

Lynch, G.P., Jackson, C. and Douglass, L.W. 1988. Nitrogen metabolism and circulating amino acids of gestating ewes. *Nutrition Reports International* **37**: 935-1008.

Marie, C., Bocquier, F. and Barillet, F. 1996. Influence du potentiel laitier sur les composantes de l'efficacité alimentaire de brebis Lacaune. *Recontres Recherches Ruminants* **3**: 297-300.

Meat and Livestock Commission, 1988. *Feeding the ewe*, 3rd edition, MLC, Milton, Keynes.

Molina, E. and Bocquier, F. 1993. Effects d'une sous-nutrition énergétique sur la production laitière et sur l'utilisation des réserves corporelles chez la brebis traite. Résultats préliminaires. *INRA Theix - E.T.S.E.A. UdL*.

O'Doherty, J. V. and Crosby, T. F. 1998. Blood metabolite concentrations in late pregnant ewes as indicators of nutritional status. *Animal Science* **66**: 675-683.

Orskov, E. R., Ojwang, I. and Reid G.W. 1988. A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages. *Animal Production* **47**: 45-51.

Patterson, D. S. P. 1963. Some observations on the estimation of non-esterified fatty acid concentrations in cow and sheep plasma. *Research Veterinary Science* **4**: 230-237.

Pérez, J. F., Gasa, J., Castrillo, C. and Guada, J. A. 1995. Effect of reproductive state and concentrate supplementation on liquid and particulate turnover in the rumen of ewes given ammonia treated straw. *Australian Journal of Agricultural Research* **46**: 1579-1586.

Pérez-Oguez, L. 1997. Alimentación y manejo de ovejas lecheras: Efectos del nivel y

calidad del concentrado durante la lactación y Comparación de la eficacia productiva de ovejas de raza Manchega y Lacaune. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

Pérez-Oguez, L., Caja, G., Molina, E., Such, X., Ferret, A. and Gasa, J. 1997. Comparación de la eficacia digestiva y metabólica de ovejas lecheras de raza Manchega y Lacaune: 1. Ingestión, digestibilidad y producción de leche. *ITEA Producción Animal* **18**: 88-90.

Pond, K.R., Ellis, W.C., Matis, J.H., Ferreiro, H.M. and Sutton, J.D. 1988. Compartment models for estimating of digesta flow in cattle. *British Journal of Nutrition* **60**: 571-595.

Rémond, B. 1988. Evolution du poids du contenu du réticulo-rumen chez les vaches laitières au cours des deux premiers mois de la lactation. *Reproduction, Nutrition and Development* **28**: 109-110.

Russel, A. J. F. 1984. Means of assessing the adequacy of nutrition of pregnant ewes. *Livestock Production Science* **11**: 429-436.

Russel, A. J. F., Doney, J. M. and Reid, R. L. 1967. The use of biochemical parameters in controlling nutritional state in pregnant ewes, and the effect of undernourishment during pregnancy on lamb birth-weight. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **68**: 351-358.

Russel, A. J. F., Maxwell, T.J., Sibbald, A.R. and McDonald, D. 1977. Relationship between energy intake, nutritional state and lamb birth weight in Greyface ewes. *Journal of Agricultural Science* **89**: 667-673

Schneider, B.H. and Flatt, W.P. 1975. *The evaluation of feeds through digestibility experiments*. University of Georgia Press, Athens GA.

Smidt, S.P. and Keith, R.K. 1983. Effects of diet and of energy intake on kinetics of glucose metabolism in steers. *Journal of Nutrition* **113**: 2155-2165.

Stafford, K. J. 1991. Ruminoreticular motility in ewes during pregnancy and lactation. *Journal of Veterinary Medicine* **38**: 798-800.

Stanley, T. A., Cochran, R. C., Vanzant, E. S., Harmon, D. L. and Corah, L. R. 1993. Periparturient changes in intake, ruminal capacity, and digestive characteristics in beef cows consuming alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **71**: 788-795.

Thériez, M., Bocquier, F. and Brelurut, A. 1987. Recommandations alimentaires pour la brebis à l'entretien et en gestation. *Bulletin Technique C.R.Z.V.-Theix INRA* **70**: 185-197.

Tissier, M., Thériez, M. and Molenat, G. 1975. Evolution des quantités d'aliment ingérées par les brebis à la fin de la gestation et au début de la lactation. Incidences sur leurs performances. *Annales de Zootechnie* **24**: 711-727.

Trabalza-Marinucci, M., Verini-Supplizi, A., Valfre, F. and Olivieri, O. 1992. Voluntary hay intake by Sardinian ewes during last weeks of pregnancy and lactation. *Small Ruminant Research* **7**: 203-213.

