



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

“CINÉTICA DE ADAPTACIÓN TISULAR Y CAMBIOS METABÓLICOS EN CABRAS SUBALIMENTADAS”

TESIS:

PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
DE LA PRODUCCIÓN DE LA SALUD ANIMAL

PRESENTA:

MANUEL GÓMEZ PASTÉN

ASESOR:

DR. ARMANDO SHIMADA MIYASAKA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA	
2.1 SUBALIMENTACIÓN.....	5
2.2 EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE LAS VISERAS Y LA CANAL.....	8
2.3 EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE EL FUNCIONAMIENTO HEPÁTICO.....	11
2.4 EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE EL METABOLISMO DE TEJIDO ADIPOSO.....	13
2.4.1 COLESTEROL.....	17
2.4.2 CETOSIS.....	19
2.4.3 EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE LA CONCENTRACIÓN DE HORMONAS Y METABOLITOS SANGUÍNEOS.....	20
3. OBJETIVO GENERAL.....	28
4. MATERIALES Y METODOS.....	29
5. RESULTADOS.....	32
6. PROCEEDING: Fatty acid profiles in the adipose tissue of underfed goats.....	33
7. ARTICULO 1.Effect of a long term feeding restriction on the subsequent body weight, condition score, and tissue composition of mature goats.....	38
8. ARTICULO 2. Efecto de la severidad de una subalimentación crónica sobre la concentración plasmática de algunas hormonas y metabolitos en cabras adultas.....	53
9. DISCUSIÓN GENERAL.	
9.1 PESO Y CONDICIÓN CORPORAL.....	77
9.2 METABOLITOS PLASMÁTICOS.	
9.2.1 GLUCOSA.....	78
9.2.2 PROTEÍNAS TOTALES Y ALBÚMINA.....	79
9.2.3 ÁCIDOS GRASOS NO ESTERIFICADOS (AGNE).....	80
9.3 HORMONAS PLASMÁTICAS.....	82
9.4 COMPOSICIÓN CORPORAL.....	83
9.4.1 PERFIL DE ÁCIDOS GRASOS.....	86

1. INTRODUCCIÓN.

La subalimentación crónica de pequeños rumiantes, es una situación que se presenta en forma cotidiana en ciertas regiones del planeta, que conjugan principalmente dos situaciones: 1) clima, donde los períodos de sequía se extienden por varios meses, y 2) una difícil situación económica que impide hacer frente al marcado cambio en la disposición de alimento (Chilliard et al., 1998; Silanikove, 2000).

Las necesidades nutritivas de los rumiantes en pastoreo se cubren mediante el consumo de alimentos, en el agostadero o los ofrecidos en forma complementaria por el productor. Cuando el aporte de tales alimentos es insuficiente para cubrir sus necesidades básicas, hacen uso de reservas corporales, manifestándose en pérdida de peso, cuya magnitud dependerá de la severidad y la duración de la restricción alimenticia, sin embargo, se ha observado que las reservas corporales con el tiempo pueden ser subsecuentemente recuperadas (Berg et al., 1976; Birkelo et al., 1991; Aziz et al., 1992).

Tanto el consumo voluntario como los requerimientos nutricionales de los rumiantes están sujetos a fluctuaciones cuantitativas y cualitativas que obtienen a partir de los alimentos, por lo tanto, deben considerarse no sólo los nutrimentos por la ingesta, sino también aquellos provenientes de los propios tejidos y órganos del animal (Burrin et al., 1988).

Actualmente, no existe la información necesaria para explicar con claridad los cambios metabólicos que ocurren en las cabras, cuando estas se someten a una disminución crónica en el aporte de nutrimentos, y que a partir de esto, se puedan calcular los efectos que les provoca y la mejor manera de contrarrestarlos.

Este trabajo presenta un estudio sobre los cambios en el metabolismo del músculo esquelético, de las vísceras, (específicamente del hígado), y del tejido adiposo; dirigidos directa o indirectamente por la modulación en la concentración de

algunas hormonas y metabolitos en sangre, debido a que son algunos de los puntos más importantes en las cabras para adaptarse al estrés nutricional.

Los resultados obtenidos de este trabajo se encuentran en parte, publicados dentro de un Proceeding en el American Society of Animal Science (2000, 51:17-20), en un artículo publicado a una revista Nacional (Técnica Pecuaria en México, 2010), y en otro artículo por enviar.

2. REVISIÓN DE LITERATURA.

2.1. SUBALIMENTACIÓN.

En México, el pastoreo de cabras es una de las actividades agropecuarias más importantes de la región semiárida del centro del país, donde se les cría en sistemas de pastoreo extensivo, aprovechando así las características particulares de este animal, que no poseen los ovinos o los bovinos, y que les permiten un buen desarrollo productivo en condiciones adversas (Ricardi y Shimada, 1992).

La mayor población caprina se concentra en los estados de Mexico, Puebla, Oaxaca, Hidalgo, San Luis Potosí, Coahuila, Guerrero y Guanajuato (INEGI, 2011). Para 2011, el inventario nacional de caprinos fue de 8,993,221 cabezas, con una producción durante el año de 43,818 Toneladas de carne más 161,963 L de leche (SAGARPA, 2012).

Se ha observado tanto a nivel nacional como en diferentes países, que las cabras se adaptan mejor a condiciones difíciles como altas temperaturas y escasez de alimento, que otros rumiantes domésticos. Esa especie se caracteriza por su adaptación a los climas de zonas árida y semiárida (Silanikove, 2000), pero aunque se sabe de la habilidad de las cabras a sobrevivir y producir mejor que otros rumiantes bajo condiciones climáticas difíciles, no se conocen con precisión los efectos que producen una subalimentación de la larga duración sobre esta especie.

El equilibrio en el mantenimiento de peso, ha sido definido como el consumo de alimento o de energía que permite la conservación del peso corporal sin fluctuaciones. Para que se presente este equilibrio, se requiere que exista un balance entre el consumo y el gasto energético, influyendo también el tamaño de la masa proteica corporal, las reservas de glucógeno y el tamaño de la masa de tejido adiposo (Orskov, 1982; Clawson et al., 1991). Para alcanzar un estado de mantenimiento, también es importante considerar la cantidad de nutrientes consumidos. Por su parte, Jenkins y Ferrell 2007, describen la relación entre

consumo de materia seca (MS), la habilidad para sostener el peso corporal (PEC) por unidad de consumo de MS, y los días para alcanzar el equilibrio de peso entre vacas adultas, vacías y secas de diversas razas bovinas (Angus, Braunvieh, Charolais, Hereford, Gelbvieh, Limousin, Pinzgauer, Red Poll, y Simmental), se registraron el peso y el consumo de MS en forma individual, los tratamientos fueron: 56, 76, 93, o 111 g/Kg de peso metabólico ($PEC^{0.75}$), de una dieta basada en heno de alfalfa y grano de maíz. Entre los resultados encontraron que el número de días para alcanzar el equilibrio de peso, no fue afectado por la raza, pero si por la cantidad de alimento ofrecido, requiriendo mayor número de días a medida que se aumenta la tasa de alimentación.

Al periodo en el cual, el aporte de nutrimentos no es suficiente para alcanzar un estado de mantenimiento de peso, se conoce como restricción alimenticia (RA) o subalimentación.

Existen diferentes tipos de RA:

- a) De calidad: proteicas, energéticas o ambas.
- b) De cantidad: en a base a un porcentaje del consumo de materia seca observado o esperado.
- c) Con relación a una escala de tiempo: de corta, media o larga duración, las cuales requieren que los animales se adapten a un nuevo equilibrio en un diferente contexto nutricional o fisiológico para cada caso. Esta última puede presentarse tanto en las restricciones de calidad como en las de cantidad (Chilliard et al., 2000; Mora et al., 2007).

En general bajo circunstancias de RA, los animales pueden, aunque no por tiempo indefinido, hacer uso de sus reservas corporales e incluso disminuir la tasa metabólica basal y/o suspender algunas funciones no esenciales para su supervivencia como el crecimiento y la actividad reproductiva. Es decir, existe la capacidad de adaptarse a niveles restringidos en el consumo de energía, reduciendo los requerimientos para mantenimiento (Ledger y Sayers, 1977; Forsum et al., 1981; Koong et al., 1983; Ferrell et al., 1986; Murray y Slezacek,

1988; Burrin et al., 1990; Clawson et al., 1991; Gómez-Pastén et al., 1999, 2010; Mitchell, 2007; Mora et al., 2007). Después de un período de movilización de reservas corporales, éstas deben ser restablecidas cuando las condiciones sean más favorables, para permitir la reactivación de las funciones no esenciales para sobrevivir, que fueron temporalmente suspendidas. La movilización de reservas corporales y el riesgo de sufrir un déficit alimentario, se amplifica durante la gestación y la lactancia, por el incremento de los requerimientos fisiológicos; se ha demostrado en borregas que una situación de RA crónica maternal cercana al parto puede provocar al producto alteraciones en el desarrollo muscular, en los depósitos de grasa, en la función pancreática, y en el eje hipotalámico-pituitaria-adrenal (Mora et al., 2007, Oliver et al., 2007).

Pero los requerimientos para mantenimiento incluso pueden cambiar a través del tiempo, sin presentarse una RA; cuando dos grupos de novillos con peso promedio de 185 Kg y 275 Kg fueron alimentados durante 24 semanas con una dieta para mantenimiento (2.51 Mcal de EM/Kg), se determinó que a partir de la semana 12 del experimento, los animales disminuyeron cerca del 50% sus requerimientos de energía de mantenimiento, situación similar ocurrió en novillos de 450 Kg de peso de diferente raza (Hereford y Boran) que presentaron disminución en los requerimientos de energía para mantenimiento de 18% y 28% respectivamente (Ledger y Sayers, 1977; Koong et al., 1985).

Por otra parte, se ha observado que los niveles previos de alimentación tienen un efecto significativo sobre los requerimientos para mantenimiento, usando ovinos de la misma edad, con peso inicial de 41.6Kg y llegando al mismo peso final de 49.5Kg en promedio, con diferentes modelos de crecimiento, se concluyó que los animales con plan de alimentación bajo-alto tuvieron requerimientos de mantenimiento 32% más elevados que aquellos con plan de alimentación alto-bajo. Lo anterior, nos muestra que el cambio en el requerimiento energético para mantenimiento responde tanto al nivel nutricional como a otros factores incluyendo la edad, la especie, el estado fisiológico y raza del animal (Oliver et al., 2007).

Mora et al., (2007) han descrito tres fases metabólicas de acuerdo a períodos prolongados de subnutrición y con base en la forma de utilización de energía y proteína:

Fase I: Período corto de adaptación (1-3 días). Se caracteriza por una marcada utilización de glucógeno y lípidos, así como por una reducción neta en la utilización de proteínas.

Fase II: Corresponde a un largo período de ahorro proteico. Está asociada con el uso de lípidos como fuente primaria de energía. La mayor parte del gasto energético depende de la oxidación de las grasas, lo cual ocurre principalmente en la mitocondria del hepatocito y en los peroxisomas.

El paso entre las fases II y III no es el resultado del agotamiento de los lípidos, porque del 10 al 20% de las reservas iniciales de lípidos permanecen aun disponibles durante dicha transición (Moreno y Martínez, 2002; Cummins et al., 2008).

Fase III: Es una fase que se caracteriza por un marcado aumento en la utilización de proteínas.

La descripción anterior, proporciona una idea general del uso de reservas corporales al presentarse una restricción alimenticia prolongada, pero además se ha generado información específica sobre el efecto en el tamaño y actividad de diversos órganos y tejidos, así como sobre la tasa metabólica basal y los mecanismos celulares implicados en ambos casos.

2.2. EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE LAS VISCERAS Y LA CANAL.

El efecto del nivel de nutrición en el metabolismo de los órganos viscerales es el reflejo de la relación entre el consumo de energía metabolizable, el flujo sanguíneo y el consumo de oxígeno del hígado y la sangre portal drenada de las vísceras (Burrin et al., 1989). Los tejidos viscerales explican del 40 al 50% del gasto cardiaco, de la síntesis de proteína y de la producción de calor, es decir, el 30%

del gasto energético basal resulta del metabolismo del hígado, el tubo digestivo y el corazón; y cerca de un 22% es resultado del metabolismo del riñón, el cerebro y la piel (Koong et al., 1983; Ferrell et al., 1986; Kerr, 1988; Burrin et al., 1990). En referencia a esto, Baldwin et al., (1980) demostraron que el gasto energético de estos tejidos metabólicamente activos, es mucho más alto que el asociado a los tejidos de la canal, es decir, la actividad metabólica de un órgano está relacionada con el tamaño y su actividad metabólica por unidad de tejido (Ferrell, 1986; Burrin et al., 1989; Burrin et al., 1990). Por otra parte, la tasa metabólica por unidad de peso también puede ser influida por factores como la edad, la raza y el nivel de nutrición (Koong et al., 1983; Burrin et al., 1989; Clawson et al., 1991).

Un ejemplo de lo anterior, se muestra en caprinos, al evaluar el efecto de la duración (18 y 36 semanas) y la severidad de la RA sobre el peso y la composición corporal, en este trabajo se realizaron 2 experimentos usando en cada uno 12 cabras hembras, adultas, vacías y secas, los animales de ambos experimentos recibieron los siguientes niveles de alimentación (NA): NA100%, NA80% y NA60%, al final del período de restricción se determinó que el NA no tuvo efecto sobre la composición química del tejido disectable (canal sin hueso), y que el hígado fue el único órgano afectado, estos resultados muestran la capacidad de adaptación de las cabras adultas a períodos de restricción alimenticia de mediana y larga duración, así como la importancia del hígado como fuente metabólica para la generación de energía y el mantenimiento de la síntesis proteica (Mora et al., 1996). En continuidad a este trabajo, se realizó otro experimento con metodología similar en cuanto a la duración y el tipo de animales utilizados, y se determinó que la restricción alimenticia redujo el rendimiento de la canal y afectó la composición química del hígado y del músculo esquelético (Gómez-Pastén et al., 1999).

Otros autores, llegaron a resultados similares en diferentes especies como cerdos, ratas, ovinos y bovinos, donde concluyeron que al disminuir consistente el plano nutricional, se produce una reducción relativa (como porcentaje del peso al

sacrificio) en el tamaño de hígado, riñón, estómago e intestinos (Ferrell et al., 1986; Kerr, 1988; Burrin et al., 1988; Burrin et al., 1990).

Al estudiar la duración de la RA sobre el uso de las reservas corporales, en vaquillas en crecimiento, se encontró que una RA de dos meses, no modificó ($P \leq 0.05$) la composición de la canal, pero cuando estas vaquillas fueron sometidas a cuatro meses de RA, las canales mostraron menor proporción de grasa y mayor de hueso, sin embargo, la proporción de músculo no fue afectada por la RA (Yambayamba y Price, 1991). En relación a esto, Murphy y Loerch (1994), indicaron que la proporción de grasa contenida en la canal en novillos se reduce, mientras que la de proteína y el agua se incrementan como resultado de la reducción en el consumo de alimento durante 168 días. En apoyo a estos resultados Atti et al., (2000), demostró en ovejas adultas que el efecto de una RA más severa (80%), por un período más prolongado (161 días) provoca una pérdida ($P \leq 0.05$) de PC y de otros componentes corporales como: hígado, riñón, compartimientos gástricos, bazo y colon; pero no el peso del intestino delgado, además observaron una reducción en la cantidad de proteína contenida en las vísceras afectadas, pero a diferencia de los trabajos anteriores, la restricción alimenticia también produjo disminución de peso en: cabeza, piel y corazón y disminución en el contenido de cenizas de componentes con alta proporción de hueso (cabeza y patas). Estos resultados concluyen que en ovejas, bajo una subalimentación más severa se ven afectados mayor número de órganos y tejidos, incluyendo en algunos casos la movilización de minerales óseos.

En cuanto a la relación de los ácidos nucleicos en novillos sometidos a una RA, la reducción en el tamaño de órganos viscerales como el hígado se presentó en el tamaño celular (reducción en la relación Proteína:ADN), con ligeros cambios en el número de células (Concentración de ADN) sin embargo, la concentración celular de ARN se encontró una relación directamente proporcional con el peso total del hígado, indicando que el ARN es un buen indicador de la capacidad de síntesis de proteína, ya que normalmente el 80% del total de ARN, es ARN ribosomal. En

contraste, en el intestino, la relación proteína:ADN no se redujo en los animales restringidos, pero sí la concentración total de ADN, es decir, que el bajo peso intestinal fue debido, principalmente, a una disminución en el número celular (Sainz y Bentley, 1997). En otro trabajo en borregas, con una RA del 40% durante 40 días, Scheaffer et al., (2004), encontraron en duodeno, que las concentraciones de ADN, ARN y ARN:ADN, no fueron afectadas por la RA, en este caso se demuestra la importancia del nivel de alimentación y de la duración de la RA sobre el animal.

