

# FISIOLOGIA DA DIGESTÃO DA PROTEÍNA EM BEZERROS DURANTE O PERÍODO PRÉ-RUMINANTE: REVISÃO DA LITERATURA<sup>1</sup>

ALIOMAR G. SILVA<sup>2</sup> e ORIEL F. DE CAMPOS<sup>3</sup>

**RESUMO** - Foram revistas as informações da literatura sobre os principais aspectos fisiológicos da digestão da proteína em bezerros pré-ruminantes. Foram abordadas a ação da goteira esofageana, a digestão no abomaso e intestino delgado, a ação das diversas enzimas e componentes dos sucos digestivos envolvidos em cada um destes compartimentos, bem como o efeito do fluxo do conteúdo digestivo na digestão da proteína.

**Termos para indexação:** goteira esofageana, abomaso, intestino, enzimas, sucos digestivos.

## PHYSIOLOGY OF THE PROTEIN DIGESTION IN PRERUMINANT CALVES: A REVIEW.

**ABSTRACT** - Literature data on the main physiological aspects of the protein digestion in nonruminant calves was reviewed. Emphasis was given on the esophageal groove action, abomasum and small intestine digestion, action of several enzymes, and gastric secretion components present in each of these compartments, as well as the digesta flow effect on protein digestion.

**Index terms:** esophageal groove action, abomasum, intestine, digestive physiology, digestive enzymes, gastric secretion.

### INTRODUÇÃO

O sistema digestivo do bezerro passa por rápidas transformações durante os primeiros meses de vida. O bezerro, que nasce não-ruminante, pode tornar-se um ruminante funcional com cerca de seis semanas de idade. Razões econômicas têm determinado estudos visando diminuir ao máximo o período não-ruminante da vida do bezerro, bem como o desenvolvimento de sucedâneos que possam ser usados em substituição ao leite, na alimentação desses animais, durante esse período. O objetivo dessa revisão é sumariar alguns aspectos fisiológicos da digestão da proteína que ocorrem durante o período em que o bezerro é um animal pré-ruminante.

#### Ação da goteira esofageana

O leite e os sucedâneos do leite na forma líquida são transferidos diretamente para o abomaso pela

ação da goteira esofageana. Esta ação é muito efetiva quando os animais consomem suas dietas líquidas em estado de "excitamento juvenil" (movimentos característicos da cabeça e da cauda que são observados quando o animal está faminto); porém, quando o animal bebe para saciar a sede, ou é forçado a consumir o alimento, os líquidos normalmente entram no rúmen (Ørskov et al. 1970). A alimentação através do uso de mamadeiras é mais efetiva do que através do uso de baldes para estimular o fechamento da goteira esofageana (Wise & Anderson 1939, Wadleigh & Mowat 1978, Wise et al. 1984). O fator raça também afeta o funcionamento da goteira esofageana (Wise et al. 1984). O soro de leite tem menor ação sobre a formação da goteira esofageana do que a proteína de leite, a farinha de soja ou a proteína concentrada de peixe (Guilhermet et al. 1973). Há evidências de que a proteína concentrada de peixe, caindo dentro do rúmen, pode causar timpanismo (Makdani et al. 1971).

#### Digestão no abomaso

Por causa da ação da goteira esofageana, a primeira atividade enzimática sobre a proteína da dieta ocorre no abomaso. As principais secreções

<sup>1</sup> Aceito para publicação em 12 de junho de 1986.

<sup>2</sup> Eng. - Agr., M.Sc., Ph.D., EMBRAPA/Departamento de Orientação e Apoio à Programação de Pesquisa, Caixa Postal 04.0315, CEP 70312 Brasília, DF.

<sup>3</sup> Eng. - Agr., M.Sc., Ph.D., EMBRAPA/Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Leite, CEP 36155 Coronel Pacheco, MG.

do abomaso são o ácido clorídrico (HCl), a pró-pepsina e a pró-renina (Huber 1969).