Vazquez-Añón, M., Bertics, S., Luck, M., Grummer, R. R. and Pinheiro, J. 1994. Peripartum liver triglyceride and plasma metabolites in dairy cows. *Journal of Dairy Science*

77: 1521-1528.

Van Soest, P.J. 1994. Intake. In *Nutritional Ecology of the Ruminant*. (ed. P.J. Van Soest) pp. 337-353. Cornell University Press, Ithaca, London.

Weston, R. H. 1988. Factors limiting the intake of feed by sheep. XI. The effect of pregnancy and early lactation on the digestion of a medium-quality roughage. *Australian Journal of Agricultural Research* **39** : 659-669.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

Los tres ensayos realizados sobre la ingestión voluntaria de alimento, digestibilidad, cinética de tránsito y desarrollo del tracto digestivo en ovejas lecheras de raza Manchega y Lacaune permiten concluir, en el marco de las condiciones experimentales, que:

1. La ingestión voluntaria de MS durante el último tercio de la gestación fue superior a la predicha por los sistemas AFRC (1993) e INRA (1988), lo que confirma los valores descritos en trabajos anteriores con ovejas de raza Manchega.
2. Durante la lactación, la ingestión de MS fue superior a la predicha por el sistema AFRC (1993), pero inferior a la predicha por el sistema INRA (1988), lo que confirma las nuevas ecuaciones propuestas para ovejas lecheras de la cuenca mediterránea en las que se ponen de manifiesto la relación lineal existente entre la producción de leche estándar y la ingestión.
3. En el último tercio de la gestación, la ingestión media de MS en la raza Lacaune fue superior a la de la Manchega. Las diferencias de ingestión no se correspondieron ni con diferencias en la digestibilidad aparente ni en la cinética de tránsito o en el contenido de digesta del tracto gastrointestinal. Dada la mayor ingestión de MS de las ovejas de raza Lacaune y la ausencia de diferencias en el resto de parámetros productivos controlados (peso vivo y condición corporal), excepto que los corderos de raza Lacaune tendieron a pesar menos que los de raza Manchega, este mayor consumo podría estar relacionado con las mayores necesidades energéticas para el desarrollo de la glándula mamaria de la raza Lacaune.
4. Durante las 4 últimas semanas de gestación la ingestión de MS disminuyó, siendo el descenso más marcado en la semana del parto. Tanto la digestibilidad aparente como el tiempo total medio de retención descendieron al avanzar la gestación. La disminución del tiempo total medio de retención se debió sobretodo a la disminución del tiempo medio de retención en el retículo-rumen.
5. Durante las 12 primeras semanas de lactación, la ingestión de MS de la raza Lacaune fue superior a la de la raza Manchega y las diferencias entre razas aumentaron al avanzar la lactación. Estas diferencias de consumo tampoco se correspondieron con diferencias en la digestibilidad aparente ni en el ritmo fraccional de paso ni en el tiempo total medio de retención. Si que se apreciaron diferencias en el flujo de MS indegradable.

La mayor capacidad ruminal y del tracto gastrointestinal de la raza Lacaune frente a la Manchega, fue capaz de compensar la mayor ingestión voluntaria de alimento en la raza Lacaune sin que se viera afectado el tiempo total medio de retención y con él, la digestibilidad, sugiriendo una adaptación de los procesos digestivos debido a un aumento de la producción de leche.

6. La ingestión de MS durante la lactación, se mantuvo constante en la raza Lacaune mientras que en la Manchega fue descendiendo. La digestibilidad aparente fue incrementándose en ambas razas, al igual que el tiempo total medio de retención, aunque este último lo hizo de forma más marcada en la raza Lacaune, seguramente debido al mayor desarrollo del tracto gastrointestinal de esta raza. El desarrollo del tracto gastrointestinal de las ovejas de raza Lacaune permitió que la digestibilidad aumentara a pesar de que el nivel de ingestión se mantuviera constante.
7. La producción de leche estándar fue un 38% inferior en las ovejas de raza Manchega. Las diferencias de producción de leche entre ambas razas no pudieron atribuirse solamente a las diferencias encontradas en la ingestión de MS. La relación EN leche/EN ingerida fue superior en la raza Lacaune que en la Manchega, debido a que la raza Manchega invirtió más energía ingerida en la deposición de grasa corporal que la Lacaune. La eficacia energética aparente para la producción de leche disminuyó al avanzar la lactación en ambas razas, aunque el descenso fue mayor en la raza Manchega.
8. Tanto las estimaciones de los flujos y *pool*es ruminales obtenidas a través de la MS indegradable ingerida como las obtenidas a través de la MS indegradable excretada pueden considerarse equivalentes, aunque el menor error estándar observado al emplear la MS indegradable excretada permitió sugerir que esta última es la mejor vía de predicción.
9. El modelo multicompartimental de Dhanoa *et al.* (1985) y los modelos tiempo-dependientes G3G1 y G4G1 de Pond *et al.* (1988), para ajustar las curvas de excreción fecal de Cr_2O_3 , son los que mejor describieron la cinética digestiva en el tracto gastrointestinal en ovejas lecheras durante la gestación y lactación.
10. Los ritmos de paso estimados a partir de las curvas de excreción fecal de Cr_2O_3 no representaron correctamente la cinética de la digesta en los compartimentos del tracto gastrointestinal. Las predicciones mejoraron al utilizar el Co-EDTA.