En apoyo a estos resultados, ratas sometidas a un ayuno de 72 h mostraron una menor concentración (mg/g de tejido) de ARN, y una alta concentración de ADN en hígado, riñón e intestinos (Burrin et al., 1988). Sin embargo, al comparar éstas mismas determinaciones en el hígado de cabras subalimentadas durante 36 semanas, sólo se encontró una disminución en el contenido de proteína, y un incremento en la concentración de ADN por gramo de tejido fresco, lo que resultó en una disminución en las relaciones ARN:ADN y proteína:ADN. Estos datos sugieren que una privación de nutrimentos reduce la concentración de ARN y de proteínas de las vísceras, debido a una reducción aparente del tamaño celular y en la actividad de síntesis de proteína (Gómez-Pastén et al., 1999).

2.3. EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE EL FUNCIONAMIENTO HEPÁTICO.

El hígado es un órgano que realiza gran cantidad de funciones que se interrelacionan entre sí. Las funciones básicas del hígado se pueden dividir en:

- 1) Vasculares, para almacén y filtrado de la sangre.
- 2) Metabólicas, que tienen que ver con la mayor parte de los sistemas metabólicos del organismo.
- 3) Secretoras.

El hígado es uno de los órganos frecuentemente más afectados por cambios metabólicos, pero cuenta con una gran reserva funcional y una notable capacidad para regenerar sus células poligonales. Las células hepáticas constituyen una gran reserva químicamente reactiva, que está involucrada en el procesamiento y/o almacenaje de todos los materiales absorbidos en el intestino y son transportados a través de la vena porta. Es decir, participa en la regulación de la concentración de solutos en la sangre, y en la formación y secreción de la bilis al mismo tiempo; para lograr esto requiere de una serie de mecanismos metabólicos que incluyen transporte, biotransformación, síntesis, secreción y almacenamiento (Burrin et al., 1988; Mora et al., 2007).

La alteración en la concentración de las proteínas plasmáticas sintetizadas en el hígado depende de varios factores, y el estado nutricional influye de manera importante. De tal manera, que los cambios en la concentración de proteínas no indican la presencia de una enfermedad específica sino un estado de desequilibrio entre la síntesis y el catabolismo proteico (Cornelius, 1989). La disminución en las proteínas plasmáticas, puede ser un indicativo del nivel de malnutrición, viéndose afectada tanto la concentración del total de proteínas plasmáticas, como la concentración de albúmina (aun teniendo una vida media relativamente larga de 19 días), factor muy importante ya que para conservar normal la presión osmótica en la sangre, se requiere una adecuada concentración de proteínas plasmáticas, evitando con ello la aparición de edema (Brody, 1994).

Estudios relacionados muestran que la albúmina sérica responde a la etapa de producción láctea, tendiendo a disminuir con la intensificación de la producción y por la disminución en la capacidad de síntesis hepática (Rowlands et al., 1977). Por otro lado Phetes et al., (1985), al estudiar el efecto del nivel de alimentación sobre la concentración sérica de las mismas proteínas, concluyen a diferencia de los trabajos anteriores, que animales con mayor consumo de energía presentan mayor concentración de triyodotironina (T_3) lo que provoca un efecto catabólico proteico, reduciendo la concentración de albúmina. En éste sentido, y con

respecto a la revisión de literatura, no tenemos información suficiente de cómo una subalimentación prolongada en cabras, podría afectar la concentración de dichas proteínas.

2.4. EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE EL METABOLISMO DE TEJIDO ADIPOSO.

El tejido adiposo es la mayor fuente de combustible metabólico, ya que es un almacén de triglicéridos. En animales adultos este tejido representa del 20 al 30% del peso corporal, y puede representar más del 85% del total de la energía almacenada. La oxidación de las grasas rinde más del doble de energía que la de los glúcidos o las proteínas. Por su naturaleza hidrofóbica, la grasa es almacenada más eficientemente que otros compuestos, ya que, para almacenar proteínas y glúcidos (glucógeno) se requiere de agua. (Samra, 2000).

A partir de los ácidos grasos no esterificados (AGNE) absorbidos, las células intestinales sintetizan triglicéridos (TG), los cuales se secretan a la circulación en forma de quilomicrones. Para que estos ácidos grasos puedan entrar a los adipocitos, se requiere de la acción de la lipoproteína lipasa (LPL), la cual induce lipólisis intravascular y es regulada por la concentración de insulina plasmática (Samra, 2000).

En los rumiantes, los lípidos también pueden ser sintetizados *de novo*, a partir de ácido acético y en menor grado de lactato, principalmente en el tejido adiposo, o bien pueden provenir de la hidrólisis de los triglicéridos plasmáticos por la LPL.

Actualmente se sabe que, la disminución en la tasa de síntesis de ácidos grasos y en la actividad de la LPL durante períodos de ayuno, y el retorno de estos valores previos o más altos durante la realimentación es más lenta en rumiantes, que en no-rumiantes, debido al efecto amortiguador del rumen (Chilliard et al., 1998). Los depósitos de lípidos en las cabras consisten principalmente de ácidos grasos

saturados (AGS) 30-71%, ácidos grasos monoinsaturados (AGMI) 20-57% y ácidos grasos poli-insaturados (AGPI) menos del 6%.

Los principales ácidos grasos contenidos en el tejido adiposo son: C18:1, C18:0 y C16:0, seguidos por C14:0, C16:1 y C18:2, con menores cantidades de C10:0, C12:0, C14:1 y C17:0. No obstante, aún no se han cuantificado ácidos grasos de menor tamaño en los estudios revisados (Banskalieva et al., 2000).

En general, la composición de los ácidos grasos de los depósitos de tejido adiposo de las cabras, está en el rango típico de los rumiantes, es decir, la grasa peri-renal es mayor en C18:0 y menor en C14:0, C16:1, AGMI y AGPI comparadas con ovejas. La concentración de los ácidos grasos 16:0 en grasa peri-renal es similar entre ovejas y cabras, pero es menor en cabras comparadas con bovinos productores de carne. Opuesto a la grasa peri-renal, los depósitos de grasa subcutánea en cabras son menos saturados comparados con las ovejas (Banskalieva et al., 2000).

Aún en el mismo animal, la composición de la grasa o el perfil de ácidos grasos contenidos en la misma, no es constante en las diferentes zonas del cuerpo, el grado de insaturación depende de la localización anatómica, por lo general, la grasa subcutánea es la más insaturada, seguida por la grasa intermuscular e intramuscular; mientras que la grasa de los órganos internos es la más saturada, a este respecto, los patrones de saturación están por lo tanto, relacionados inversamente con la temperatura de los depósitos adiposos (Thompson et al., 1978; Moreno et al., 2002).

Una disminución considerable en el consumo de alimento, provoca un balance de energía negativo, que desencadena la utilización de reservas de energía, principalmente los triglicéridos almacenados en el tejido adiposo (Di Marco et al., 1981; Drackley, 1999; Bobe et al., 2004). Por acción de algunas hormonas (epinefrina, norepinefrina, hormona de crecimiento) que estimulan la acción de la

enzima lipasa, se lleva a cabo el proceso de lipólisis, mediante el cual son liberados al torrente sanguíneo una gran cantidad de AGNE, y a su vez, una gran parte de estos son captados por el hígado, en el cual pueden ser utilizados en cuatro principales rutas metabólicas:

1. Ser oxidados en la mitocondria y peroxisomas (β -oxidación) como fuente de energía para los hepatocitos.

Dependiendo de la cantidad disponible de glucosa ó ácido propiónico a nivel hepático, tomarán una de las dos siguientes rutas metabólicas.

2. Cuando suficiente cantidad de oxalacetato y/o propionato disponibles, los AGNE pueden ser incorporados fraccionalmente (segmentos de 2 carbonos) a moléculas de Acetil Co-A, y formar citrato, integrándose al Ciclo de Krebs.

3. Cuando no hay suficiente cantidad de oxalacetato o propionato disponibles, los AGNE pueden ser incorporados fraccionalmente (segmentos de 2 carbonos) a moléculas de Acetil Co-A, para posteriormente formar cuerpos cetónicos (acetona, acetoacetato o β -OH butirato).

4. Si es muy elevada la cantidad de AGNE que ingresan al hígado, una parte se puede desviar de las rutas metabólicas antes mencionadas, y serán re-esterificados y almacenados como TG (lo que puede derivar en hígado graso), los cuales, ocuparán poco a poco tejido funcional, disminuyendo en el mismo, actividades tan importantes como la gluconeogénesis, que en el rumiante representa más del 90% de la glucosa producida (Drackley, 1999; Bobe et al., 2004).

Por las razones mencionadas anteriormente, la concentración plasmática de los AGNE está considerada como uno de los mejores indicadores del “estatus energético” (Dunshea y Bell, 1988; Drackley, 1999; Bobe et al., 2004; Finn y Dice, 2006), además se encontró que otros estudios guardan una relación inversamente proporcional con la fertilidad, relacionado también con una reducción a la sensibilidad del endometrio a la progesterona y por lo tanto, el desarrollo de un ambiente no apto para los embriones (Burkhart et al., 2005; Abecia et al., 2006).

Cabe mencionar que tanto los AGNE como los cuerpos cetónicos, tienen un efecto negativo a nivel de sistema nervioso central (SNC) sobre el consumo de alimento (Drackley, 1999; Bobe et al., 2004). A diferencia del no rumiante, el SNC del rumiante tiene una capacidad muy limitada de usar los cuerpos cetónicos como fuente de energía (Pell y Bergman, 1983), por lo que en estas especies, la alta concentración en sangre de cuerpos cetónicos podría resultar más tóxica y perjudicial para muchos tejidos.

La movilización de la grasa corporal varía tanto por la severidad y duración de la RA como por la grasa corporal inicial, un ejemplo de esto se encuentra cuando ovejas vacías y secas, que presentaban una cantidad de grasa corporal moderada al inicio del experimento (290g lípidos/Kg peso), al ofrecerles un consumo del 40% de sus requerimientos de mantenimiento durante 8 semanas, presentaron pérdidas de 5.9Kg de grasa corporal, equivalente al 28% de sus lípidos totales iniciales (Chilliard et al., 2000).

Estudios realizados sobre la variación de la actividad de la lipoproteína lipasa (LPL) en tejido adiposo blanco de ratas durante 3 días de ayuno y 21 días de realimentación, muestran que: 1) durante el ayuno, los adipocitos disminuyeron de tamaño, lo mismo que la actividad de la LPL en un 80%; y 2) con la realimentación a libertad, la actividad de la LPL retornó a valores controles en solo 4 días, y posteriormente en 7 días los adipocitos llegaron a su tamaño inicial, (Fried et al. 1983). Esta actividad de la LPL también fue estudiada por DiMarco et al., (1981), al encontrar que la regulación de la deposición de TG y la liberación de ácidos grasos en tejido adiposo de bovino: a) incrementa la concentración de AGNE durante un ayuno de 9 días; b) después de 4 días de realimentación los AGNE regresan a su concentración basal; c) el ayuno no tiene efecto sobre la concentración de colesterol plasmático, no así la actividad de la LPL, que disminuye 37% durante el ayuno y se incrementa arriba del 100% del valor inicial con la realimentación. Estos cambios significativos en la concentración plasmática

de AGNE y de la actividad de la LPL en tejido adiposo durante el ayuno y realimentación sugieren, que la movilización de ácidos grasos e incorporación de triglicéridos por el tejido adiposo de bovino se adapta a grandes cambios en el consumo de energía.

Por otra parte, al estudiar el metabolismo de AGNE en cabras subalimentadas durante 34 días, al igual que los trabajos anteriores, esta RA resulta en un aumento en la concentración de AGNE, y con una tendencia a elevar la relación AGNE:glicerol, lo que sugiere a nivel metabólico una movilización de grasa corporal debida a una disminución en la lipogénesis y una re-esterificación intracelular de AGNE, y no sólo al aumento en la lipólisis (Dunshea et al.,1988).

Boer et al., (1985), al estudiar en rumiantes, la concentración plasmática de β -hidroxibutirato y aminoácidos (aa), en vacas lecheras durante la gestación, la lactación temprana y en estado de subalimentación (restricción alimenticia de 54%), encontraron que la concentración de cuerpos cetónicos se incrementa ligeramente en lactación temprana, y significativamente por subalimentación, al tomar la ruta metabólica descrita anteriormente. Otros investigadores, también observaron que la concentración de aa se incrementa sólo en el período de lactación temprana, y este incremento sugiere que la proteína está siendo movilizada; no obstante cabe recordar que no todos los aa liberados pueden ser usados en gluconeogénesis, pero durante el período de subalimentación, una cantidad igual o mayor de proteína corporal puede ser degradada y la tasa de gluconeogénesis o la demanda de precursores gluconeogénicos puede incrementarse a fin de compensar las necesidades de energía en el organismo (Finn y Dice, 2006).

2.4.1. COLESTEROL

El colesterol es un esteroide (lípidos) que se encuentra en los tejidos y en el plasma sanguíneo de los vertebrados. Se presenta en altas concentraciones en el hígado,

médula espinal, páncreas y cerebro. El colesterol del organismo tiene dos orígenes:

Endógeno, procedente de la síntesis *de novo*, y exógeno, procedente de la dieta.

El colesterol se absorbe en el intestino gracias a los ácidos biliares y a los fosfolípidos que son vertidos desde el hígado. La cantidad absorbida es muy variable y está controlada por la familia de transportadores ABC, los ácidos biliares y por otros factores, algunos de los cuales hoy en día son desconocidos.

En cuanto a la síntesis endógena, el hígado contribuye aproximadamente a un 20% en la síntesis en todo el organismo. Esta síntesis se produce a partir de acetil-CoA, en una ruta metabólica en la que la enzima limitante es la HMG-CoA reductasa. Esta y otras enzimas implicadas directamente en esta vía están reguladas a la baja por el colesterol y otros esteroides. El equilibrio entre los compartimentos hepáticos de colesterol (libre y esterificado) es clave para la regulación de los niveles de colesterol en sangre. Dicho equilibrio se mantiene gracias a varias enzimas: la acilcoenzima A en relación con la colesterol aciltransferasa y la colesterol ester-hidrolasa. Cuando los niveles de colesterol en el hepatocito se elevan, la célula debe activar los procesos fisiológicos pertinentes para evitar la toxicidad que el colesterol libre provoca. Otro aspecto importante del metabolismo del colesterol es la síntesis de ácidos biliares. Éstos son sintetizados en el hígado y reciclados gracias a la circulación enterohepática. Se trata de un proceso complejo cuya función es transportar los ácidos biliares desde el intestino delgado a la circulación portal, y de ésta al hepatocito, de ahí a la bilis y finalmente desde la vesícula biliar de nuevo al intestino. (Navarro et al., 2009).

El colesterol tiene múltiples e importantes funciones. Por un lado, es componente de las membranas biológicas de las células eucariotas de las diversas especies animales. Por otro lado, el colesterol es precursor de otras biomoléculas importantes como son los ácidos biliares, las hormonas esteroideas (andrógenos, estrógenos, progestágenos, gluco y mineralcorticoides) y la vitamina D. Por último, el colesterol es necesario para la síntesis y secreción de las lipoproteínas, ya que

es uno de los componentes de las mismas. Una función recientemente descubierta es la implicación del colesterol en la embriogénesis y la diferenciación celular. (Navarro et al., 2009)

En rumiantes, el hígado es un órgano vital en los procesos productivos, después del parto, y durante un período de restricción alimenticia severa las deficiencias y/o desequilibrios nutricionales suelen ser el origen de desórdenes metabólicos como cetosis, hígado graso, hipocalcemia puerperal y tetania hipomagnésica, En ese contexto, ocurre un incremento en la tasa de lipólisis a partir de la capacidad neoglucogénica hepática y de la oxidación periférica de acetato, y ácidos grasos libres como fuentes alternativas de substratos energéticos, no es sorprendente que ocurran cambios en el funcionamiento hepático. En los rumiantes en un cuadro de cetosis clínica o subclínica presentan menor capacidad de exportar triglicéridos por fallas en la síntesis y/o liberación de las lipoproteínas o de sus precursores como el colesterol (Rudolph et al., 2000; Corbellini, 2009).

2.4.2. CETOSIS

La cetosis es un estado metabólico que se produce por la elevada concentración de cuerpos cetónicos en la sangre, provenientes de la lipólisis (movilización de grasas de las reservas) y de subproductos de la oxidación de los ácidos grasos.

La sub-alimentación, especialmente en ovejas preñadas induce a cetosis. Cuando esto ocurre las hembras consumen menos alimento a medida que avanza la gestación, pues los fetos van ocupando mayor espacio abdominal. Por lo tanto, una oveja preñada con mellizos y/o trillizos, consume menos por el espacio que ocupa la grasa intra-abdominal. En el caso de la especie caprina, que está mucho más adaptada a las condiciones extremas del medio ambiente, cuando se ve en dificultades de adquirir su alimento, es capaz de eliminar su preñez, es decir aborta con gran facilidad, para preservar su vida y de esa manera no padece esta toxemia típica de las ovejas, a pesar de tener mellizos ó trillizos (Tortora, 1986).