Os reflexos colinérgicos estimulam a secreção de HCl por ação direta sobre as células parietais ou indiretamente facilitando a secreção de gastrina. A gastrina aumenta o efeito dos reflexos colinérgicos sobre as células parietais (Debas et al. 1974). A secreção de HCl é, provavelmente, muito pequena na época do nascimento, mas aumenta rapidamente com a idade (Thivend et al. 1980). A presença de leite no abomaso estimula a produção de HCl (Ash 1964). Em ovinos o desenvolvimento das células parietais do abomaso é grande durante os três primeiros dias de vida (Roy & Stobo 1975). O pH do conteúdo abomasal varia de 5,0 a 8,0 antes de o bezerro receber sua primeira refeição, mas cai para 3,0 até o segundo dia de vida (Thivend et al. 1980). A origem e o processamento da proteína afetam, de maneira acentuada, a secreção de HCl. A secreção de ácido diminui quando a proteína do leite é substituída por proteína de soja e aumenta com proteína de peixe (Roy & Stobo 1975, Williams et al. 1976). O conteúdo do tubo digestível foi mais ácido, uma a três horas após a alimentação, em bezerros recebendo leite em pó desnatado moderadamente pré-aquecido (LMA), do que naqueles recebendo leite em pó desnatado severamente pré-aquecido (LSA). Maior acidez gástrica também foi observada em bezerros recebendo LMA (Williams et al. 1976, Tagari & Roy 1969, Ternouth et al. 1974). A farinha de soja mostrou ser um estimulante menos efetivo da secreção ácida do que a proteína concentrada de peixe ou LMA (Williams et al. 1976). Este fato não pode ser explicado pela maior diferença na relação proteína digerida - proteína não digerida encontrada ao nível do duodeno (Ternouth et al. 1975), porém poderia ser conseqüência de diferentes produtos da degradação das proteínas (Williams et al. 1976). Não existe, contudo, evidência direta de que fatores da dieta estimulem a produção e liberação de gastrina em ruminantes (Hill 1968).

As células secretoras de pró-pepsina parecem responder, primariamente, a uma estimulação neural colinérgica direta, muito embora a gastrina também esteja implicada no processo (Gregory 1974). O precursor da pepsina é transformado

na enzima ativa de duas maneiras. Primeiramente, a ativação da enzima é iniciada quando a secreção de HCl abaixa o pH para valores menores que 5,0. Em seguida, pequenas quantidades de pepsina agem autocataliticamente, resultando na separação de diversos peptídeos da molécula de pró-pepsina. A molécula resultante é a enzima ativa que tem pH ótimo, que varia entre 1,8 e 3,5 (Sanford 1982).

Ação coaguladora é observada na mucosa do abomaso de feto de ruminantes (Kirton et al. 1971). A maior parte dessa ação é devida à renina, que tem atividade proteolítica menor que a pepsina (Thivend et al. 1980). A atividade da renina diminui de acordo com o aumento da idade, enquanto a atividade da pepsina tende a crescer ligeiramente (Thivend et al. 1980, Henschel et al. 1961 a,b). Na época da desmama, a atividade da renina diminui, ao passo que a atividade da pepsina permanece aproximadamente constante (Thivend et al. 1980) ou aumenta ligeiramente (Guilloteau et al. 1983). Esses efeitos são parcialmente reversíveis. Assim, quando os animais recebem novamente alimento líquido contendo caseína, a atividade da renina aumenta, sem, contudo, atingir os níveis observados antes da desmama, ao passo que a atividade da pepsina não é afetada (Garnot et al. 1977). A pepsina é predominante após a desmama, mas alguma renina ainda é encontrada nessa época (Thivend et al. 1980).

As secreções gástricas variam com a idade e com a quantidade de leite ingerida. A quantidade de suco gástrico produzido aumenta até a quinta ou sétima semana de vida, e então diminui até a trigésima segunda semana (Henschel et al. 1961a, b). A quantidade de ácido secretado no abomaso de bezerros pré-ruminantes duplica entre 7 e 24 dias de idade e triplica entre 24 e 63 dias; contudo, as quantidades de  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Cl}^-$  não aumentam significativamente (Roy & Stobo 1975). Apesar disto, bezerros pré-ruminantes, canulados com cânula gástrica, mostraram grande variedade cíclica na secreção ácida entre a segunda e a trigésima segunda semana, bem como na liberação de  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Cl}^-$ , sem mostrar grandes variações com a idade (Thivend et al. 1980).

O conteúdo abomasal, imediatamente antes de uma refeição, tem um pH variando de 1,0 a 2,0 e consiste de um fluido claro, ligeiramente viscoso,

contendo pequenos coágulos de leite. Durante a alimentação, o leite coagula rapidamente assim que atinge o abomaso (Hill 1968). A acidez do conteúdo abomasal diminui (pH 6,0) imediatamente após a alimentação (Mylrea 1966 a), mas com o aumento da secreção de HCl, o pH diminui lentamente durante cerca de cinco horas, até atingir os valores observados antes de o animal receber o alimento (Porter 1969). Nesse momento, a maior parte do soro do leite já deixou o abomaso, e o pH do conteúdo abomasal é suficientemente baixo para permitir a dissolução do coágulo de caseína pela pepsina (Mylrea 1966 a, Ternouth et al. 1974).