11. El *pool* ruminal estimado a partir del flujo de la MS indegradable y la k_1 de las curvas de excreción fecal de Cr_2O_3 no predijo correctamente el contenido ruminal. Si bien, la mejor relación se obtuvo entre el *pool* estimado a partir de la MS indegradable ingerida y el contenido ruminal de MS.

IMPLICACIONES

A efectos de racionamiento práctico, la ingestión de ovejas lecheras gestantes y lactantes debe ser calculada con ecuaciones predictoras que corrijan los valores determinados con los clásicos sistemas de racionamiento. Se recomienda completar las observaciones disponibles en ovejas lecheras de la cuenca mediterránea para proponer una ecuación general para ovinos de aptitud lechera.

La selección por nivel de producción mejora la eficacia nutritiva como consecuencia de los cambios adaptativos promovidos en el tracto gastrointestinal al aumentar el nivel de ingestión sin perjuicio del aprovechamiento de nutrientes.

FE DE ERRATAS

En el capítulo 5 ha de sustituirse el apartado 5 (pág. 119 y 120) por el siguiente:

5. Balances energéticos

Los balances energéticos durante el último tercio de la gestación, calculados según las recomendaciones propuestas por Theriez *et al.* (1987), fueron positivos en ambas razas e iguales a +0.53 y +0.38 UFL/d sobre las necesidades, para la LC y MN, respectivamente. Resultados éstos que concuerdan con las concentraciones plasmáticas de los metabolitos indicadores del balance energético, así como con las variaciones de PV y de CC registradas.

Según las recomendaciones de Bocquier *et al.* (1987), tanto las ovejas LC como las MN estuvieron en balance energético próximo a cero al inicio de la lactación, recuperándose a partir de la 5ª semana en la que los balances fueron iguales a -0.04 y +0.27 UFL/d, para la LC y la MN, respectivamente. El balance energético medio fue de +0.28 UFL/d para las ovejas de raza LC y de +0.54 UFL/d para las ovejas de raza MN.

La leche estándar (LST) disminuyó de la semana 5ª a la 12ª de lactación un 34% en la raza LC y un 50% en la MN, mientras que la ingestión de MS se mantuvo prácticamente constante en la LC y disminuyó un 9.2% en la MN (Capítulo 3: Figura 1). Según la supuesta relación directa entre la ingestión y la producción de leche, sobretodo a niveles elevados de producción (Faverdin *et al.*, 1987), hubiera sido esperable que la disminución de la ingestión hubiera sido más marcada. Al calcular la relación EN leche/EN ingerida se vio que fue disminuyendo en ambas razas, pasando, de la semana 2ª a la 12ª, de 0.64 a 0.44 en la LC y de 0.53 a 0.27 en la MN, con unos valores medios para toda la lactación de 0.55 y 0.38, LC y MN respectivamente. Por una parte observamos una menor eficacia para la producción de leche en la raza MN, y por otra, una disminución de la eficacia a lo largo de la lactación en ambas razas, aunque el descenso fue mayor en la MN.

Como media de los datos del balance, durante la lactación, hubieran podido producirse 0.40 y 0.77 L/d más de LST en las ovejas de raza LC y MN respectivamente, si el PV se hubiera mantenido constante a lo largo de la lactación, es decir no se hubiera destinado energía consumida para el engrasamiento de los animales. Estos resultados corroboran la afirmación de Ketelaars y Tolkamp (1992), de que durante la lactación

no es obvia la relación entre las necesidades energéticas y la ingestión de energía.

Por otra parte, cabría formularse la siguiente pregunta ¿refleja la ingestión la diferencia de potencial productivo que existe entre ambas razas?, o lo que es lo mismo ¿las diferencias de ingestión encontradas en ambas razas están justificadas por las diferencias de producción de leche?. La diferencia de UFL ingeridas entre LC y MN es de 0.25, -0.04 UFL de necesidades de mantenimiento, 0.53 UFL de necesidades de producción de leche y -0.17 UFL por el cambio de peso, esto significa 0.07 UFL/d ó 0.10 L/d de LST sin justificar en las ovejas de raza MN. Como ya fue discutido por Marie et al. (1996) al comparar 2 líneas divergentes de raza LC, la energía ingerida se incrementa en menor proporción que la energía exportada en la leche.