Para su mejor clasificación la cetosis se divide en dos tipos: cetosis primaria o sub-alimenticia y cetosis secundaria.

- 1) Cetosis primaria: Es la que se da por el ayuno, es decir por falta de alimento.
- 2) Cetosis secundaria: Es la que se da por estrés, falta de apetito, en algún estado febril o septicémico por metritis, mastitis, piometra y cualquier otra causa que provoque fiebre y conlleve a la inapetencia.

El animal debe mantener una glucemia de 40-60 mg/100 ml para poder realizar todos sus procesos metabólicos en todos los tejidos y sistemas, especialmente en el SNC, que requiere un aporte permanente y sostenido de glucosa a través de la sangre para mantener sus requerimientos oxidativos.

Los animales no rumiantes utilizan los carbohidratos como: almidón, lactosa y sacarosa como fuente precursora de glucosa. En cambio, en los rumiantes, los microorganismos del rumen y de las partes posteriores del aparato digestivo, producen ácidos grasos volátiles (AGV): Acetato, Propionato y Butirato en proporciones de 70:20:10 respectivamente. De ellos, el Propionato es la única fuente de glucosa y glucógeno hepático.

2.4.3 EFECTO DEL NIVEL DE ALIMENTACIÓN SOBRE LA CONCENTRACIÓN DE HORMONAS Y METABOLITOS SANGUÍNEOS.

Para mantener la vida se requiere de un constante aporte de combustibles para los tejidos corporales, estos combustibles son utilizados para generar energía y preservar la estructura de los órganos. La energía es derivada cuando el alimento ingerido es oxidado a bióxido de carbono y agua en presencia de oxígeno, generando adenosina-trifosfato (ATP). Una porción del alimento ingerido es también utilizado, directamente o después de ser transformado en otros

substratos, para remplazar las membranas celulares y organelos (Baulieu y Kelly, 1990). El remanente es almacenado como energía potencial en forma de glucógeno y/o grasa. Bajo circunstancias normales los individuos adultos permanecen dentro de un estado estable de peso durante períodos prolongados. Pero a pesar de la evidencia externa de estabilidad, ocurren cambios notables que involucran a los combustibles metabólicos varias veces al día, particularmente durante los períodos de ayuno.

Dos diferentes fases, anabólica y catabólica se van alternando. En los animales no rumiantes la fase anabólica se inicia con la ingestión de alimentos y dura varias horas. En este período cuando el consumo calórico ordinariamente excede las demandas calóricas, ocurre el almacén de energía. La fase catabólica, usualmente inicia 4 a 6 horas después del último consumo de alimento y dura hasta que el animal vuelve a comer. Durante esta fase, el cuerpo cambia de utilización de combustible exógeno a la de combustible endógeno, un cambio marcado por la movilización de sustratos a partir de sitios de almacén como hígado, músculo y tejido adiposo. Estos sustratos endógenos mantienen al organismo entre períodos de alimentación (Foster y McGarry, 1996).

Pero el metabolismo intermediario de rumiantes difiere con el de no rumiantes en varios aspectos fundamentales. Como resultado de la actividad microbial en el rumen, la mayoría de los glúcidos de la dieta son fermentados, formando cadenas de ácidos grasos volátiles (AGV). Pequeñas cantidades de glúcidos de la dieta son absorbidas como hexosas. Las necesidades de glucosa pueden cubrirse de otras fuentes que no son glúcidos, por la vía de gluconeogénesis, por lo que dicha ruta es de mayor importancia que en no rumiantes. En rumiantes la producción de glucosa hepática es mayor postpandrialmente, mientras que en no rumiantes la gluconeogénesis es mayor durante el ayuno (Nelson y Cox, 2000).

En rumiantes, los mayores sustratos gluconeogénicos son propionato, lactato/piruvato, aa y glicerol. En el animal alimentado, el propionato y los aa son

los mayores precursores de glucosa. No obstante durante el ayuno la mayor fuente de precursores es suministrada de almacenes de tejidos periféricos. El glicerol derivado de los lípidos provee solo una pequeña cantidad de sustrato (la glucosa derivada de glicerol es cerca de 15%), los aa, y por lo tanto las proteínas periféricas son el mayor sustrato para la gluconeogénesis durante el ayuno (Nelson y Cox, 2000).

El principal órgano regulador para el metabolismo de combustibles tisulares es la porción endocrina del páncreas con sus dos hormonas principales: insulina (secretada por las células β) y glucagon (secretada por las células α). Insulina es el principal mediador del anabolismo, mientras que glucagon es un prominente inductor del catabolismo. No hay hormonas de respaldo para la acción de insulina, pero otras cuatro hormonas exhiben funciones catabólicas similares a glucagon. Estas son epinefrina, norepinefrina, hormona del crecimiento (HC) y cortisol (Nelson y Cox, 2000).

La secreción de insulina y glucagon están estrechamente coordinadas al flujo de sustratos en las fases anabólica y catabólica, manteniendo la concentración de plasma en un rango normal, impidiendo tanto la hipoglicemia como la hiperglicemia. Las concentraciones de esas dos hormonas varían ordinariamente y recíprocamente: cuando la concentración de insulina en sangre aumenta la de glucagon disminuye y viceversa (Nelson y Cox, 2000).

El glucagon causa un incremento en la concentración de glucosa sanguínea mediante dos vías: una parecida a la epinefrina estimulando el rompimiento del glucógeno hepático mediante la activación de la glucógeno-fosforilasa y la otra, inactivando la glucógeno-sintetasa; ambos efectos son el resultado de la fosforilación de estas enzimas reguladoras, mediante la acción del AMPc. Y a diferencia de la epinefrina, el glucagon inhibe el catabolismo de glucosa por la glicólisis hepática y estimula la síntesis de glucosa mediante la gluconeogénesis. Ambos efectos resultan de la disminución de la fructuosa 2,6 bifosfato, un inhibidor

alostérico de la enzima gluconeogénica (fructuosa 1,6, bifosfatasa) y un activador de la fosfofructuocinasa. El glucagon también inhibe la enzima glicolítica piruvatocinasa, bloqueando así la conversión de fosfoenolpiruvato a piruvato, previniendo la oxidación del piruvato vía ciclo de Krebs; resultando una acumulación de fosfoenolpiruvato que favorece la gluconeogénesis (Nelson y Cox, 2000).

Al estimular el rompimiento del glucógeno hepático, se previene la utilización de glucosa en el hígado mediante la glucólisis y promueve la gluconeogénesis. El glucagon hace que el hígado libere la glucosa a la sangre restaurando a la normalidad la concentración de glucosa. Y aunque el hígado es el principal órgano blanco del glucagon, también afecta al tejido adiposo, activando la triglicerolipasa. Esta lipasa libera ácidos grasos libres que son utilizados por el hígado y otros tejidos como combustible, permitiendo el uso de glucosa para tejidos como el sistema nervioso (Nelson y Cox, 2000).

Como ya se mencionó, el glucagon es una hormona hiperglicemiante, que promueve la gluconeogénesis y la lipólisis. Por otra parte, la insulina tiene un efecto hipoglicemiante; minuto a minuto éstas hormonas regulan la concentración de glucosa sanguínea y el movimiento de glucosa, aminoácidos y posiblemente AGV entre el hígado y tejidos periféricos. Por lo que la regulación del metabolismo por insulina y glucagon está relacionada con el almacén de excesos de energía y el uso de la misma para mantener la vida (Brockmam, 1978). Unger (1972), fue el primero en sugerir la importancia de la relación insulina:glucagon en la homeostasis de la glucosa en rumiantes.

La insulina promueve el almacenamiento de combustibles metabólicos dentro de las células, estimula la lipogénesis en el tejido adiposo al proporcionar la acetil-CoA y el NADPH necesarios para la síntesis de ácidos grasos; mantiene una concentración normal de la enzima acetil-CoAcarboxilasa, que cataliza la conversión de acetil-CoA a malonil-CoA, proporciona el glicerol necesario en la

síntesis de TG e induce cambios en la actividad de la LPL, enzima que juega un papel fundamental en el control de la deposición de lípidos en el tejido adiposo. En la deficiencia de insulina, todos ellos están disminuidos por lo tanto la lipogénesis disminuye (Fried, 1990). En el hígado y en el músculo, estimula la conversión de glucosa a glucosa 6-fosfato, que después experimenta la isomerización a glucosa 1-fosfato y la polimerización a glucógeno por la enzima glucógeno sintetasa, cuya actividad también es estimulada por la insulina. Además incrementa la incorporación de glucosa a varios tejidos periféricos (Bowen, 1964; Brockmam, 1978) incluyendo tejido adiposo y músculo, donde además estimula la síntesis de proteínas mediante la captación de aminoácidos neutros, efecto no ligado a la captación de glucosa (Bonnet et al., 2004).

Se piensa que las acciones de la insulina sobre la síntesis global de proteína en el músculo esquelético, cardíaco y en el hígado son ejercidas sobre la traducción del ARNm. No obstante, se ha observado que la respuesta general a insulina puede ser menor en rumiantes que en no rumiantes (Bonnet et al., 2004).

In vitro se ha observado en bovinos, que el ayuno o la restricción de alimento disminuyen el número de receptores de adenosina (antilipolíticos) y se incrementan la afinidad de los receptores β -adrenérgicos, así como la expresión del gen de la lipasa sensitiva a hormona. La respuesta β -adrenérgica a la desnutrición es debida en parte a los receptores β_2 (Bonnet et al., 1998).

En bovinos y ovinos, las concentraciones de insulina plasmática (Ross y Kitts, 1973) y glucagon (Bassett, 1972) se incrementan significativamente después de la alimentación; el pico de estas hormonas se ha observado, dos a cuatro horas posprandium. Utilizando diferentes dietas, el nivel medio de insulina se ha correlacionado con el consumo de materia orgánica digestible (Bassett, 1972).

Las infusiones intravenosas de propionato, butirato y valerato son potentes estimulantes de la secreción de insulina y glucagon (Bassett, 1972). Las infusiones

de arginina, leucina y fenilalanina (Davis, 1972), están también asociadas con un incremento en la concentración de insulina plasmática. Estudios en cabras y ovinos han demostrado que la colecistocinina (CCK) puede estimular la liberación de insulina; incluso en un trabajo realizado con ovinos se encontró que la secretina también puede estimular dicha secreción.

El metabolismo de energía y proteína durante el crecimiento postnatal, es regulado por las acciones de múltiples hormonas y factores de crecimiento actuando en distintos niveles, endocrino (nivel sistémico) y autócrino/parácrino (Breier, 1999; Bonnet et al., 2004; Sánchez de Gómez, 2006).

El factor de crecimiento insulínico tipo 1 (IGF-1) fue originalmente descrito, como un factor endocrino secretado por el hígado en respuesta a la estimulación de la HC. Los IGF's circulan en plasma unidos a proteínas ligadoras de alto peso molecular (proteínas ligadoras de IGF; IGFBP), las que parecen proteger de proteólisis, dando una vida media más larga a estos factores (Baulieu y Kelly, 1990).

El efecto de los IGF's en los diferentes tejidos (P. Ej. hueso) se derivan de la contribución de los IGF's circulantes, así como del efecto generado por los IGF's producidos a nivel local (hueso), lo que hace importante conocer la presencia de las IGFBP, proteínas que solo se unen a los IGF's en los fluidos. No obstante, la concentración sanguínea de somatomedinas, responde al modificar el estado fisiológico, así como el estatus endocrino y nutricional (McGuire et al., 1992).

Existen seis diferentes proteínas con alta afinidad que son producto de diferentes genes, todas las IGFBP's tienen regiones ricas en cisteína que corresponden al sitio de unión con los IGF's. Algunas son muy glicosiladas (por ejemplo IGFBP-3) mientras otras no. Varían considerablemente en tamaño y en su afinidad por los IGF's y otras moléculas. Cada una de las IGFBP's tienen un rol único como reguladoras de la acción de IGF's. Cambios en la producción de IGFBP's puede

modificar el tejido blanco específico y la distribución de IGF's, además la producción local sistémica de IGFBP's puede alterar la distribución de IGF's circulantes dentro de tejidos blanco por la modificación en la interacción de los receptores de IGF's, aumentando o reduciendo así la actividad biológica (Breier, 1999; Sánchez de Gómez, 2006).

De Boer et al., (1985) estudiaron el comportamiento que tienen insulina, HC, glucagon y glucosa en diferentes etapas de la vida productiva de vacas lecheras que fueron muestreadas 2 semanas antes del parto (período seco), 3 semanas después del parto (lactancia temprana), durante una cetonemia (inducida por una restricción alimenticia del 54% del consumo *ad libitum*) y después de la recuperación del problema de cetosis. La glucosa y la insulina mantuvieron una concentración igual en todos los períodos, excepto en el período de cetonemia, en el cual se redujeron posiblemente, a la restricción alimenticia como lo muestran otros trabajos (Baird et al., 1972). Posteriormente, en la etapa de recuperación muestran una concentración aún mayor a las etapas iniciales (período seco e inicio de lactación). La HC aumenta en respuesta a cambios en el estado fisiológico, acorde a funciones conocidas como las de movilización de nutrientes almacenados en períodos de restricción. Y el glucagon se incrementa durante la lactación temprana, pero no se encontró una explicación para su decremento durante el período de cetonemia, cuando regresó a la concentración inicial (período seco). Wester et al., (1995) indican que tras 7 semanas de restricción de proteína, la concentración sérica de HC se incrementa y la de insulina se reduce.

Henricks et al., (1994) obtuvieron resultados similares en toretes Angus restringidos en 53% durante 175 días, en los cuales se realizaron muestreos sanguíneos en los días 14, 70, 98 y 127 del tratamiento. Provocando la restricción de energía una reducción en concentración sérica de insulina e IGF-1 a partir del día 70 del tratamiento.

Hayden et al., (1993) trabajando con novillos con una restricción en el consumo de energía de 25% durante 92 días, y ajustando semanalmente la cantidad de alimento ofrecido en base al peso corporal, observaron al final de la restricción, una reducción significativa en los niveles plasmáticos de IGF-1, glucosa e insulina. Y como resultado de una realimentación, a los 60 días las concentraciones de éstas hormonas eran similares al grupo control.

Por otra parte, estudios recientes en ovejas, muestran que la tolerancia a la glucosa en la vida adulta puede ser significativamente afectada, con la presencia de un período de restricción alimenticia durante las primeras etapas de vida del recién nacido, además de que existe una diferencia en cuanto a las hembras al tomar una vía metabólica distinta al macho, dependiendo de la duración de la RA (Poore et al., 2007).

Como se puede observar, la relación de insulina:glucagon juega un papel clave en la coordinación del metabolismo energético y proteico a través de una disminución en el aporte de nutrimentos, así como durante restablecimiento en las condiciones de alimentación, y aunque en la mayoría de los estudios se concluye que en cierto momento una reducción en el aporte de nutrimentos provoca una disminución en la concentración plasmática de glucosa, IGF-1 e insulina y un aumento en la HC (Vestergaard, 2003; Kiyama et al., 2004). Aún falta información del papel de glucagon, su relación con insulina y determinar si restricciones alimenticias más prolongadas provocan efectos similares sobre la concentración sanguínea de éstos metabolitos en animales que se adaptan mejor a condiciones difíciles como las cabras.

3. OBJETIVO GENERAL.

El propósito de este estudio, fue observar el efecto de la severidad de una restricción prolongada de alimento sobre la concentración plasmática de algunas hormonas y metabolitos en relación al músculo esquelético y algunas visceras, para determinar la cinética de adaptación tisular que ocurre en cabras subalimentadas.

3.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.

3.1.1 Observar los efectos de la severidad de un restricción prolongada de alimento sobre las medidas de peso corporal, condición corporal, depósitos de grasa y perfil de ácidos grasos.

3.1.2 Observar los efectos de la severidad de un restricción prolongada de alimento sobre la composición corporal de varios tejidos viscerales (hígado, corazón, riñon, intestino delgado e intestino grueso), así como músculo esquelético

3.1.3 Determinar los efectos de la severidad de un restricción prolongada de alimento sobre la concentración plasmática de hormonas (insulina, glucagon) y metabolitos (glucosa, AGNE, albúmina) involucrados durante una restricción alimenticia prolongada en las cabras.

4. MATERIALES Y MÉTODOS.

Localización.

Este trabajo fue realizado en el Estado de Querétaro, México, en un clima semiseco con lluvias en verano, temperatura media anual de 15°C, precipitación pluvial anual de 450 a 630 mm, principalmente en los meses de verano y a una altitud de 1990 m sobre el nivel del mar (INEGI, 2011).

Animales.

Un grupo de 22 cabras hembras con predominancia de sangre Nubia, adultas, vacías y secas, con un peso corporal inicial de 50.0 ± 5.9 kg y una calificación de condición corporal (CC) de 2.6 ± 0.5 fueron utilizadas. Las cabras permanecieron alojadas en corraletas individuales techadas, con piso de madera, teniendo libre acceso a bebederos automáticos y comederos individuales.

Tratamientos y dietas experimentales.