A proteína do leite coagula no abomaso pela ação da renina e pepsina, que separa o leite em coágulos de proteína e soro. O soro aparece no duodeno dentro de cinco minutos após o bezerro ser alimentado, mas a caseína coagulada é lentamente degradada e seus produtos são subsequentemente liberados dentro do duodeno (Mylrea 1966 a). A pepsina tem somente um terço da capacidade coaguladora da renina em pH neutro, porém mais de 20 vezes a atividade proteolítica em pH baixos (Raymond et al. 1973). O pH ótimo para coagulação pela renina é de 6,5, enquanto o pH ótimo para atividade proteolítica é de 4,0 para renina e de 2,0 para pepsina (Tagari & Roy 1969). Existe pequena diferença, para a digestão do leite "in vitro", entre os resultados obtidos com renina ou pepsina (Henschel et al. 1961 b). Ambas as enzimas tem seqüência semelhante de aminoácidos (Kotts & Jenness 1976), mas diferem drasticamente em suas atividades com ribonuclease como substrato. A pepsina torna inativa a ribonuclease, mas a renina, não (Bang-Jensen et al. 1964).

O desenvolvimento de um coágulo de boa consistência após a ingestão de leite ou sucedâneo do leite parece ser fisiologicamente útil à digestão das proteínas e gorduras através do aumento do tempo de permanência do alimento no abomaso (Frantzen et al. s.n.t., Roy & Stobo 1975, Tagari & Roy 1969, Thivend et al. 1979). O coágulo libera os nutrientes mais lentamente dentro do intestino delgado e facilita a ação das enzimas digestivas. Um coágulo de boa consistência evita que uma quantidade excessiva de proteína não digerida atinja o intestino delgado (Roy & Stobo 1975, Thivend et al. 1979), o que é particular-

mente importante em bezerros com menos de três a quatro semanas de idade que não têm o sistema digestivo totalmente desenvolvido (Thivend et al. 1979), mas não em bezerros mais velhos (Lister & Emmons 1976). Uma boa coagulação também influenciaria na digestão das gorduras, já que pequenos glóbulos de gordura permanecem inseridos nos coágulos (Hill et al. 1970, Ternouth et al. 1980), o que permite maior oportunidade para a ação das esterases pré-gástricas sobre as gorduras (Radostits & Bell 1970, Ternouth et al. 1980).

O menor desenvolvimento observado em bezerros recebendo sucedâneo do leite, em que a proteína do leite foi substituída por proteínas vegetais, tem sido, entre outros fatores, atribuído à inadequada coagulação no abomaso (Radostits & Bell 1970, Roy et al. 1977). Outros trabalhos de pesquisa, contudo, têm sugerido que a formação de coágulos no abomaso não é importante para o crescimento normal e para a saúde dos bezerros (Owen & Brown 1958, Netke et al. 1962). Assim, a coagulação da caseína poderia ter uma função fisiológica benéfica em bezerros recebendo leite integral, porém a coagulação não teria utilidade em sucedâneos contendo uma mistura de leite desnatado em pó e uma proteína de qualidade inferior. Neste caso, a coagulação resultaria num padrão de absorção de aminoácidos essenciais diferente do desejado (Jenkins & Emmons 1982).

Os fatores que aumentariam a formação dos coágulos são: maior acidez do leite desnatado (pH variando de 5,6 a 6,6), maior concentração de renina, menores temperaturas no tratamento do leite desnatado antes da transformação em leite em pó, e maior temperatura de coagulação (37° vs 30°C) (Emmons & Lister 1976). A farinha de colza desengordurada (4% do peso do leite desnatado reconstituído e tratada a baixa temperatura) tem pequeno efeito na consistência do coágulo; entretanto, soro em pó (4%) e proteína de peixe concentrada (2%) diminuem a consistência do coágulo do leite desnatado reconstituído em aproximadamente 30%. A farinha de soja (4%) e a proteína isolada de soja (2%) reduzem marcadamente a consistência do coágulo; por outro lado, a adição de CaCl<sub>2</sub> (0,1% a 0,4%) restaura a consistência do coágulo, porém não restaura a firmeza do coágulo do leite desnatado em pó severamente

pré-aquecido. A adição de gordura ao leite desnatado contendo 15% a 20% de sólidos totais, seguida de homogeneização, tem pouco efeito na consistência do coágulo a um pH de 6,1. A adição de gordura, contudo, diminui a firmeza do coágulo do leite desnatado contendo 10% de sólidos totais, e praticamente impede a coagulação do leite desnatado contendo 5% de sólidos totais (Emmons et al. 1976). A substituição "in vitro" do leite em pó desnatado do sucedâneo por caseína precipitada em meio ácido e soro resulta num aumento do tempo de coagulação pela renina (pH 6,1; 39°C) e num coágulo de fraca consistência (Jenkins 1982). A substituição da caseína por farinha de soja ou proteína concentrada de peixe impede a formação de coágulos no abomaso e, comparando com a proteína de leite, reduz a secreção da renina e da pepsina (Williams et al. 1976).