Al inicio del experimento, todos los animales fueron alimentados a libertad durante 9 semanas con una dieta con base en pata de sorgo (50%), heno de alfalfa (45%), melaza de caña (3.5%) y premezcla mineral-vitamínica (1.5%), de tal manera que cubrieran sus necesidades teóricas de energía metabolizable (EM) y proteína cruda de mantenimiento (PC) según el NRC (1982); Nueve semanas de período de estabilización se consideró tiempo suficiente para alcanzar una condición corporal y un peso constantes, y para ajustar la cantidad de alimento según los requerimientos de EM y PC para mantenimiento de peso (Mora et al., 1996).

Una vez terminadas las 9 semanas, las cabras se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los siguientes niveles de alimentación que recibieron durante 36 semanas:

NA1 = 100 % del consumo observado de EM y PC.

NA2 = 80 % del consumo observado de EM y PC.

NA3 = 60 % del consumo observado de EM y PC.

Los animales fueron alimentados en forma individual dos veces al día a las 0900 y 1300 hrs.

Peso y condición corporal.

Los animales se pesaron al inicio del experimento y cada 14 días en días consecutivos, sin ayuno previo y siempre a la misma hora. Con estos mismos intervalos se hizo una apreciación de la CC (Santucci et al., 1991) y el ajuste de la cantidad de alimento ofrecido se ajustó, de acuerdo al peso metabólico ($PEC^{0.75}$).

Organos y tejidos.

Al termino del periodo experiemental, los animales fueron sacrificados y las siguientes partes corporales fueron separadas y pesadas: piel, patas, cuernos, cabeza, pulmones, utero, tracto digestivo y contenido ruminal. Por otra parte se obtuvieron muestras de hígado, riñones, corazón, intestino delgado y colon. Las muestras fueron congeladas y almacenadas a -70°C para posteriores análisis de materia seca (AOAC, 1990), extracto etéreo, proteínas totales (Bradford, 1976), DNA y RNA (Life Technologies, USA).

Muestreos sanguíneos.

Al inicio del PR y posteriormente cada 4.5 semanas antes de que los animales fueran alimentados por la mañana, se realizó un muestreo sanguíneo en todos los animales, obteniendo 10 ml de sangre en tubos vacutainer heparinizados (20 UI de heparina sódica/ tubo), las muestras se centrifugaron (15 minutos a 2500 r.p.m a 4°C) y el plasma obtenido se fraccionó en viales de 1.7 ml para ser congelados y mantenidos a una temperatura de -70°C , para la posterior determinación de: glucosa, insulina, glucagon, proteínas totales, albúmina y AGNE.

Análisis de los constituyentes en plasma.

La glucosa se determinó mediante el método enzimático y colorimétrico de glucosa oxidasa (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA); proteínas totales mediante el método colorimétrico de biuret (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA); la albúmina mediante el método colorimétrico de verde de bromocresol (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA) y AGNE mediante un método enzimático

y colorimétrico (NEFA C, Wako Chemicals Inc., Dallas, TX, USA) (Evans et al., 1975; Boer et al., 1985).

La concentración de insulina y glucagon fue determinada utilizando Kits de ¹²⁵I] RIA con estándares humanos; para insulina se utilizó un kit de fase sólida (Coat-a-Count, Diagnostic Products, Los Angeles, CA. USA) y para glucagon se utilizó un kit de fase líquida (ICN Pharmaceuticals, Orangeburg, NY, USA). Los coeficientes de variación intra e Inter Ensayo fueron: 6.31% y 8.06%, 8.29% y 9.10% para insulina y glucagon respectivamente.

Análisis estadístico.

El análisis de la información se realizó mediante un diseño completamente al azar (Steel y Torrie, 1988), con 3 tratamientos: NA100, NA80 y NA60 con 7, 7 y 8 repeticiones por tratamiento respectivamente. Para determinar diferencias entre tratamientos se utilizó el procedimiento de modelos lineales generales (GLM) del Sistema de Análisis Estadístico (SAS, 1994), y la opción LSMEANS se empleó para comparar las medias entre tratamientos. Para determinar diferencias entre tratamientos de las variables con mediciones repetidas (como peso corporal, CC y la concentración plasmática de hormonas y metabolitos) durante la RA, se empleó un modelo de parcelas divididas del Sistema de Análisis Estadístico (SAS, 1994). Además se utilizó un modelo de correlación entre la concentración plasmática de hormonas y metabolitos, y el peso y CC (SAS, 1994).

5. RESULTADOS.

Los resultados obtenidos durante este trabajo se encuentran en parte publicados de la siguiente forma:

1) Proceeding, “Fatty acid profiles in the adipose tissue of underfed goats”, en American Society of Animal Science (2000, 51:17-20).

2) Artículo publicado: “Efecto de una subalimentación prolongada sobre el peso, la condición y la composición corporal de cabras adultas”, (Effect of a long term feeding restriction on the subsequent body weight, condition score, and tissue composition of mature goats), Revista Nacional: Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias. (2010, 1: 205-219).

3) Otro artículo más para ser enviado próximamente: “Efecto de la Severidad de una Subalimentación Crónica Sobre la Concentración Plasmática de Algunas Hormonas y Metabolitos en Cabras Adultas”.

Estos artículos se muestran a continuación, y posterior a ellos, se encuentra una discusión y conclusión general.

6. PROCEEDING.

Proceedings, Western Section, American Society of Animal Science
Vol. 51, 2000

FATTY ACID PROFILES IN THE ADIPOSE TISSUE OF UNDERFED GOATS

M. Gómez-Pastén^{*1}, O. Mora-Izaguirre¹, H. Vera-Avila², R. M. Meléndez-Soto¹ and A. Shimada¹

¹FES Cuautitlán-UNAM, México and ²CENIFMA-INIFAP, México.

SUMMARY: To determine the influence of a long term feed restriction on body weight, body composition, dissectable adipose tissue and fatty acid composition of subcutaneous and visceral adipose tissue, 21 female, adult, non-lactating, non-pregnant Nubian cross-bred goats were used. All goats were fed at maintenance levels for 9 weeks to allow them to reach and maintain a constant live-weight and body condition. Thereafter, animals were feed-restricted for 36 weeks and were divided into three groups receiving either 100, 80 or 60% of the levels of the previously observed dry matter intake (RL100, RL80 and RL60, respectively). At the end all animals were slaughtered and the weights of their dissectable kidney (KAT) and subcutaneous adipose tissue (SCAT) were registered; samples of fat were used to quantify their proportion of fatty acids by HPLC using an online derivatization. Body weights were affected by the severity of the feed restriction (4.8 and 10.8 kg;

P<0.01); so did their body conditions which decreased 0.5 and 0.9 points in animals on RL80 and RL60, respectively. The proportions of C6, C8, C10, C12, C14, C16, C18, C18:1, C18:2, C18:3, C20, total saturated fatty acids and total unsaturated fatty acids in KAT were not affected by the restriction level. Only C16:1 was affected by the RL (0.41, 0.49 and 0.87% for RL100, RL80 and RL60, respectively, P<0.08). In SCAT, C16:1 was in higher proportion in the most restricted animals (0.3, 0.4 and 0.8 %, respectively, P<0.05) and the same was observed for C18:2 (1.39, 1.35 and 1.90% for RL100, RL80 and RL60, respectively, P<0.09). Saturated fatty acids were in lower proportion and unsaturated fatty acids were in higher proportion in RL60 animals (P<0.08) The RL affected body weight, body condition, the proportion of dissectable adipose tissue and the profiles of fatty acids, the SCAT being the most affected tissue.

Key Words: Goats, Underfeeding, Adipose tissues, Fatty acids

Introduction

The nutritional needs of grazing ruminants are covered through the consumption of the vegetation available in the rangeland or the feed supplements offered by the producer. When the feed fails to cover for their basic needs, they rely on their body reserves, the magnitude of the resulting weight losses, dependent on the severity and duration of the feed restriction. The utilized reserves may be subsequently replenished (Berg & Butterfield, 1976; Birkelo *et al.*, 1991, Aziz *et al.*, 1992).

Some authors report that in humans and animals, the requirements of energy for maintenance can be reduced after long periods of steady body weight and that the decrease is larger under sub-feeding conditions. In other words, they seem capable to adapt to restricted levels of feed energy, reducing their basal metabolic rate, *i.e.*, a reduction in the fasting heat production (Ledger & Sayers, 1977; Forsum *et al.*, 1981; Koong *et al.*, 1983; Ferrell *et al.*, 1986; Murray *et al.*, 1988; Burrin *et al.*, 1990; Clawson *et al.*, 1991).

The composition of body fats, their fatty acid profile and degree of saturation depend on the anatomical location; in general, subcutaneous fat is more unsaturated, followed by inter and intra-muscular fat; the internal fat is the most saturated. Moreover, within the subcutaneous fat, the most superficial layers of fat are more unsaturated, and the saturation increases with depth. The saturation patterns are inversely related with the temperature of the fatty deposits (Thompson *et al.*, 1978) and are possibly regulated through the action of the Δ^9 desaturase (esteroil-CoA desaturase), an enzyme found in the adipose tissue, main site of the *de novo* synthesis of fatty acids and one of the main sites for the production of mono-unsaturated fatty acids in ruminants. The enzyme is found at higher concentrations in the fat depots related to the carcass and the epicardium (Barber *et al.*, 2000).

The purpose of this experiment was to observe the effects of the severity of a prolonged feed restriction of goats, on their body weight, body condition, fat depots, and the latter's fatty acid profiles.

Materials and MethodsThe work was conducted in the State of Querétaro, in the semi-arid region of the Mexican highlands, with an altitude of 1990 m above sea level, an average temperature of 15°C, and 460-630 mm of annual rainfall, mainly in the summer months.

Animals. A group of 21 female, adult, non-gestating, non-lactating goats of predominantly Nubian breed, with an initial body weight (BW) of 50.1 ± 5.85 kg and a body condition score (BC) of 2.6 ± 0.55 were used. They were placed in individual wooden pens with access to automatic waterers and feeders.

Treatments and experimental diets. At the start of the experiment, all animals were fed for 9 weeks, *ad libitum* amounts of a diet based on alfalfa hay and sorghum stover, that covered for their maintenance requirements for metabolizable energy and crude protein (NRC, 1982). Nine weeks were considered as sufficient time to allow the animals to reach a constant BW and BC (Mora *et al.*, 1996). Following the 9 weeks, goats were randomly distributed to each of the feeding levels that they would then receive for 36 weeks:

RL1 = 100 % of the observed ME and CP consumption
RL2 = 80 % of the observed ME and CP consumption

RL3 = 60 % of the observed ME and CP consumption

Animals were individually fed twice daily at 0900 and 1300 hrs.

Parameters. BW and BC. Goats were weighed at the beginning of the experiment and every 14 days, on consecutive days, without being fasted, always at the same hour. On the same time intervals, the amount of feed offered was adjusted according to their metabolic weight and BC (Santucci *et al.*, 1991).

At the end of the restriction period, all goats were slaughtered, registering their live BW and BC, and later the weights of the dissectable and kidney fat. In addition, samples from kidney and subcutaneous fat were taken and immediately frozen at -80°C, for later analyses of their fatty acid profile.

Laboratory Analyses. Samples of adipose tissue were hydrolyzed with a 20% KOH methanolic solution at 80°C, for 40 min, to later extract the lipidic fraction with acetonitrile-tetrahydrofuran (ACN/THF). The fatty acids were quantified by high resolution liquid chromatography using a program of online derivatization with *p*-bromophenacyl bromide. An 150 x 4.6 mm, 5µm, column MOS was used with a mobile phase, in gradient, based on water (70 %) and ACN added with 1% THF (30%).

Statistical Analyses. Data was analyzed as a completely randomized design, with three treatments as described by Steel & Torrie (1988). To determine differences between treatments the general linear model (GLM) procedure of the Statistical Analysis System (SAS, 1994) was used. The analyses of the information for those variables with single measurements (such as body condition) was performed under a completely randomized model. Parameters obtained from the carcasses and the weights of the organs were analyzed as percentages of slaughter

weight and transformed to meet the model assumptions. **Results and Discussion** Body weight decreased ($P < 0.01$) with the severity of the feed restriction 4.8 and 10.8 kg; a similar response was observed with body condition which decreased by 0.5 and 0.9 points in animals of treatments RL80 and RL60, respectively. The most severely restricted goats (RL60) had less dissectable fat than the control animals ($P > 0.05$), either measured as a percentage of slaughter weight (7.05, 5.75, and 4.49%), or as amounts of dissected tissue (3.4, 2.5 and 1.9 g), a similar to observation was made with kidney fat (0.58, 0.27 and 0.23% of slaughter weight; 0.28, 0.12 y 0.10 kg of dissected tissue; $P < 0.01$ for RL100, RL80, RL60, respectively). The observation that feed restriction in goats cause a significant loss of body weight coincides with the reports by Berg & Butterfield (1976) and Ørskov (1982), whom reported that ruminants with insufficient quantity or quality of feed have to use their body reserves to cover for their basic needs, which result in body weight losses. Something similar was found in a previous experiment with goats by Gómez-Pastén *et al.* (1999), who did not adjust the amount of feed offered in accordance to the metabolic weights of the animals, and reported a weight loss of 7.0 kg after restricting feed intake by 20 and 40% for 36 weeks. Other reports contradict these results: works with sheep (Ferrell *et al.*, 1986; Drouillard *et al.*, 1991; Aziz *et al.*, 1992), with cattle (Ledger & Sayers 1977) and goats (Mora *et al.*, 1996), indicate that underfed animals are able to maintain their body weights, by adjusting their basal metabolic rate and thus decreasing of energy needed for maintenance; however in those studies the length of the feed restrictions were relatively short and/or were fixed as if the body weights remained unchanged. The proportions of C6, C8, C10, C12, C14, C16, C18, C18:1, C18:2, C18:3, C20, saturated fatty acids (SFA) and unsaturated fatty acids (UFA) were not affected by the restriction level. The only one affected by the restriction level was C16:1 which represented 0.41, 0.49 and 0.87% of the fatty acids of kidney fat for treatments RL100, RL80 and RL60, respectively ($P < 0.08$). However in subcutaneous adipose tissue, C16:1 was found in greater concentrations in the more restricted animals (0.3, 0.4 and 0.8%; $P < 0.05$); the same happened with C18:2 (1.39, 1.35 and 1.90%; $P < 0.09$) and C18:1 (0.7, 1.0 and 2.3%; $P < 0.05$). Saturated fatty acids are found in lesser amounts as the restriction was more severe (97.2, 96.7 and 94.5%; $P < 0.08$) in contrast with the unsaturated fatty acids which behaved in the opposite direction (2.82, 3.33 and 5.45%; $P < 0.08$). As was mentioned, one of the most important factors that determine the saturation patterns is the temperature of the fat depots (Thompson *et al.*, 1978). Considering that in general the subcutaneous fat is the most unsaturated one and with lowest temperature, followed by the inter and intra-muscular fat, while the visceral fat is the most saturated one and with the highest temperature, the results observed seem to indicate that due to the effect of the feed restriction, a reduction in the fasting heat production could hence decrease the body temperature the effect being more important in the

Table 1. Effect of feeding level on some body components, expressed either in grams or as percentage of body weight at slaughter.

Component	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.
	RL100	RL100	RL80	RL80	RL60	RL60
Bodyweightchange	0.48 ^a	0.98	-4.79 ^b	0.91	-10.84 ^c	0.85
Body condition change	0.08 ^a	0.16	-0.50 ^b	0.14	-0.90 ^c	0.13
Dissectablefat	3411.0 ^a	429.76	2472.14 ^b	397.88	1931.90 ^b	372.19
Dissectable fat (%)	7.05 ^a	0.90	5.75 ^{ab}	0.84	4.49 ^b	0.78
Kidneyfat	281.63 ^a	35.12	116.08 ^b	32.51	98.88 ^b	30.41
Kidney fat (%)	0.58 ^a	0.080	0.27 ^b	0.074	0.23 ^b	0.069

a, b, c values with different superscripts in a given line, indicate significant differences ($P < 0.05$).

Table 2. Effect of the feeding level on the fatty acid profile of kidney adipose tissue, expressed as percentages.

Fatty acid	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.
	RL100	RL100	RL80	RL80	RL60	RL60
C6	30.8	6.6	29.0	6.0	36.0	5.7
C8	15.9	2.3	18.1	2.1	13.4	2.0
C10	45.2	5.0	44.7	4.7	39.8	4.4
C12	1.7	0.31	1.5	0.28	2.0	0.26
C14	2.2	0.44	2.3	0.40	1.9	0.38
C16	0.83	0.44	0.60	0.40	1.31	0.38
C16:1	0.41 ^a	0.21	0.49 ^a	0.19	0.87 ^b	0.18
C18	0.02	0.08	0.00	0.07	0.11	0.07
C18:1	1.04	0.28	1.41	0.26	1.26	0.24
C18:2	1.25	0.35	1.27	0.32	1.79	0.30
C18:3	0.61	0.14	0.51	0.13	0.71	0.12
C20	0.07	0.46	0.00	0.42	0.87	0.40
Total Saturated	96.7	0.80	96.3	0.73	95.4	0.69
Total Unsaturated	3.3	0.80	3.7	0.73	4.6	0.69

a, b values with different superscripts in a given line, indicate significant differences ($P < 0.10$).

Table 3. Effect of the feeding level on the fatty acid profile of subcutaneous adipose tissue, expressed as percentages

Fatty acid	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.
	RL100	RL100	RL80	RL80	RL60	RL60
C6	34.2	5.0	28.0	4.6	37.8	4.3
C8	14.3	2.1	17.3	1.9	17.1	1.8
C10	42.2	4.4	46.7	4.0	34.8	3.8
C12	2.44	0.44	1.49	0.40	1.61	0.38
C14	2.62	0.42	2.16	0.39	2.26	0.36
C16	1.26	0.24	0.97	0.22	1.01	0.21
C16:1	0.31 ^b	0.15	0.44 ^b	0.14	0.80 ^a	0.13
C18	0.00	0.02	0.00	0.02	0.02	0.01
C18:1	0.71 ^b	0.68	0.99 ^{ab}	0.63	2.27 ^a	0.58
C18:2	1.39 ^b	0.24	1.35 ^b	0.22	1.90 ^a	0.21
C18:3	0.41	0.13	0.56	0.12	0.48	0.11
C20	0.08	0.10	0.03	0.09	0.18	0.09
Total Saturated	97.2 ^b	1.01	96.7 ^b	0.93	94.5 ^a	0.87
Total Unsaturated	2.8 ^b	1.01	3.3 ^b	0.93	5.5 ^a	0.87

a, b values with different superscripts in a given line, indicate significant differences ($P < 0.10$).

subcutaneous fat depots than in the visceral fat depots. In general it is concluded that a prolonged feed restriction significantly affects body weight, body condition, the size of the adipose tissue depots, as well as their proportion of fatty acids, the changes

being more marked in the subcutaneous adipose tissues, which show a tendency to increase their unsaturated fatty acid contents as the restriction turns more severe.

Literature Cited.

- Aziz, N., Murray, D. & Bell, R. (1992). The effect of live weight gain and live weight loss on body composition of Merino weathers: dissected muscle, fat and bone. *Journal of Animal Science*. 70:1819-1828.
- Barber, M. C., Ward, R. J., Richards, S. E., Salter, A. M., Buttery, P. J. Vernon, R. G. & Travers, M. T. (2000). Ovine adipose tissue monounsaturated fat content is correlated to depot-specific expression of the stearoyl-CoA desaturase gene. *Journal of Animal Science*. 78:62-68.
- Berg, R. & Butterfield, R. (1976) *New Concepts of Cattle Growth*. John Wiley and Sons. Canada.
- Birkelo, C., Johnson, D. & Phetteplace, H. (1991). Maintenance requirements of beef cattle as affected by season on different planes of nutrition. *Journal of Animal Science*. 69:1214-1222.
- Burrin, D., Ferrell, C., Britton, R., & Bauer, M. (1990). Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *British Journal of Nutrition*. 64:439-448.
- Clawson, A., Garlich, J., Coffey, M. & Pond, W. (1991). Nutritional, physiological, genetic, sex and age effects on fat-free dry matter composition of the body in avian, fish, and mammalian species: A review. *Journal of Animal Science*. 69:3617-3644.
- Drouillard, J. S., Klopfenstein, T. J., Britton, R. A., Brauer, M. L., Gramlich, S. M., Wester, T. J. and Ferrell, C. L. (1991). Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. *Journal of Animal Science*. 69:3357-3375.
- Ferrell, C., Koong, L. & Nieraber, J. (1986). Effect of previous nutrition on body composition and maintenance energy costs of growing lambs. *British Journal of Nutrition*. 56:595-605.
- Forsum, E., Hillman, P. & Nesheim, M. (1981). Effect of energy restriction on total heat production, basal metabolic rate, and specific dynamic action of food in rats. *Journal of Nutrition*, 11:1691-1697.
- Gómez-Pastén, M., Mora, O., Pedraza-Chaverri, P. & Shimada, A. (1999). The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goats. *Journal of Agricultural Science (Camb.)* 132:227-232.
- Koong, L., Nienaber, J. & Mersmann, H. (1983). Effects of plane on nutrition on organ size and fasting heat production in genetically obese and lean pigs. *Journal of Nutrition*. 113:1625-1631.
- Ledger, H. & Sayers, A. (1977). The utilization of dietary energy by steers during periods of restricted food intake and subsequent realimentation. *Journal of Agricultural Science (Camb.)*. 88:11-26.
- Mora, O., Shimada, A. & Ruiz, F.J. (1996). The effect of the length and severity of feed restriction on weight, carcass measurements and body composition of goats. *Journal of Agricultural Science (Camb.)* 127:549-553.
- Murray, D. M. & Slezacek, O. (1988). The effect of weight stasis on the dissected carcass composition of crossbred sheep. *Australian Journal of Agricultural Research*. 39:645.
- Orskov, E. R. (1982). *Protein Nutrition in Ruminants*. Academic Press. U. S. A.
- Santucci, P.M., Branca, A., Napoleone, M., Bouche, R., Poisot, F., Aumont, G. & Alexandre, G. (1991). Body condition scoring of goats in extensive conditions. In: P. Morand-Fehr (Ed.), *Goat Nutrition*, Pudoc Publ., Netherlands, pp. 240-255.
- SAS User's Guide: Statistics. (1994). Statistical Analysis System Institute Inc. Cary, N. C.
- Steel, R. & Torrie, J. (1988). *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. McGraw-Hill.
- Thompson, J. R., McClymont & Fenton, M. (1978). *Agricultural and Forestry Bulletin, 57th Annual Feeders Day Report p.37*. University of Alberta.

Efecto de una subalimentación prolongada sobre el peso, la condición y la composición corporal de cabras adultas

Effect of a long term feeding restriction on the subsequent body weight, condition score, and tissue composition of mature goats

Manuel Gómez Pastén^a, Ofelia Mora Izaguirre^b, Rosa María Meléndez Soto^a, José Luis Romano Muñoz^c, Héctor Vera Avila^c, Armando Shimada Miyasaka^{b,c}

RESUMEN

Para determinar la respuesta de cabras adultas a una restricción alimenticia prolongada y el efecto en su peso, condición y composición corporal, se llevó a cabo un experimento usando 21 cabras hembras encastadas de Nubia, adultas, vacías y secas. Se registró durante nueve semanas el peso, condición corporal y consumo diario. Después se dividieron completamente al azar en tres grupos, para recibir durante 36 semanas los siguientes niveles de alimentación (NA): 100, 80 y 60, como porcentaje del consumo observado previamente. Se analizó químicamente el tejido disectable, corazón, riñón e intestinos. El peso y la condición corporal disminuyeron con la restricción alimenticia y se aumentó la proporción de hueso, se redujo la de tejido disectable (media canal derecha), grasa disectable (TA), grasa peri-renal e hígado, contenido total de materia seca de corazón, riñón y líquido ruminal; proteína del riñón y extracto etéreo del corazón y tejido disectable de la canal; concentración de ADN del corazón, hígado y TA visceral y relación ARN:ADN y proteína:ADN del hígado. En cuanto a la composición del TA visceral, el único ácido graso afectado fue C16:1, teniendo los animales con nivel de NA60 mayor proporción; pero en el TA subcutáneo, la restricción aumentó la proporción del C16:1, C18:1 y de ácidos grasos insaturados y redujo la proporción de los ácidos grasos saturados. Los resultados muestran la capacidad de adaptación de las cabras adultas a una malnutrición a largo plazo, mediante la utilización de combustibles metabólicos provenientes de tejido adiposo, músculo esquelético, hígado, corazón y riñón.

PALABRAS CLAVE: Condición corporal, Peso corporal, Composición química, Acidos grasos, Cabras.

ABSTRACT

To observe the response of mature goats to long-term feeding restriction and the effect on their body weight, condition and composition, an experiment was conducted with 21 adult, female, non-gestating, non-lactating Nubian goats. For a 9-wk stabilization period, the body weight and body condition score of each animal were measured weekly, along with their voluntary feed intakes. After the stabilization period, goats were randomly assigned to three groups, being offered 100%, 80%, and 60% of the feed intake observed during this period, for a 36-wk restriction period. Chemical analyses were performed on samples of carcass components, heart, kidneys, and intestines. Body weight and body condition score decreased with reduced feeding levels. Moreover, the proportion of bone increased, and that of the carcass soft tissues, kidney fat, and liver decreased, as did the dry matter contents of heart, kidneys, and rumen contents; kidney protein, heart, and ether extracts of the carcass soft tissue; heart and liver DNA; and the RNA:DNA and protein:DNA ratios in hepatic tissue. The C16:1 fatty acid content of the kidney fat of goats on treatment FL60 was increased; in restricted animals, C16:1, C18:1, and unsaturated fatty acids in the subcutaneous fat were all increased. These results suggest that the adaptation capability of adult goats to long-term undernutrition through the utilization of metabolic fuel from adipose tissue, skeletal muscle, liver, heart, and kidneys is an important survival characteristic for free-ranging animals kept in areas where drought conditions can last for several months, with consequent limitations on feed availability.

KEY WORDS: Body condition, Body weight, Chemical composition, Fatty acids, Goats.

Recibido el 26 de noviembre de 2008. Aceptado para su publicación el 11 de marzo de 2010.

^a Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y la Salud Animal, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

^b Laboratorio de Rumiología y Metabolismo Nutricional (RuMeN), Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, UNAM., Blvd. Juriquilla No 3001, Querétaro, Qro., 76230, shimada@unam.mx. Correspondencia al último autor.

^c Centro Nacional de Investigación en Fisiología Animal, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).

INTRODUCCIÓN

Las necesidades nutritivas de los rumiantes en pastoreo se cubren mediante el consumo de alimentos, sean éstos los disponibles en el agostadero o aquéllos que les son ofrecidos en forma complementaria por el productor. Cuando el aporte de tales alimentos es insuficiente para cubrir sus necesidades básicas, hacen uso de reservas corporales, manifestándose lo anterior como pérdidas de peso, cuya magnitud dependerá de la severidad y la duración de la insuficiencia alimenticia. Las reservas corporales así utilizadas podrán ser subsecuentemente recuperadas^(1,2,3,4).

Varios reportes indican que después de períodos de pérdida de peso, los animales reducen sus requerimientos para mantenimiento hasta en un 50 %, principalmente mediante la reducción de la tasa metabólica basal⁽⁵⁾ y también mediante la reducción en la masa de algunos órganos metabólicamente activos como hígado, riñón, estómago e intestinos⁽⁶⁾. Como lo indican la reducción en la relaciones proteína:DNA y RNA:DNA, que sugieren que una privación de nutrimentos reduce la concentración de RNA y de proteínas de las vísceras debido a una disminución aparente del tamaño celular y en la actividad de síntesis de proteína^(7,8).

El tejido adiposo blanco está distribuido en diversos tejidos corporales, principalmente en las zonas dérmica, subcutánea, mediastinal, mesenterial, perigonadal, omental, renal, y retroperitoneal⁽⁹⁾ y es sabido que aún en el mismo animal, la composición de la grasa subcutánea y el perfil de ácidos grasos contenidos en la misma, no es constante en las diferentes zonas del cuerpo, el grado de insaturación depende de la localización anatómica. En general, la grasa subcutánea es la más insaturada, seguida por la grasa intermuscular e intramuscular, mientras que la grasa de los órganos internos es la más saturada⁽¹⁰⁾.

El propósito de este experimento, fue observar en cabras los efectos de una subalimentación prolongada, especialmente en su peso, condición y composición corporal. Además de conocer cómo y

INTRODUCTION

The nutritional requirements of range ruminants are met through the consumption of the naturally available forages or supplements provided by the producer. When the provision of such feeds is insufficient to meet their minimum basic needs, animals use their body tissues, resulting in weight loss, the magnitude of which will depend on the severity and duration of the feed limitation. The body reserves utilized in this way would normally be recovered subsequently if the animal is fed properly^(1,2,3,4).

Reports in the literature indicate that, as a consequence of weight loss, animals are capable of reducing their maintenance requirements by up to 50 %, mainly through reductions in their basal metabolic rate⁽⁵⁾ and also in the mass of metabolically active organs such as liver, kidneys, and gut⁽⁶⁾. Reductions in the protein:DNA and RNA:DNA ratios suggest that nutrient deprivation causes apparent reductions in cellular size and protein synthesis activity^(7,8).

White adipose tissue is distributed in several regions of the body, mainly dermal, subcutaneous, mediastinal, mesenteric, perigonadal, omental, kidney and retroperitoneal⁽⁹⁾ and it is well known that the composition of body fat, or the fatty acid profile of the fat, differs between anatomical regions, with the degree of saturation depending on the location in the body. In general, subcutaneous fat is the most unsaturated, followed by the inter- and intramuscular fats, while the fat surrounding the internal organs is the most saturated⁽¹⁰⁾.

The purpose of the experiment was to observe the effects of prolonged feed restriction on goats, especially on their weight, condition score, and body composition. Also investigated how and to what extent the different organs and tissues are used to compensate for nutritional deprivation.

MATERIALS AND METHODS

The work was conducted at Querétaro in the central highlands of Mexico, with an altitude of 1,990 m asl, semiarid climate, mean annual temperature of

en qué medida son utilizados los diferentes órganos y tejidos, para compensar la restricción de nutrimentos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo fue conducido en el estado de Querétaro, a 1,990 msnm, clima semiseco con lluvias en verano, temperatura media anual de 15 °C y precipitación pluvial anual de 450 a 630 mm, principalmente en el verano⁽¹¹⁾.

Un grupo de 21 cabras hembras, adultas, vacías y secas, con predominancia de sangre Nubia, con un peso corporal inicial de 50.1 ± 5.8 kg y una calificación de condición corporal (CC) de 2.6 ± 0.5 fueron utilizadas. Las cabras permanecieron alojadas en corraletas individuales techadas, con piso de madera, con acceso a bebederos automáticos y comederos individuales.

Al inicio del experimento, todos los animales se alimentaron a libertad durante nueve semanas con una dieta con base en pasta de sorgo (50%), heno de alfalfa (45%), melaza de caña (3.5%) y premezcla mineral-vitáminica (1.5%), de tal manera que cubrieran sus necesidades teóricas de energía metabolizable (EM) y proteína cruda de mantenimiento (PC)⁽¹²⁾; nueve semanas de período de estabilización se consideraron suficientes para alcanzar condición corporal y peso constantes⁽¹³⁾, y para ajustar la cantidad de alimento según los requerimientos de mantenimiento. El contenido de PC se determinó por el método de Kjeldahl y la EM fue estimada de tablas del NRC⁽¹²⁾.

Una vez terminadas las nueve semanas, las cabras se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los siguientes niveles de alimentación que recibieron durante 36 semanas: NA1=100 % del consumo observado de alimento; NA2= 80 % del consumo observado de alimento; NA3=60 % del consumo observado de alimento. Los animales fueron alimentados en forma individual dos veces al día (0900 y 1300).

Los animales se pesaron y su condición corporal se observó⁽¹⁴⁾ al inicio y cada 14 días en días

15 °C, and 450 to 630 mm of annual rainfall, mainly in the summer months⁽¹¹⁾.

A group of 21 adult, female, non-gestating, non-lactating goats, predominantly of the Nubian breed, with 50.1 ± 5.8 kg initial body weight and a body condition score of 2.6 ± 0.51 were used. They were placed in individual wooden-floored pens and had access to automatic wateriers.

During the first 9 wk of the experiment, all animals were fed *ad libitum* on a mixed diet based on sorghum stover (50%), alfalfa hay (45%), sugarcane molasses (3.5%), and a mineral-vitamin premix (1.5%), that met their metabolizable energy 2.0 Mcal (ME), and crude protein 10% (CP) maintenance needs⁽¹²⁾; a 9-wk period had previously been observed to be sufficient for goats to reach constant body weights and condition scores, and to adjust the quantity of feed so as to meet the maintenance requirements for ME and CP⁽¹³⁾. The content of CP was measured by the Kjeldahl method and ME was estimated from NRC tables⁽¹²⁾.

After the 9-wk adaptation period, the animals were randomly allocated to the following feeding levels, which they were to receive during the next 36 wk: FL100 (100% of the previously observed daily feed intake), FL80 (80% of the previously observed daily feed intake), and FL60 (60% of the previously observed daily feed intake). Goats were individually fed their assigned rations in two portions, at 0900 and 1300.

All animals were weighed and their condition scores determined⁽¹⁴⁾ at the beginning of the experiment and every 2 wk, on consecutive days, without fasting and always at the same time of day. Using the resulting body weight data, their metabolic weight ($W^{.75}$) were then calculated every 2 wk and the amount of feed offered adjusted accordingly; in other words the amount of feed offered was decreased periodically, as in response to the reduced body weight.