O movimento do quimo saindo do abomaso para o duodeno de bezerros alimentados com leite integral é um processo lento e bem controlado (Ash 1964, Mylrea 1966 a). O fluxo do conteúdo digestivo é mais rápido logo após a ingestão do alimento, atinge um pico durante a primeira hora, e diminui progressivamente, com o tempo, mantendo, contudo, um considerável fluxo por várias horas (Ash 1964). A proporção de conteúdos, de origem endógena, do quimo aumenta com o tempo, porém certos componentes da dieta, como os nitrogenados e a gordura, continuam aparecendo no quimo por várias horas (Mylrea 1966 b, Toullec & Mathieu 1973). Ternouth et al. (1974) sugeriram que o maior fator regulante do esvaziamento do abomaso é a tensão exercida pela parede abomasal, e que a inibição entérica do esvaziamento do abomaso é relativamente sem importância durante as primeiras doze horas após a alimentação.

O fluxo duodenal em bezerros recebendo proteína de leite, ou após uma ou duas vezes recebendo derivados de soja (bezerros não sensibilizados), foi diferente do fluxo observado em bezerros que estavam recebendo derivados de soja por mais tempo (bezerros sensibilizados). Nos bezerros não sensibilizados previamente, o fluxo total de quimo saindo do abomaso logo após receberem sucedâneos preparados com diferentes fontes de proteína foi semelhante ao observado naqueles que receberam leite integral. Nos bezerros sensibi-

lizados previamente, o fluxo total de quimo saindo do abomaso foi grandemente afetado pelo tipo de derivado de soja usado. Farinha de soja (pré-aquecida ou não) geralmente causou inibição do fluxo durante algumas horas após a alimentação; proteína isolada de soja teve efeito semelhante, mas menos intenso, ao passo que proteína concentrada de soja (preparada pela extração da farinha de soja com álcool) e proteína de leite tiveram pequeno ou nenhum efeito (Smith & Sissons 1975).

Em contraste com os resultados relatados por Smith & Sissons (1975), um aumento no fluxo de proteína não digerida foi observado durante a primeira hora após a alimentação em bezerros recebendo leite em pó desnatado que havia sido "severamente" aquecido (Tagari & Roy 1969), ou quando a proteína do leite foi substituída por farinha de soja (Colvin et al. 1969), proteína de peixe concentrada (Ternouth et al. 1975) ou soro de leite em pó (Gorrill & Nicholson 1972).

Apesar da conclusão de Guilloteau et al. (1979), no sentido de que a supressão da passagem do alimento pelo abomaso (pela infusão direta no duodeno) e a aceleração do fluxo de passagem do quimo tem um efeito adverso na digestibilidade dos componentes nitrogenados e líquidos, os resultados anteriormente mencionados sugerem que o fluxo de passagem da proteína através do abomaso não foi um fator maior na determinação da digestibilidade da proteína bruta. Smith & Sissons (1975) sugerem que a inibição do fluxo saindo do abomaso é um sinal de desordens mais generalizadas, como problemas que possam ocorrer no duodeno resultante de uma alergia gastrointestinal. Reações alérgicas, representadas pela atrofia das vilosidades, têm sido ligadas ao uso de proteínas de soja substituindo proteína de leite no preparo de sucedâneos (Seegraber & Morrill 1982, Kilshaw & Slade 1982, Silva 1984). As proteínas de soja, glicina e beta-conglicina (Kilshaw & Sissons 1979 a,b), bem como isotiocianato de benzil (Gardner et al. 1982) têm sido descritos como prováveis responsáveis pelas manifestações alérgicas causadas pela soja.

#### Digestão no intestino delgado

As proteínas do alimento, após serem parcialmente digeridas pelas enzimas gástricas no abomaso, vão para o intestino delgado, onde a hidrólise

continua pela ação da tripsina, quimotripsina e carboxipeptidase presentes no suco pancreático, e pelas proteases presentes nas células da mucosa intestinal (Huber 1969, Porter 1969, Radostits & Bell 1970).

O volume do fluxo de suco pancreático aumenta três vezes do nascimento até atingir duas semanas de idade, permanecendo então constante até seis semanas de idade (Huber et al. 1961). No bezerro recém-nascido, o fluxo pancreático aumenta durante a amamentação e diminui dentro de uma a duas horas. O fluxo se torna constante quando o animal atinge aproximadamente quatro meses de idade, e é semelhante ao observado em ovinos adultos (McCormick & Stewart 1967). Não parece haver um aumento na atividade das enzimas com a idade, porém o total de enzima disponível para digestão aumenta marcadamente em decorrência do aumento no fluxo de suco pancreático (Gorrill et al. 1967). Em contraste, a atividade máxima das enzimas pancreáticas ocorre somente no bovino adulto (Clary et al. 1969, Track & Bokermann 1973).