At the end of the experiment, all animals were weighed and killed by the captive bolt method followed by exsanguination. The following body

consecutivos, sin ayuno previo y siempre a la misma hora. Empleando los datos de peso corporal, el peso metabólico ($W^{.75}$) se calculó cada dos semanas y la cantidad de alimento ofrecido fue ajustada; en otras palabras el alimento ofrecido se redujo periódicamente, en respuesta al peso corporal perdido.

Al término del periodo de restricción (PR), las cabras fueron pesadas y sacrificadas por el método del émbolo cautivo, y desangradas. Se registraron los pesos de piel, patas, cuernos, cabeza, pulmones, útero, hígado, riñón, corazón, intestino delgado, colon, compartimentos gástricos y contenido retículo-ruminal. Se determinó la longitud de los intestinos; y se tomaron muestras de órganos, que se mantuvieron en congelación (-70 °C) para análisis de MS (materia seca)⁽¹⁵⁾, EE (extracto etéreo), proteína total⁽¹⁶⁾; para determinar ARN total y ADN genómico, se emplearon reactivos de TRIzol and DNAzol®, respectivamente (Invitrogen®, Carisbad, CA, USA); la extracción de ADN consiste básicamente en el uso de una solución lisante de detergente de guanidina, que permite la precipitación selectiva del ADN del lisado celular. En el caso del ARN se emplea el mismo reactivo, luego se añade cloroformo, que separa la solución en una fase acuosa y una orgánica.

Se registró el peso de la canal caliente y se realizó un corte longitudinal de la misma, evitando la columna vertebral, resultando una media canal izquierda con la totalidad de la columna vertebral y una media canal derecha sin la misma. De la media canal derecha se registraron los pesos total, del hueso y del tejido disectable, y se muestrearon para su análisis químico.

Se registró el peso de la grasa disectable y la perirenal (riñón derecho). Se obtuvieron muestras de tejido adiposo perirenal y subcutáneo (esternal) para determinación de DNA y perfil de ácidos grasos (PAG); las muestras fueron hidrolizadas con una solución al 20% KOH en metanol a 80 °C, durante 40 min, para realizar la extracción de la fracción lipídica con acetonitrilo/tetrahidrofurano (ACN/THF). Los ácidos grasos se cuantificaron con cromatografía de líquidos de alta resolución

parts were separated and weighed: skin, feet, horns, head, lungs, uterus, digestive tract, and rumen contents. In addition, the length of the gut was measured. The following organs were both weighed and sampled: liver, kidneys, heart, small intestine, and colon. The tissue samples were deep-frozen (-70 °C) for later analyses of dry matter⁽¹⁵⁾, ether extract, total protein⁽¹⁶⁾, to determine total RNA and genomic DNA we used TRIzol and DNAzol® reagents, respectively (Invitrogen®, Carisbad, CA, USA), DNA extraction consists basically in the use of a guanidine detergent lysing solution which permits the selective precipitation of DNA from a cell lysate. In the case of RNA, the same reagent is used, followed by the addition of chloroform, which separates the solution into an aqueous phase and an organic phase.

Once the carcass weight had been recorded, it was cut longitudinally, leaving the vertebrae in the left half. For the right half, the following were recorded: total weight, bone weight, and dissectable soft tissue weight; samples of the latter were also obtained, in order to perform the chemical analyses mentioned above.

The weights of the dissectable fat on the right side of the carcass and the right kidney fat were recorded. In addition, samples of the latter and of subcutaneous fat (from the sternum region) were analyzed for their DNA content and fatty acid profiles. The samples were hydrolyzed with a solution of 20% KOH in methanol at 80 °C for 40 min, followed by the extraction of the lipid fraction with acetonitrile/tetrahydrofuran. Fatty acids were quantified through high-resolution liquid chromatography (Hewlett Packard 1100 System with a diode array detector) by derivatization with bromophenacyl bromide using a MOS 150 × 4.6 mm, 5 µm column, with a mobile phase in gradient, based on water (70%) and acetonitrile plus 1% tetrahydrofurane (30%).

The data were analyzed using a completely randomized design⁽¹⁷⁾, with three treatments: FL100, FL80, and FL60, with eight, seven, and six replicates, respectively. The differences between treatments were determined by the general linear

(Hewlett Packard 1100 System con detector de diodos), con un programa de derivatización en línea con bromuro de bromofenacilo. Se usó una columna MOS de 150 x 4.6 mm, 5 µm, con una fase móvil, en gradiente, a base de agua (70 %) y ACN adicionado de 1% THF (30 %).

El análisis estadístico se realizó mediante un diseño completamente al azar⁽¹⁷⁾, con tres tratamientos: NA100, NA80 y NA60 con 8, 7, y 6 repeticiones por tratamiento, respectivamente. Para determinar diferencias entre tratamientos se utilizó el procedimiento de modelos lineales generales (GLM) del Sistema de Análisis Estadístico⁽¹⁸⁾ y la opción LSMEANS se empleó para comparar las medias de tratamientos.

Las medidas tomadas a partir de la canal y los pesos de las vísceras se registraron como peso en gramos y como porcentaje del peso al sacrificio. Para su análisis estos porcentajes fueron sometidos a una transformación del arco seno de la raíz cuadrada de su proporción.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Peso y condición corporal

Los efectos de la restricción alimenticia sobre los pesos y condiciones corporales se muestran en el Cuadro 1. Aunque los pesos y valores no mostraron diferencias significativas ($P > 0.05$), los cambios

models (GLM) procedure and ANOVA procedure⁽¹⁸⁾ of the Statistical Analysis System (SAS, 1994) and the LSMEANS option was used to obtain and analyze treatment means.

The measurements from the carcasses and also the weights of the viscerae were registered both in grams and as a percentage of live weight at slaughter. The percentages were transformed to the arcsin of the square root of their proportion.

RESULTS AND DISCUSSION

Body weight and condition score

The effects of the feeding levels on the body weight and body condition scores are shown in Table 1. Although the final weights and scores did not show significant differences ($P > 0.05$), their overall changes differed between experimental treatments ($P < 0.01$).

Several researchers^(19,20,21) have reported that body weights of feed-restricted animals did not differ from those fed *ad libitum*, indicating the possibility that the former were able to reduce their basal metabolic rate, and therefore their maintenance requirements, in order to keep a constant body weight. However, the duration of the restrictions tested was relatively short and, in some of the studies, intake levels similar to those that allowed for the maintenance of body weight were considered to be restricted feeding.

Cuadro 1. Efecto del nivel de alimentación sobre el peso y condición corporal de cabras

Table 1. Effect of feeding level on body weight and body condition score of goats

Item	Treatment		
	FL100	FL80	FL60
Initial weight, kg	48.9 ± 2.37	47.4 ± 2.19	53.3 ± 2.05
Final weight, kg	49.3 ± 2.30	42.7 ± 2.13	42.4 ± 1.99
Body weight change, kg	0.4 ± 0.98 ^x	-4.7 ± 0.91 ^y	-10.9 ± 0.85 ^z
Initial condition score	2.3 ± 0.22	2.6 ± 0.20	2.8 ± 0.20
Final condition score	2.4 ± 0.19	2.0 ± 0.18	1.8 ± 0.16
Condition score change	0.17 ± 0.16 ^x	-0.6 ± 0.14 ^y	-1.0 ± 0.13 ^z

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi. ^{xyz} Within rows, different superscripts indicate significant differences ($P < 0.01$).

globales fueron diferentes entre tratamientos ($P < 0.01$).

Diversos autores^(19,20,21) señalan que el peso corporal de animales restringidos no difiere del de aquéllos alimentados a libertad, indicando que los primeros pueden disminuir su tasa metabólica basal, y sus requerimientos para mantenimiento y así mantener el peso corporal. No obstante, las restricciones en todos los casos anteriores fueron de menor duración y en algunos casos se consideró como restricción alimenticia consumos de alimento similares a los indicados para mantenimiento de peso.

En contraste, cuando la restricción alimenticia es más severa y con una duración de meses, se ha encontrado que sí tienen efectos significativos sobre el peso corporal. En un trabajo previo⁽⁸⁾, en el que se utilizaron cabras de características similares a las empleadas en el presente estudio y restringidas al 80 y 60 % de sus requerimientos nutricionales, se observaron pérdidas de peso corporal significativas en comparación con el testigo no-restringido. Ovejas adultas que iniciaron con buena condición corporal (3.8) y que estuvieron sujetas a una restricción severa (80 %) por 161 días, tuvieron pérdidas significativas de peso⁽¹⁹⁾.

Aunque la CC es una medida subjetiva, junto con el peso dan una buena referencia del estado nutricional del animal. La pérdida de CC de los restringidos se debe tanto a la disminución de grasa como de masa muscular, principalmente de la primera.

Peso de órganos y tejidos viscerales

Los datos de pesos de órganos y tejidos se muestran en el Cuadro 2. Exceptuando al hígado, ninguno de los componentes medidos difirió entre tratamientos ($P > 0.05$), lo que concuerda con lo anteriormente informado^(8,13). En contraste, otros autores⁽²²⁾ trabajando con borregas adultas con una restricción alimenticia (RA) del 80 %, indican que el peso de la cabeza, del retículo-rumen y del colon, presentan una reducción significativa después de 161 días de tratamiento.

En el caso del hígado, tanto en este trabajo como en el de otros autores⁽¹³⁾ el hígado como porcentaje

In contrast, when the restriction was more severe and its duration of several months, it was observed that nutrient deprivation had significant effects on body weight. A previous experiment⁽⁸⁾, using goats with similar characteristics to the ones used here and restricted to 80 and 60 % of their nutritional requirements, found that they had significant losses in body weight compared with the unrestricted controls. In a similar experiment with ewes that started with a good body condition score (3.8), those animals that were restricted to 80 % of their needs for 161 d showed a significant weight loss⁽¹⁹⁾.

Although body condition scores are somewhat subjective compared with body weights, they are a good indication of the nutritional status of the animal. Reduced body condition scores may indicate losses in body fat and muscle, particularly the former.

Organ and tissue weights

Organ and tissue weight results are summarized in Table 2. Except for the liver, none of the measured components differed between treatments ($P > 0.05$), which was in agreement with results previously reported^(8,13). In contrast other authors⁽²²⁾, working with adult ewes restricted to 80 % of their requirements, reported that the weights of the head, the reticulo-rumen, and the colon showed significant reductions after a 161-d feed restriction.

The weight of the liver, expressed as a percentage of body weight, was significantly reduced ($P < 0.01$), as previously reported⁽¹³⁾ after a 40 % restriction for 18 wk and both a 20 and a 40 % restriction for 36 wk. Other authors, in experiments with swine, rats, sheep, and cattle, have shown that consistent feed restrictions caused relative (as percentage of live weight) reductions in the weight of the liver and other organs^(7,8,23), and they concluded that there was a correlation between the weights of the liver and the intestines, and the estimated energy requirements for maintenance.

However, when using an 80 % feed restriction for 161 d in adult ewes, there was an increase in the number of affected organs; in addition to the liver, the kidneys, forestomachs, colon, spleen, and heart

EFFECTO DE UNA SUBALIMENTACIÓN PROLONGADA DE CABRAS ADULTAS

Cuadro 2. Efecto del nivel de alimentación sobre la proporción de algunos componentes corporales

Table 2. Effect of feeding level of goats on various body components

Item	Treatment		
	FL100	FL80	FL60
Liver, g	533.2 ± 41.45	441.9 ± 38.38	414.8 ± 39.90
Liver, %	1.2 ± 0.04 ^x	1.0 ± 0.40 ^y	1.0 ± 0.04 ^y
Kidney, g	71.2 ± 3.78	60.5 ± 3.50	60.7 ± 3.28
Kidney, %	0.15 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.15 ± 0.01
Heart, g	198.0 ± 11.45	186.7 ± 10.60	189.9 ± 9.91
Heart, %	0.4 ± 0.02	0.4 ± 0.02	0.5 ± 0.16
Lungs and trachea, g	448.4 ± 27.21	391.8 ± 25.19	449.9 ± 23.56
Lungs and trachea, %	0.9 ± 0.07	0.9 ± 0.06	1.1 ± 0.06
Uterus, g	79.8 ± 6.68	62.7 ± 6.19	59.7 ± 6.19
Uterus, %	0.16 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.14 ± 0.01
Spleen, g	88.6 ± 9.00	61.5 ± 8.33	65.9 ± 7.79
Spleen, %	0.18 ± 0.02	0.14 ± 0.01	0.16 ± 0.01
Gastric contents, kg	2.0 ± 0.13	1.6 ± 0.12	1.7 ± 0.15
Gastric contents, %	4.1 ± 0.23	3.9 ± 0.21	4.1 ± 0.20
Small intestine, g	320.5 ± 36.99	290.5 ± 34.25	263.4 ± 32.04
Small intestine, %	0.6 ± 0.06	0.7 ± 0.06	0.6 ± 0.60
Small intestine length, m	21.4 ± 0.94	19.9 ± 0.88	21.9 ± 0.82
Colon, g	407.7 ± 63.59	304.4 ± 58.87	342.5 ± 55.07
Colon, %	0.8 ± 0.13	0.7 ± 0.12	0.8 ± 0.11
Colon length, m	7.4 ± 0.25	7.2 ± 0.24	7.6 ± 0.22
Skin, feet and horns, kg	4.8 ± 0.18	4.4 ± 0.17	4.4 ± 0.16
Skin, feet and horns, %	9.8 ± 0.33	10.3 ± 0.31	10.7 ± 0.29
Head, kg	1.9 ± 0.07	1.8 ± 0.06	0.8 ± 0.06
Head, %	3.96 ± 0.19	4.23 ± 0.17	4.48 ± 0.16
Rumen contents, kg	8.5 ± 0.57	7.0 ± 0.53	7.3 ± 0.50
Rumen contents, %	17.3 ± 0.90	16.7 ± 0.84	17.3 ± 0.78

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

^{xy} Within rows, different superscripts indicate significant differences ($P < 0.01$).

de peso al sacrificio, se reduce significativamente ($P < 0.01$), después de una RA severa (40 %) de 18 semanas de duración y moderada (20 %) y severa (40 %) de 36 semanas de duración. En cuanto a otros órganos, los resultados coinciden también en forma parcial con los otros autores^(7,8,23) que utilizando cerdos, ratas, ovinos y bovinos, observaron que una disminución en el plano nutricional consistentemente produce una reducción relativa (como porcentaje del peso al sacrificio) en el peso de hígado y otros órganos y concluyen que existe una buena relación entre los pesos del hígado y el tejido intestinal y la estimación de los requerimientos de energía de mantenimiento.

were also affected, and the quantity of the rumen contents was also decreased⁽²²⁾.

Chemical analyses

The chemical analysis of various organs and tissues, as well as the rumen contents, showed that liver, heart, kidney, duodenum, and rumen contents were all affected by the feeding level (Tables 3,4). In the liver there was an increased concentration of DNA (mg g^{-1} of tissue) as the severity of the feed restriction was increased, which caused the RNA:DNA and protein:DNA ratios to be smaller than those of the control group. The heart showed decreased amounts of DNA, ether extract (EE; mg

Pero, al utilizar una restricción alimenticia más severa (80 %) por 161 días en ovejas adultas, se incrementan los órganos afectados, siendo además de hígado, riñón, compartimientos gástricos y colon; afectados también bazo y corazón; reduciéndose además la MS del líquido ruminal⁽²²⁾.

g⁻¹ of tissue) and total dry matter (DM) in the restricted animals, probably due not only to the loss of ether extract, but also to the loss of muscle protein; however, as muscle cells are polynucleated, the decrease in DNA does not necessarily mean that there is an alteration in the number of cells.