As enzimas proteolíticas do suco pancreático são liberadas como precursores inativos. A pró-tripsina quando em solução se transforma espontaneamente na forma ativa, porém essa transformação pode ser acelerada de duas maneiras: primeiro, pela ação da enteroquinase, que é secretada dentro do intestino e que transforma a pró-tripsina em tripsina; segundo, pela ação da tripsina já ativada, que converte mais precursores na forma ativa. A tripsina hidrolisa ligações peptídicas dentro da molécula de proteína (endopolipeptidase), principalmente aquelas em que os grupos carboxílicos são providos por um aminoácido com uma cadeia lateral positivamente carregada como a lisina ou arginina. O precursor da quimotripsina é ativado pela ação da tripsina. A quimotripsina atua preferencialmente em ligações peptídicas, nas quais o grupo carboxílico é provido pela tirosina ou fenilalanina. A carboxipeptidase é também ativada pela ação da tripsina e separa aminoácidos com grupos carboxílicos livres do final da cadeia peptídica (Sanford 1982).

Uma mistura de aminoácidos livres e pequenos peptídeos é o resultado da ação das enzimas proteolíticas dos sucos gástricos e pancreáticos,

bem como de algumas enzimas provenientes de células epiteliais do intestino sobre as proteínas da dieta. A partir daí, dois grupos de enzimas agem sobre os peptídeos remanescentes. Um grupo está ligado as membranas das vilosidades, enquanto o outro está localizado no citoplasma das células epiteliais do intestino delgado (Sanford 1982).

Um acentuado aumento da atividade da tripsina e quimotripsina ocorre no conteúdo do trato digestivo dos bezerros logo após serem alimentados (Gorrill et al. 1967, McCormick & Stewart 1967, Gorrill & Nicholson 1971, Ternouth et al. 1975). Este grande aumento no fluxo de enzimas do pâncreas não coincide com o principal fluxo de nitrogênio total e lipídeos do abomaso, que ocorre cinco a dez horas após a alimentação (Ternouth et al. 1975). O aumento no fluxo pancreático (mas não na concentração de enzimas), ocorrido de seis a doze horas após a alimentação, é devido à estimulação pela secretina (Ternouth et al. 1976). A gastrina também estimula tanto o fluxo como a atividade enzimática do suco pancreático (Henriksen & Worning 1969).

A secreção exócrina do pâncreas é controlado por mecanismos neural e hormonal (Thomas 1967, Harper 1972). A quantidade de enzimas secretadas pelo pâncreas diminui quando estas enzimas são impedidas de entrarem no duodeno (Taylor 1962). A presença da tripsina no intestino teria um efeito regulador sobre a secreção pelo pâncreas através da modulação na liberação da secretina (Davicco et al. 1979). McCormick & Stewart (1967) sugerem que o aumento do fluxo pancreático, durante a alimentação, seja devido a um efeito cefálico, mas isto parece não ocorrer na indução da fase gástrica.

A dieta parece afetar a secreção pancreática. Quando o bezerro recebe alimento sólido que é digerido no rúmen, a secreção pancreática diária é menor do que quando ele recebe leite (Ternouth et al. 1977). Contudo, a atividade da tripsina, por unidade de peso do pâncreas, é maior no ruminante que no pré-ruminante (Schingoethe et al. 1970).

## CONCLUSÕES

1. A digestão da proteína do alimento fornecido ao bezerro durante o período pré-ruminante de

vida inicia-se no abomaso, pela ação da renina e da pepsina na presença de ácido clorídrico. Após ser parcialmente digerida no abomaso, a proteína atinge o intestino delgado, onde passa a sofrer a ação proteolítica das enzimas do suco pancreático (tripsina, quimotripsina e carboxipeptidase), bem como a ação de enzimas presentes na membrana e no conteúdo citoplasmático das células epiteliais do intestino delgado.

2. A ação destas diferentes enzimas e a velocidade do fluxo do alimento dentro do tubo digestivo são afetados pela idade do animal, bem como pelo tipo da dieta.

#### AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos Drs. F. Campos, J.B. Pitombeira, O.P. Santana e W.R.S. Mattos pela revisão dos originais e valiosas sugestões oferecidas.

#### REFERÊNCIAS

- ASH, R.W. Abomasal secretion and emptying in suckled calves. *J. Physiol.*, 172:425-38, 1964.
- BANG-JENSEN, V.; FOLTMAN, B. & ROMBAUTS, W. Studies on rennin. X. On the proteolytic specificity of rennin. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg*, 34:326-31, 1964.
- CLARY, J.J.; MITCHELL JUNIOR, G.E.; LITTLE, C.O. & BRADLEY, N.W. Pancreatic amylase activity from ruminants fed different rations. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 47:161-4, 1969.
- COLVIN, B.M.; LOWE, R.A. & RAMSEY, H.A. Passage of digesta from the abomasum of a calf fed soy flour milk replacers and whole milk. *J. Dairy Sci.*, 52:687-8, 1969.
- DAVICCO, M.J.; LEFAIVRE, L.; THIVEND, P. & BARLET, J.P. Feedback regulation of pancreatic secretion in the young milk-fed calf. *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, 19:1147-52, 1979.
- DEBAS, H.T.; KONTUREK, S.J.; WALSH, J.H. & GROSSMAN, M.I. Proof of a pyloric-oxynitic reflex for stimulation of acid secretion. *Gastroenterology*, 66:526-31, 1974.
- EMMONS, D.B. & LISTER, E.E. Quality of protein in milk replacers for young calves. I. Factors affecting *in vitro* curd formation by rennet (chymosin, rennin) from reconstituted skim-milk powder. *Can. J. Anim. Sci.*, 56:317-25, 1976.
- EMMONS, D.B.; LISTER, E.E. & JONES, J.D. Quality of protein in milk replacers for young calves. IV. Rennet (chymosin, rennin) coagulation of reconstituted skim milk powder containing added proteins, fat, calcium, phosphate and citrate. *Can. J. Anim. Sci.*, 56:339-45, 1976.
- FRANTZEN, J.F.; TOULLEC, R. & MATHIEU, C.M. Influence de la coagulation des protéines sur l'utilisation digestive d'un lait de remplacement par le veau préruminant. In: CONGRÈS INTERNATIONALE DE ZOOTECHNIE, 10., Versailles, França, 1971. *Annales. s.n.t.* p.1-6.
- GARDNER, R.W.; MARTIN, D.L. & WEBER, D.J. Allergenicity of soybean milk replacers fed to calves. *J. Dairy Sci.*, 65(1):122, 1982. Suplemento.
- GARNOT, P.; TOULLEC, R.; THAPON, J.L.; MARTIN, P.; HOANG, M.T.; MATHIEU, C.M. & DUMAS, B.R. Influence of age, dietary protein and weaning on calf abomasal enzymic secretion. *J. Dairy Res.*, 44:9-23, 1977.
- GORRILL, A.D.L. & NICHOLSON, J.W.G. Effect of soybean trypsin inhibitor, diarrhea, and diet on flow rate, pH, proteolytic enzymes and nitrogen fractions in calf intestinal digesta. *Can. J. Anim. Sci.*, 51:377-88, 1971.
- GORRILL, A.D.L. & NICHOLSON, J.W.G. Use of the Williams Polytron to homogenize fat and disperse insoluble ingredients in highfat liquid milk replacers. *Can. J. Anim. Sci.*, 52:477-84, 1972.
- GORRILL, A.D.L.; THOMAS, J.W.; STEWART, W.E. & MORRILL, J.L. Exocrine pancreatic secretion by calves fed soybean and milk protein diets. *J. Nutr.*, 92:86-91, 1967.
- GREGORY, R.A. The gastrointestinal hormones; a review of recent advances. *J. Physiol.*, 241:1-19, 1974.
- GUILHERMET, R.; MATHIEU, C.M. & TOULLEC, R. Observations sur le transit des aliments liquides au niveau de la gouttière oesophagienne chez le veau préruminant et ruminant. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 13:715-8, 1973.
- GUILLOTEAU, P.; CORRING, T.; GARNOT, P.; MARTIN, P.; TOULLEC, R. & DURAND, G. Effects of age and weaning on enzymes activities of abomasum and pancreas of the lamb. *J. Dairy Sci.*, 66:2373-85, 1983.
- GUILLOTEAU, P.; TOULLEC, R. & PARTUREAU-MIRAND, P. Influence de la vitesse d'évacuation gastrique des protéines et des lipides sur l'utilisation digestive chez le veau préruminant. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 19:955-8, 1979.
- HARPER, A.A. Progress report; the control of pancreatic secretion. *Gut*, 13:308-13, 1972.
- HENRIKSEN, F.W. & WORNING, H. The mutual influence of gastrin and secretin on the external pancreatic secretion in dogs. *Acta Physiol. Scand.*, 76:67-72, 1969.
- HENSCHER, M.J.; HILL, W.B. & PORTER, J.W.G. The development of proteolytic enzymes in the abomasum of the young calf. *Proc. Nutr. Soc.*, 20:40, 1961 a.