Cuadro 3. Efecto del nivel de alimentación sobre la composición de algunos componentes corporales

Table 3. Effect of feeding level of goats on the chemical composition of various organs

	DM (mg g ⁻¹)	EE (mg g ⁻¹)	Protein (mg g ⁻¹)	DNA (mg g ⁻¹)	RNA (mg g ⁻¹)	RNA:DNA ratio	RNA:Protein ratio	Protein:DNA ratio
Liver								
FL100	304.0±6.7	35.86±4.07	208.6±17.3	1.66±0.21 ^c	6.42±0.66	4.23±0.49 ^x	0.03±0.004	133.1±9.99 ^x
FL80	305.4±6.2	36.19±3.77	192.3±16.0	2.33±0.20 ^b	5.27±0.61	2.44±0.45 ^y	0.03±0.004	85.4±9.26 ^y
FL60	299.5±5.8	37.16±3.52	205.6±14.9	2.94±0.19 ^a	4.31±0.57	1.49±0.42 ^y	0.02±0.004	70.8±8.66 ^y
Heart								
FL100	256.4±10.1 ^a	57.40±7.28 ^x	106.2±16.3	7.82±0.51 ^a	0.67±0.11	0.09±0.02	0.008±0.002	14.1±2.66
FL80	231.0±9.3 ^{ab}	34.27±6.74 ^y	79.98±15.1	5.72±0.47 ^b	0.83±0.10	0.15±0.02	0.010±0.002	14.6±2.46
FL60	213.7±8.7 ^b	21.20±6.30 ^y	87.0±14.1	6.24±0.44 ^b	0.84±0.09	0.14±0.02	0.011±0.002	14.1±2.30
Kidney								
FL100	216.4±3.3 ^x	22.91±2.29	142.3±11.9	2.57±0.12	6.53±0.96	2.46±0.37	0.05±0.008	55.9±5.29
FL80	201.4±3.1 ^y	21.40±2.12	115.5±11.0	2.34±0.11	6.40±0.88	2.78±0.35	0.06±0.007	49.6±4.89
FL60	192.4±2.9 ^z	20.77±1.99	114.4±10.3	2.64±0.10	5.11±0.83	1.97±0.32	0.05±0.007	44.3±4.58
Duodenum								
FL100	252.6±42.0	25.38±1.04	86.6±14.2	3.98±0.42	4.90±0.63	1.26±0.25	0.07±0.02	22.5±3.27 ^a
FL80	236.2±38.9	25.83±0.96	78.1±13.1	4.35±0.39	4.93±0.58	1.37±0.23	0.08±0.02	18.7±3.03 ^{ab}
FL60	269.5±36.4	24.5±0.90	54.4±12.3	4.83±0.36	4.52±0.55	0.96±0.22	0.09±0.02	11.6±2.84 ^b
Jejunum								
FL100	170.9±27.6	18.58±0.71	69.5±20.4	4.91±0.44	2.51±0.55	0.54±0.12	0.09±0.02	13.5±4.23
FL80	217.8±25.5	19.73±0.66	97.4±18.9	5.44±0.40	3.53±0.51	0.63±0.12	0.04±0.02	18.2±3.92
FL60	182.6±23.9	18.56±0.62	64.7±17.7	4.87±0.38	3.27±0.48	0.74±0.11	0.06±0.02	14.5±3.66
Ileum								
FL100	176.1±16.0	21.22±1.35	58.3±14.2	4.66±0.51	2.48±0.85	0.73±0.27	0.07±0.03	12.7±2.63
FL80	165.3±14.9	20.20±1.25	57.2±13.1	4.87±0.48	2.85±0.79	0.64±0.25	0.10±0.03	12.4±2.44
FL60	190.4±13.9	20.66±1.17	63.6±12.3	5.30±0.44	4.21±0.74	0.83±0.23	0.07±0.03	12.1±2.28
Colon								
FL100	312.6±30.4	20.93±0.73	63.3±14.0	5.52±0.30	3.37±0.26	0.63±0.06	0.07±0.09	11.2±2.29
FL80	254.3±28.2	22.20±0.67	78.2±12.9	5.92±0.28	3.72±0.24	0.64±0.06	0.05±0.08	13.5±2.12
FL60	255.9±26.4	21.91±0.63	48.5±12.1	5.86±0.26	3.66±0.23	0.63±0.05	0.23±0.08	8.1±1.99

DM= dry matter; EE= ether extract; FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

abc For any given organ, within columns, different superscripts indicate differences ($P<0.05$).

xyz For any given organ within columns, different superscripts indicate differences ($P<0.01$).

Análisis químicos

La composición química de las muestras, mostró que hígado, corazón, riñón, duodeno y el contenido retículo-ruminal, fueron afectados por la RA (Cuadros 3,4). En hígado se encontró mayor concentración de ADN (mg g^{-1} de tejido) a medida que se incrementaba la severidad de RA, lo que provocó que las relaciones ARN:ADN y proteína:ADN fueran mayores en el grupo testigo, comparados con los grupos con RA. En corazón se encontró menor cantidad de ADN y EE (mg g^{-1} de tejido) y MS total en los animales restringidos; debido a la dimensión de la pérdida de MS, es muy probable que tal reducción se deba no sólo a la pérdida de EE, sino también a la de proteína muscular; por otro lado al estar formado éste por células poli nucleadas, el tener más ADN no necesariamente nos hace pensar en que tiene mayor número de células. En riñón, aunque su peso no se mostró afectado por la RA, el análisis químico indica que las células renales de las restringidas tienen menor MS, lo que probablemente se deba a una utilización moderada de proteína. En duodeno, semejante a lo ocurrido en hígado, se encontró una menor relación de proteína:ADN en los restringidos, lo que hace pensar que de las tres porciones que integran el intestino delgado, éste resulta ser el más afectado por la RA. Finalmente, los animales restringidos tuvieron menos MS en el contenido ruminal en comparación con los testigos.

En general, los resultados de hígado coinciden con los de otros autores⁽²⁴⁾, que al estudiar el comportamiento de los ácidos nucleicos en novillos restringidos en el suministro de alimento, determinaron que la reducción en el tamaño del hígado se debió principalmente a una reducción en el tamaño celular (proteína:ADN), con pequeños cambios en el número de células (ADN). En cuanto a la concentración de ARN encontraron que se relacionaba directamente con el peso total del hígado, indicando que es un buen indicador de la capacidad de síntesis de proteína, ya que normalmente el 80 % del total de ARN es ribosomal.

En intestino, la relación proteína:ADN no se redujo en los restringidos, pero sí la concentración total de ADN, lo cual sugiere que la reducción encontrada

Cuadro 4. Efecto del nivel de alimentación sobre el contenido total de materia seca y proteína de algunos componentes corporales (g)

Table 4. Effect of feeding level of goats on the total dry matter and protein contained in various organs (g)

Item	Treatment		
	FL100	FL80	FL60
	Dry matter		
Liver	161.12 ± 11.77	134.51 ± 10.89	124.23 ± 10.19
Heart	53.23 ± 2.88 ×	42.87 ± 2.67 × ^y	40.53 ± 2.50 ^y
Kidney	15.4 ± 0.76 ×	12.2 ± 0.70 ^y	11.7 ± 0.65 ^y
Rumen contents	853.5 ± 71.19 ×	703.5 ± 65.91 × ^y	587.3 ± 61.65 ^y
	Protein		
Liver	110.6 ± 12.85	86.3 ± 10.51	84.1 ± 9.80
Heart	22.4 ± 3.44	14.1 ± 3.18	16.3 ± 2.98
Kidney	9.8 ± 0.62 ×	6.9 ± 0.57 ^y	7.0 ± 0.53 ^y

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

×^y Within rows, different superscripts indicate significant differences ($P < 0.01$).

For the kidneys, although their weight was not affected by the feed restriction, the chemical analysis showed a lower DM content in the restricted animals, which could mean a moderate use of the tissue protein. In the duodenum, similarly to what was observed in the liver, a lower protein:DNA ratio was found in the restricted animals, which suggests that this portion is more labile than the other two. Finally, the restricted animals had less DM in the rumen contents than the control group.

The liver results are in agreement with those of other authors⁽²⁴⁾, who studied the nucleic acids in feed-restricted steers and concluded that the reduction in liver mass was due to a decreased cellular mass (protein:DNA ratio), with small changes in the number of cells (DNA). The RNA concentration was found to be directly related to the total weight of the liver and, because 80 % of the RNA is ribosomal, this is thought to be a good indicator of the liver's capability for protein synthesis. In the gut, the protein:DNA ratio was not decreased, but the total DNA concentration was, which probably indicates that the decreased weight of the organ was due to a reduction in cell numbers.

en el peso del intestino se debió a una reducción en el número celular.

Al estudiar la concentración de componentes tisulares en ratas, otros autores⁽⁶⁾, señalan que al comparar animales ayunados 72 h con testigos, los primeros mostraron menor ARN (mg g^{-1} de tejido) y más alto ADN en hígado, riñón e intestinos, y reducción de ARN y masa proteica en intestino; lo que derivó en la menor relación de ARN:ADN y proteína:ADN en hígado, estómago y duodeno de las ratas en ayuno. Al hacer estas determinaciones en hígado de cabras subalimentadas por 36 semanas, se encontró disminución en la proteína, incremento en ADN, que resultó en decremento de las relaciones ARN:ADN y proteína:ADN. Se sugiere que la privación de nutrimentos reduce la concentración de ARN y proteínas de las vísceras debido a disminución del tamaño celular y la síntesis de proteína, como fue previamente sugerido⁽⁸⁾.

Canales

Aunque el NA no tiene efecto sobre el peso o el rendimiento en canal, al hacer la separación de los

Studying tissue components in rats, other authors⁽⁶⁾ compared animals after a 72-h fast with control animals that had been fed *ad libitum*. The former showed a decreased concentration of RNA (mg g^{-1} of tissue) and a higher DNA level in liver, kidneys, and intestines, as well as a reduction in RNA and protein in the gut, causing lower RNA:DNA and protein:DNA ratios in the liver, stomach, and duodenum of the fasted rats. In our underfed goats, there was a reduction in liver protein content and an increase in the amount of DNA, which caused decreased RNA:DNA and protein:DNA ratios. Our results suggest that undernutrition causes a decrease in the concentrations of RNA and protein in the viscerae due to an apparent reduction in cell size and protein synthesis, as has been previously hypothesized⁽⁸⁾.

Carcass

Although the feeding level had no effect on the carcass weight or yield, there were significant differences between treatments in the proportions of bone and soft tissue (Table 5). The dissectable

Cuadro 5. Efecto del nivel de alimentación sobre algunos componentes de la canal

Table 5. Effect of feeding level of goats on various carcass components

Item	Treatment		
	FL100	FL80	FL60
Carcass, kg	19.5 ± 1.06	17.0 ± 0.98	16.8 ± 0.92
Carcass, %	39.7 ± 0.90	39.7 ± 0.83	40.3 ± 0.78
Right half, kg	7.1 ± 0.45	6.1 ± 0.41	6.2 ± 0.39
Right half, %	14.5 ± 0.49	14.3 ± 0.45	14.8 ± 0.42
Components of right half:*			
Bone, kg	1.4 ± 0.06	1.4 ± 0.06	1.5 ± 0.05
Bone, %	19.3 ± 1.16 ^b	22.8 ± 1.07 ^b	24.2 ± 1.00 ^a
Soft tissue, kg	5.8 ± 0.40	4.7 ± 0.37	4.7 ± 0.35
Soft tissue, %	80.7 ± 1.16 ^a	77.2 ± 1.07 ^b	75.8 ± 1.00 ^b
Chemical composition:			
Dry matter, mg g^{-1}	308.4 ± 15.57	299.6 ± 14.41	295.1 ± 13.48
Protein, mg g^{-1}	180.7 ± 9.65	176.1 ± 8.94	184.7 ± 8.36
Ether extract, mg g^{-1}	44.1 ± 5.51 ^a	27.5 ± 5.10 ^b	21.2 ± 4.77 ^b

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

* Vertebrae were not included in the right half of the carcass.

ab Within rows, different superscripts indicate differences ($P < 0.05$).

componentes de la mitad derecha de ésta (Cuadro 5), se notan diferencias significativas en la proporción de hueso y tejido disectable. Las subalimentadas presentan mayor proporción de hueso y menor de tejido disectable que las testigo.

Las cabras subalimentadas mostraron mayores proporciones de hueso y niveles menores de tejidos blandos (especialmente músculo esquelético), estos últimos pudieron ser empleados activamente como fuentes de energía y nitrógeno metabólicos. Anteriormente nuestro grupo informó de menores rendimientos en canal después de 36 semanas de restricción, tuvieron menores rendimientos en canal que aquéllas subalimentadas por 18 semanas⁽¹³⁾.

Otros autores⁽²⁵⁾ informan que en novillos, el peso de la canal caliente se redujo linealmente ($P < 0.04$) por la RA de 10 y 20 %, comparándolos con controles a libertad. Lo mismo sucede en corderos después de siete semanas de restricción de energía o proteína⁽²⁶⁾.

El tejido disectable de los restringidos presentó menor cantidad de EE (Cuadro 5), observación similar a otros trabajos⁽²¹⁾ donde concluyeron que cuatro meses de RA provocaba menor proporción de grasa y mayor de hueso en vaquillas; con novillos⁽²⁵⁾ indican que la grasa contenida en la canal se reduce, mientras la proteína y el agua se incrementan como resultado de la reducción en el consumo de alimento durante 168 días. Finalmente nuestro grupo⁽⁶⁾ mostró que el contenido de EE del músculo esquelético también se redujo por efecto de una RA de 36 semanas. Todo lo anterior hace suponer que la grasa intramuscular es de los primeros depósitos en ser empleados como fuente energética en animales restringidos. En ese sentido Fattet *et al*⁽²⁷⁾ informan que la pobre utilización de la EM y el aparente efecto substitutivo de la proteína suplementaria, podría ser explicada bajo el supuesto que el metabolismo energético basal es dependiente de la ingestión de energía y, que una deficiencia proteica sería causa de una mayor pérdida de energía para el animal. Si uno o ambos supuestos fueran ciertos, entonces la totalidad del concepto de que el metabolismo en ayuno como base de los sistemas de alimentación se podría cuestionar, dado que el

soft tissues of the restricted goats contained less ether extract. Underfed goats had higher proportions of bone and lower amounts of soft tissue (especially skeletal muscle); the latter may have been actively used as a source of metabolic fuel and nitrogen. Earlier, our group⁽¹³⁾ reported smaller carcass yields in goats following a 36-wk restriction compared with those restricted for 18 wk. Other authors⁽²⁵⁾ reported similar results with steers; the carcass weights linearly decreasing ($P < 0.04$) when feed was restricted from 0% to 10% to 20%. Similar observations were made with sheep after 7 wk of restriction of energy or protein⁽²⁶⁾.

The dissectable soft tissues of the restricted goats contained less ether extract (Table 5); a similar observation was reported by some authors⁽²¹⁾ working with feed-restricted heifers over 4 mo; in addition, others⁽²⁵⁾ observed that restricting the feed intake for 168 d in steers resulted in a decrease in fat, while protein and water were inverted; finally, we⁽⁸⁾ showed that the fat content of the skeletal muscle is reduced in goats underfed for 36 wk. It would appear that the intramuscular fat is among the first depots to be used as an energy source in feed-restricted animals. In that sense Fattet *et al*⁽²⁷⁾ reported the poor utilization of ME and the apparent energy sparing effect of supplemental protein, could be explained assuming that basal energy metabolism is dependent upon energy intake and, that protein deficiency may incur in the animal's greater energy costs. If either or both of these assumptions are true, then the whole concept of the use of fasting metabolism as the basis of a feeding system is called into question, for the fasting animal, as well as mobilizing body energy reserves, is also grossly protein deficient. It has been reported that, supplementation with protein when animals are in negative energy balance would result in the accretion of body protein and the depletion of body fat. Mature or young animal can be expected to utilize supplementary protein very effectively to offset endogenous losses, and those results could explain the ones reported here.

Adipose tissue

The feed-restricted goats had less dissectable and kidney adipose tissue than the control group (Table

Cuadro 6. Efecto del nivel de alimentación sobre algunos componentes del tejido adiposo

Table 6. Effect of feeding level of goats on the components of adipose tissue

Item	Treatment		
	FL100	FL80	FL60
Dissectable fat, kg	3.8 ± 0.40 ^x	2.5 ± 0.37 ^y	1.9 ± 0.35 ^y
Dissectable fat, %	7.8 ± 0.83 ^a	5.8 ± 0.77 ^{ab}	4.5 ± 0.72 ^b
Kidney fat, g	281.6 ± 35.11 ^x	116.1 ± 32.51 ^y	98.9 ± 30.41 ^y
Kidney fat, %	0.6 ± 0.07 ^x	0.3 ± 0.07 ^y	0.2 ± 0.07 ^y
Kidney fat DNA, mg g ⁻¹	0.17 ± 0.04 ^y	0.25 ± 0.04 ^{xy}	0.34 ± 0.04 ^x
Subcutaneous fat DNA, mg g ⁻¹	0.28 ± 0.11	0.40 ± 0.10	0.50 ± 0.09

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

^{ab} Within rows, different superscripts indicate significant differences ($P < 0.05$).

^{xy} Within rows, different superscripts indicate significant differences ($P < 0.01$).

animal en ayuno, de la misma manera que moviliza reservas corporales de energía, se vuelve también deficiente en proteína.

Se ha informado que la suplementación proteica en animales en balance energético negativo resultaría en la acumulación de proteína y depleción de grasa corporal, respectivamente. Se puede esperar que animales maduros o jóvenes utilicen muy eficientemente la proteína suplementaria para contrarrestar pérdidas endógenas, y esos resultados podrían explicar los aquí mostrados.

Tejido adiposo

Los animales restringidos tuvieron menor cantidad de grasa disectable y de grasa peri-renal que los animales del tratamiento testigo (Cuadro 6). Las cabras restringidas presentaron mayor cantidad (mg g⁻¹ de tejido) de ADN en riñón y tejido adiposo subcutáneo, siendo el primero estadísticamente significativo ($P < 0.01$), lo que hace suponer que los adipocitos reducen su tamaño por efecto de la RA. Otros autores⁽²⁸⁾ en estudios sobre la variación de la actividad de la lipoproteína lipasa (LLP) en tejido adiposo blanco de ratas, durante un ayuno de tres días, informan que los adipocitos disminuyen de tamaño, lo mismo que la actividad de la LLP, con la realimentación a libertad. La actividad de la LLP retornó a valores normales en cuatro días y posteriormente en siete días el adipocito regresó a su tamaño inicial.