- HENSCHEL, M.J.; HILL, W.B. & PORTER, J.W.G. Proteolysis of milk and synthetic milks in the abomasum of the young calf. *Proc. Nutr. Soc.*, 20:41, 1961b.
- HILL, F.W.G.; KIDDER, D.E. & FREW, J. A xylose absorption test for the dog. *Vet. Rec.*, 87:250-5, 1970.
- HILL, J.K. Abomasal function. In: CODE, C.F., ed. *Handbook of physiology*. Washington, Am. Physiol. Soc., 1968.
- HUBER, J.T. Development of the digestive and metabolic apparatus of the calf. *J. Dairy Sci.*, 52:1303-15, 1969.
- HUBER, J.T.; JACOBSON, N.L.; MCGILLIARD, A.D. & ALLEN, R.S. Utilization of carbohydrates introduced directly into the omaso-abomasal area of the stomach of cattle of various ages. *J. Dairy Sci.*, 44: 321-30, 1961.
- JENKINS, K.J. Effect of acid-precipitated casein in calf milk replacer on rennet clot. *J. Dairy Sci.*, 65: 1652-4, 1982.
- JENKINS, K.J. & EMMONS, D.B. Evidence for beneficial effect of chymosin-casein clots in abomasum on calf performance. *Nutr. Rep. Int.*, 26:635-43, 1982.
- KILSHAW, P.J. & SISSONS, J.W. Gastrointestinal allergy to soybean protein in preruminant calves; allergenic constituents of soybean products. *Res. Vet. Sci.*, 27: 366-71, 1979a.
- KILSHAW, P.J. & SISSONS, J.W. Gastrointestinal allergy to soybean protein in preruminant calves; antibody production and digestive disturbances in calves fed heated soybean flour. *Res. Vet. Sci.*, 27:361-5, 1979 b.
- KILSHAW, P.J. & SLADE, H. Villus atrophy and crypt elongation in the small intestine of preruminant calves fed with heated soybean flour or wheat gluten. *Res. Vet. Sci.*, 33:305-8, 1982.
- KIRTON, A.H.; PATERSON, D.J. & CLARKE, N.H. Slaughter information and rennin production from bobby calves. *N.Z.J. Agric. Res.*, 14:397-401, 1971.
- KOTTS, C. & JENNESS, R. Rennin and pepsin in stomachs of rats (*Rattus norvegicus*). *J. Dairy Sci.*, 59: 1398-400, 1976.
- LISTER, E.E. & EMMONS, D.B. Quality of protein in milk replacers for young calves. II. Effects of heat treatment of skim milk powder and fat levels on calf growth, feed intake and nitrogen balance. *Can. J. Anim. Sci.*, 56:327-33, 1976.
- MCCORMICK, R.J. & STEWART, W.E. Pancreatic secretion in bovine calf. *J. Dairy Sci.*, 50:568-71, 1967.
- MAKDANI, D.D.; HUBER, J.T. & MICHEL, R.L. Nutritional value of 1,2-dichloroethane extracted fish protein concentrate for young calves fed milk replacer diets. *J. Dairy Sci.*, 54:886-92, 1971.
- MYLREA, P.J. Digestion of milk in young calves. I. Flow and acidity of the contents of the small intestine. *Res. Vet. Sci.*, 7:333-41, 1966 a.
- MYLREA, P.J. Digestion of milk in young calves. II. The absorption of nutrients from the small intestine. *Res. Vet. Sci.*, 7:394-406, 1966 b.
- NETKE, S.P.; GARDNER, K.E. & KENDALL, K.A. Effect of diet pH on fecal consistency of young calves. *J. Dairy Sci.*, 45:105-8, 1962.
- ØRSKOV, E.R.; BENZIE, D. & KAY, R.N.B. The effect of feeding procedure on closure of the oesophageal groove in young sheep. *Br. J. Nutr.*, 24:785-94, 1970.
- OWEN, F.G. & BROWN, C.J. Interrelationship of milk temperature, dilution and curd formation in the response of calves to whole diets. *J. Dairy Sci.*, 41: 1534-40, 1958.
- PORTER, J.W.G. Digestion in the preruminant animal. *Proc. Nutr. Soc.*, 28:115-21, 1969.
- RADOSTITS, O.M. & BELL, J.M. Nutrition of the preruminant dairy calf with special reference to the digestion and absorption of nutrients; a review. *Can. J. Anim. Sci.*, 50:405-52, 1970.
- RAYMOND, M.N.; BRICAS, E.; SALASSE, R.; GARNIER, J.; GARNOT, P. & DUMAS, B.R. A proteolytic unit for chymosin (rennin) activity based on a reference synthetic peptide. *J. Dairy Sci.*, 56:419-22, 1973.
- ROY, J.H.B. & STOBO, I.J.F. Nutrition of the preruminant calf. In: MACDONALD, I.W. & WARNER, A.C.I., ed. *Digestion and metabolism in the ruminant*. Armidale, Univ. of New England, 1975.
- ROY, J.H.B.; STOBO, I.J.F.; SHOTTON, S.M.; GARDERTON, P. & GILLIES, C.M. The nutritive values of nonmilk proteins for the preruminating calf; the effect of replacement of milk protein by soya-bean or fish-protein concentrate. *Br. J. Nutr.*, 38:167-88, 1977.
- SANFORD, P.A. *Digestive system physiology*. London, E. Arnold, 1982.
- SCHINGOETHE, D.; GORRILL, A.D.L.; THOMAS, J.W. & YANG, J. Size and proteolytic enzyme activity of the pancreas of several species of vertebrate animals. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 48:43-9, 1970.
- SEEGRABER, F.J. & MORRILL, J.L. Effect of soy protein on calves intestinal absorptive ability and morphology determined by scanning electron microscopy. *J. Dairy Sci.*, 65:1962-70, 1982.
- SILVA, A.G. Factors affecting utilization of soybean proteins included in milk replacers for young calves. East Lansing, Michigan State Univ., 1984. Tese Ph.D.
- SMITH, R.H. & SISSONS, J.W. The effect of different feeds, including those containing soya-bean products, on the passage of digesta from the abomasum of the preruminant calf. *Br. J. Nutr.*, 33:329-49, 1975.

- TAGARI, H. & ROY, J.H.B. The effect of heat treatment on the nutritive value of milk for the young calf. 8. The effect of the pre-heating treatment of spray-dried skim milk on the pH and the contents of total protein and nonprotein nitrogen of the pyloric outflow. *Br. J. Nutr.*, 23:763-82, 1969.
- TAYLOR, R.B. Pancreatic secretion in the sheep. *Res. Vet. Sci.*, 3:63-77, 1962.
- TERNOUTH, J.H.; ROY, J.H.B. & SHOTTON, S.M. Concurrent studies of the flow of digesta in the duodenum and of exocrine pancreatic secretion of calves. 4. The effect of age. *Br. J. Nutr.*, 36:523-35, 1976.
- TERNOUTH, J.H.; ROY, J.H.B. & SIDONS, R.C. Concurrent studies on the flow of digesta in the duodenum and of exocrine pancreatic secretion of calves. 2. The effects of addition of fat to skim milk and of "severe" pre-heating treatment of spray-dried skim milk powder. *Br. J. Nutr.*, 31:13-7, 1974.
- TERNOUTH, J.H.; ROY, J.H.B.; STOBO, I.J.F.; SHOTTON, S.M. & GILLIES, C.M. Concurrent studies of the flow of digesta in the duodenum and of exocrine pancreatic secretion in calves. 5. The effect of giving milk once and twice daily, and of weaning. *Br. J. Nutr.*, 37:237-49, 1977.
- TERNOUTH, J.H.; ROY, J.H.B.; THOMPSON, S.Y.; TOOTHILL, J.; GILLIES, C.M. & EDWARDS-WEBB, J.D. Concurrent studies of the flow of digesta in the duodenum and exocrine pancreatic secretion of calves. 3. Further studies on the addition of fat to skim milk and the use of non milk proteins in milk substitute diets. *Br. J. Nutr.*, 33:181-96, 1975.
- TERNOUTH, J.H.; THOMPSON, S.Y. & EDWARDS-WEBB, J. Concurrent studies of the flow of digesta in the duodenum and of exocrine pancreatic secretion of calves. 7. Influence of milk substitutes on abomasal lipolysis and salivary secretion. *Br. J. Nutr.*, 44:141-4, 1980.
- THIVEND, P.; CLARK, C.F.S.; ØRSKOV, E.R. & KAY, R.N.B. Digestion of partially hydrolyzed starch in milk replacers by the young lamb. *Ann. Rech. Vet. Ann. Vet. Res.*, 10:422-4, 1979.
- THIVEND, P.; TOULLEC, R. & GUILLOTEAU, P. Digestive adaptation in the preruminant. In: DIGESTIVE physiology and metabolism in ruminants. Westpoint, AVI, 1980.
- THOMAS, J.E. Neural regulation of pancreatic secretion. In: HANDBOOK of physiology. s.1., Am. Physiol. Soc./Williams and Wilkins, 1967. v.2, p.955.
- TOULLEC, R. & MATHIEU, C.M. Influence de la composition du lait ingeré sur la vidange stomocale chez le veau préruminant. *Ann. Rech. Vet. Ann. Vet. Res.*, 4:13-8, 1973.
- TRACK, N.S. & BOKERMANN, M. Functional development of the bovine exocrine pancreas. *Comp. Biochem. Physiol.*, 44:1101-7, 1973.
- WADLEIGH, J.A. & MOWAT, D.N. Nipple feeding of two types of protein supplements to calves. *Can. J. Anim. Sci.*, 58:385-90, 1978.
- WILLIAMS, V.J.; ROY, J.H.B. & GILLIES, C.M. Milk-substitute diet composition and abomasal secretion in the calf. *Br. J. Nutr.*, 36:317-35, 1976.
- WISE, G.H. & ANDERSON, G.W. Factors affecting passage of liquids into the rumen of the dairy calf. 1. Method of administering liquids-drinking from an open pail vs. through a rubber nipple. *J. Dairy Sci.*, 22:697-705, 1939.
- WISE, G.H.; ANDERSON, G.W. & LINNERRUD, A.C. Relationship of milk intake by sucking and by drinking to reticular-groove reactions and ingestion behavior in calves. *J. Dairy Sci.*, 67:1983-92, 1984.