6). The restricted animals had more DNA (mg g⁻¹ tissue) in the kidney and subcutaneous adipose tissue, the former being statistically significant ($P < 0.01$). The results suggest that feed restriction causes a reduction in the size of the adipocytes. Other authors⁽²⁸⁾ studied the effects of a 3-d feed depletion on the activity of lipoprotein lipase (LPL) in the white adipose tissue of rats and observed a reduction in both their size and LPL activity. Repletion to *ad libitum* levels caused enzyme activity to return to normal levels in 4 d and cell size to return to normal in 7 d.

As for the adipose tissue fatty acid profiles, the only effects of the feed restriction in the kidney adipose tissue was a significant increase in C16:1 (Table 7). In the subcutaneous fat, the more severe restriction caused increases in the C16:1 ($P < 0.05$), C18:1, and total unsaturated fatty acids and a decrease in the total saturated fatty acids ($P < 0.01$).

Our results differ from those reported in the literature because other researchers either failed to take into account the short-chain fatty acids⁽²⁹⁾ or sampled other sources of fat tissue^(29,30,31).

Adaptive changes may be regulated, in part, by the activity of D⁹ desaturase (esteroil-CoA desaturase), an enzyme found in the tissues where the *de novo* fatty acid synthesis takes place; the enzyme being responsible for the introduction of the D⁹ double

En cuanto al perfil de los ácidos grasos contenidos en el tejido adiposo, el único afectado por la RA más severa fue el C16:1 renal ($P < 0.05$) (Cuadro 7). Sin embargo, en el TAS el C16:1, C18:1 y AGI se encuentran en mayor proporción con un decremento en los ácidos grasos saturados totales, en los animales más restringidos ($P < 0.01$). Los resultados obtenidos parecen ser muy diferentes a los de otras investigaciones, debido a que anteriormente, aún conociendo la gran importancia de los ácidos grasos de cadena corta⁽²⁹⁾, no se había incluido su cuantificación en forma completa o muestreado otro tipo de tejido adiposo^(29,30,31).

Los cambios adaptativos pueden ser regulados, en parte, por la actividad de la D⁹ desaturasa (esteroil-CoA desaturasa), una enzima presente en los tejidos donde tiene lugar la síntesis *de novo* de ácidos grasos, siendo la enzima responsable de la introducción de dobles D⁹ en los ácidos grasos

bonds in the C16 and C18 fatty acids^(31,32). Moreover, it has been demonstrated that the presence of the enzyme is strongly correlated with the amount of C18:1 in the fat depots of the carcass and the epicardium, but not in those of the omentum and the kidneys^(32,33).

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

Adult goats have the ability to adapt to a prolonged feed restriction, using the fuel depots contained in several tissues, particularly adipose tissue, as an energy source and muscles and various organs as sources of both energy and protein; the reduction in organ mass also contributes to the adaptation process. It should be emphasized that the initial body condition score, and therefore the potential metabolic fuel resources available, would be the main determinant of the time that the animals are able to support the restricted conditions.

Cuadro 7. Efecto del nivel de alimentación sobre el perfil de ácidos grasos en tejido adiposo pero-renal y subcutáneo (esternal) (%)

Table 7. Effect of feeding level of goats on the fatty acid profile of their kidney and subcutaneous adipose tissue (%)

	Kidney adipose tissue			Subcutaneous adipose tissue		
	FL100	FL80	FL60	FL100	FL80	FL60
Fatty acids:						
C6	30.8 ± 6.60	29.0 ± 6.10	36.0 ± 5.70	34.2 ± 4.50	28.0 ± 4.60	37.8 ± 4.30
C8	15.9 ± 2.30	18.1 ± 2.10	13.4 ± 2.00	14.3 ± 2.10	17.3 ± 1.90	17.1 ± 1.80
C10	45.2 ± 5.10	44.7 ± 4.70	39.8 ± 4.40	42.2 ± 4.40	46.7 ± 4.00	34.5 ± 3.80
C12	1.7 ± 0.31	1.5 ± 0.28	2.0 ± 0.26	2.4 ± 0.44	1.5 ± 0.40	1.6 ± 0.38
C14+C22:4	2.2 ± 0.44	2.3 ± 0.40	1.9 ± 0.38	2.6 ± 0.42	2.16 ± 0.39	2.3 ± 0.36
C16	0.8 ± 0.44	0.6 ± 0.40	1.3 ± 0.38	1.3 ± 0.24	1.0 ± 0.22	1.0 ± 0.21
C16:1	0.4 ± 0.21 ^y	0.5 ± 0.19 ^y	0.9 ± 0.18 ^x	0.3 ± 0.15 ^b	0.4 ± 0.14 ^b	0.8 ± 0.13 ^a
C18	0.0 ± 0.08	0.0 ± 0.07	0.1 ± 0.07	0.0 ± 0.02	0.0 ± 0.02	0.0 ± 0.01
C18:1	1.0 ± 0.28	1.4 ± 0.26	1.3 ± 0.24	0.7 ± 0.68 ^y	1.0 ± 0.63 ^{xy}	2.3 ± 0.58 ^x
C18:2	1.3 ± 0.35	1.3 ± 0.32	1.8 ± 0.30	1.4 ± 0.24	1.4 ± 0.22	1.9 ± 0.21
C18:3	0.6 ± 0.14	0.5 ± 0.13	0.7 ± 0.12	0.4 ± 0.13	0.6 ± 0.12	0.5 ± 0.11
C20	0.8 ± 0.46	0.0 ± 0.42	0.9 ± 0.40	0.1 ± 0.10	0.0 ± 0.09	0.2 ± 0.09
Total saturated	96.7 ± 0.80	96.3 ± 0.73	95.4 ± 0.69	97.2 ± 1.01 ^x	96.7 ± 0.93 ^x	94.5 ± 0.87 ^y
Total unsaturated	3.3 ± 0.80	3.7 ± 0.73	4.6 ± 0.69	2.8 ± 1.01 ^y	3.3 ± 0.93 ^y	5.5 ± 0.87 ^x

FL100= 100 % of the previously observed daily feed intake (podfi); FL80= 80 % of the podfi; FL60= 60 % of the podfi.

^{ab} Within rows, different superscripts indicate differences ($P < 0.05$).

^{xy} Within rows, different superscripts indicate differences ($P < 0.01$).

C16 y C18^(31,32). Además se ha demostrado que la presencia de la enzima está altamente correlacionada con la cantidad de C18:1 en los depósitos grasos de la canal y del epicardio, pero no en los de omento y riñones^(32,33).

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

Las cabras adultas tienen la capacidad de adaptarse a una restricción alimenticia prolongada, haciendo uso de combustibles metabólicos de diferentes tejidos; principalmente adiposo, como fuente de energía, y músculo esquelético y órganos viscerales metabólicamente activos como fuente de energía y aminoácidos, sin olvidar que con la reducción de éstos órganos se disminuyen los requerimientos de energía, lo que contribuye a la adaptación de estos animales a una reducción en el aporte de nutrimentos. Sin embargo, cabe aclarar que la CC inicial y por lo tanto la cantidad potencial de combustibles metabólicos disponibles, serán el principal factor para determinar el tiempo que estos animales soportarán dichas condiciones.

AGRADECIMIENTOS

Esto es parte de la tesis presentada por M. Gómez-Pastén, como requisito parcial para la obtención de grado de Doctor en Ciencias de la UNAM. Se realizó con apoyos de: Sistema de Investigación Miguel Hidalgo-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto ALIM-11/96); Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica-Dirección General de Asuntos del Personal Académico-UNAM (Exp.IN210396)

LITERATURA CITADA

1. Berg R, Butterfield R. New concepts of cattle growth. New York: John Wiley and Sons; 1976.
2. Birkelo C, Johnson D, Phetteplace H. Maintenance requirements of beef cattle as affected by season on different planes of nutrition. *J Anim Sci* 1991;69:1214-1222.
3. Aziz N, Murray D, Bell R. The effect of live weight gain and live weight loss on body composition of Merino wethers:

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the thesis presented by the senior author as a partial requirement towards a Doctorate degree at the National University of Mexico. It was conducted with financial support from SIHGO-CONACYT (ALIM-11/96) and PAPIIT-UNAM (IN-210396). The corresponding author is grateful to the Department of Animal Science, University of Wageningen, The Netherlands, for the sabbatical fellowship granted to him and the access to its library and computer facilities to enable him to prepare the manuscript. Additional financial support from the Dirección General de Asuntos del Personal Académico-UNAM is also acknowledged. Revision of the English was by Ms. Nancy M. Boston.

End of english version

dissected muscle, fat and bone. *J Anim Sci* 1992;70:1819-1828.

4. Freetly HC, Nienaber JA, Brown-Brandl T. Partitioning of energy in pregnant beef cows during nutritionally induced body weight fluctuation. *J Anim Sci* 2008;86:370-377.
5. Ledger H, Sayers A. The utilization of dietary energy by steers during periods of restricted food intake and subsequent realimentation. *J Agric Sci* 1977;88:11-26.
6. Ferrell CL, Koong L, Nieraber J. Effect of previous nutrition on body composition and maintenance energy costs of growing lambs. *Br J Nutr* 1986;56:595-605.
7. Burrin D, Britton R, Ferrell C. Visceral organ size and hepatocyte metabolic activity in fed and fasted rats. *J Nutr* 1988;118:1547-1552.
8. Gómez-Pastén M, Mora O, Pedraza-Chaverri J, Shimada A. The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goats. *J Agric Sci* 1999;132:227-232.
9. Moreno M, Martínez JA. El tejido adiposo: órgano de almacenamiento y órgano secretor. *ANALES Sistema San Navarra* 2002(25):29-39.
10. Cummins KA, Solaiman SG, Bergen WG. The effect of dietary copper supplementation on fatty acid profile and oxidative stability of adipose depots in Boer x Spanish goats. *J Anim Sci* 2008;86:390-396.
11. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Síntesis Geográfica, Nomenclator y Anexo Cartográfico del Estado de Querétaro. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, 1986.
12. NRC. Nutrient Requirements of Goats. Natl. Acad. Press, Washington, DC. 1982.
13. Mora O, Shimada A, Ruiz FJ. The effect of the length and severity of feed restriction on weight, carcass measurements and body composition of goats. *J Agric Sci* 1996;127:549-553.

EFEECTO DE UNA SUBALIMENTACIÓN PROLONGADA DE CABRAS ADULTAS

14. Santucci PM, Branca A, Napoleone M, Bouche R, Poisot F, Aumont G, Alexandre, G. Body condition scoring of goats in extensive conditions. In: Goat nutrition. Morand-Fehr P. editor. Wageningen, The Netherlands: Pudoc Publ; 1991.
15. AOAC. Official Methods of Analysis. 15th ed. Assoc. Offic. Anal. Chem., Arlington, VA. 1990.
16. Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal Biochem* 1976;72:248-254.
17. Steel RG, Torrie JH. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. 2nd ed., Bogotá: McGraw-Hill; 1988.
18. SAS User's Guide: Statistics. Statistical Analysis System Institute Inc., Cary, NC. 1994.
19. Burrin D, Ferrell C, Britton R, Bauer M. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *Br J Nutr* 1990;64:439-448.
20. Drouillard JS, Klopfenstein TJ, Britton RA, Bauer ML, Gramlich SM, Wester TJ, Ferrell CL. Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. *J Anim Sci* 1991;69:3357-3375.
21. Yambayamba E, Price M. Growth performance and carcass composition in beef heifers undergoing catch-up (compensatory) growth. *Can J Anim Sci* 1991;71:1021-1029.
22. Atti N, Nozière P, Doreau M, Kayouli C, Bocquier F. Effects of underfeeding and refeeding on offals weight in the Barbary ewes. *Small Ruminant Res* 2000;38:37-43.
23. Kerr BJ. Considerations in the use of crystalline amino acids in swine diets [Ph.D. Thesis], Chicago, USA: Univ Illinois; 1988.
24. Sainz RD, Bentley BE. Visceral organ mass and cellularity in growth-restricted and refed beef steers. *J Anim Sci* 1997;75:1229-1236.
25. Murphy TA, Loerch SC. Effects of restricted feeding of growing steers on performance, carcass characteristics, and composition. *J Anim Sci* 1994;72:2497-2507.
26. Wester TJ, Britton RA, Klopfenstein TJ, Ham GA, Hickok DT, Krehbiel CR. Differential effects of plane of protein or energy nutrition on visceral organs and hormones in lambs. *J Anim Sci* 1995;73:1674-1688.
27. Fattet I, Deb F, Hovell D, Ørskov E, Kyle D, Pennie K, Smart R. Undernutrition in sheep. The effect of supplementation with protein on protein accretion. *British J Nutri* 1984;52:561-574.
28. Fried S, Hill J, Nickel M, DiGirolamo M. Prolonged effects of fasting-refeeding on rat adipose tissue lipoprotein lipase activity: influence of caloric restriction during refeeding. *J Nutr* 1983;113:1861-1869.
29. Bas P, Rouzeau A, Morand-Fehr P. Changes in the content of branched-chain fatty acids of the adipose tissue from different sites in growing goats. *Proc. 4th Int. Conf Goats, Beijing, China*. 1996.
30. Casey NH, Van Niekerk WA. Fatty acid composition of subcutaneous and kidney fat depots of Boer goats and the response to varying levels of maize meal. *S Afr J Anim Sci* 1985;15:60-62.
31. Banskalieva V, Saúl T, Goetsch AL. Fatty acid composition of goat muscles and fat depots: a review. *Small Rum Res* 2000;37:255-268.
32. Beswick NS, Kennelly JJ. Influence of bovine growth hormone and growth hormone releasing factor on messenger RNA abundance of lipoprotein lipase and steroyl-CoA desaturase in the bovine mammary gland and adipose tissue. *J Anim Sci* 2000;78:412-419.
33. Barber MC, Ward RJ, Richards SE, Salter AM, Buttery PJ, Vernon RG, Travers M. Ovine adipose tissue monounsaturated fat content is correlated to depot-specific expression of the stearoyl-CoA desaturase gene. *J Anim Sci* 2000;78:62-68.

8. ARTICULO 2.

Efecto de la Severidad de una Subalimentación Crónica Sobre la Concentración Plasmática de Algunas Hormonas y Metabolitos en Cabras Adultas.

M. Gómez-Pastén*, F. J. Ruiz†², R. M. Meléndez-Soto*, H. Vera-Avila‡ and A. Shimada†‡.

* Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y Salud Animal.

Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM),

‡ Centro Nacional de Investigación en Fisiología y Mejoramiento Animal (CeNIFMA). Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP). Ajuchitlán; Qro. México.

† Laboratorio de Rumiología y Metabolismo Nutricional (RuMeN). Coordinación General de Estudios de Posgrado e Investigación. Facultad de estudios Superiores-Cuautitlán. UNAM.Ajuchitlán, Qro. México.

¹ Este estudio es parte de la tesis presentada por M. Gómez-Pastén, como requisito parcial para la obtención de grado de Doctor en Ciencias de la UNAM. Se realizó con el apoyo financiero de: Sistema de Investigación Miguel Hidalgo-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto ALIM-11/96); Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica-Dirección General de Asuntos del Personal Académico-UNAM (Exp.IN210396); CeNIFMA-INIFAP.² Dirección Postal: Apartado 2-29. Querétaro, Qro. 76020. México.

RESUMEN.

Para determinar el efecto de una subalimentación crónica en cabras adultas sobre la concentración plasmática de algunas hormonas y metabolitos, se realizó un experimento usando 22 cabras hembras encastadas de Nubia, adultas, vacías y secas. Se registró durante 9 semanas (período de estabilización; PE) el peso y la condición corporal (CC; utilizando una escala de 1 a 5) semanalmente y el consumo diario de energía y proteína, tiempo suficiente para que los animales alcanzaran y mantuvieran un consumo de alimento, peso y CC constantes. Al término del PE las cabras se dividieron completamente al azar en 3 grupos, para recibir durante 36 semanas (período de restricción; PR) los siguientes NA: 100, 80 y 60, como % del consumo de energía y proteína observado en el PE. Durante el PR se registró el peso y la CC cada 14 días y

se realizó un ajuste de los nutrimentos ofrecidos con base en el cambio del peso metabólico; cada cuatro semanas y media se determinó la concentración plasmática de glucosa, proteínas totales, albúmina y ácidos grasos no esterificados (NEFAS) y cada 9 semanas se determinó la concentración plasmática de insulina y glucagon. El peso y la CC disminuyeron con la restricción alimenticia (RA) a partir de la semana 6 y 14 respectivamente. El NA no modificó las concentraciones plasmáticas de glucosa, proteínas totales y glucagon; pero redujo la concentración de albúmina plasmática a partir de la semana 9 y 14 de tratamiento en los animales con NA60 y NA80 respectivamente, y la de insulina plasmática a partir de la semana 27 y 36 de tratamiento en los animales con NA60 y NA80 respectivamente. Lo contrario sucedió con la concentración de plasmática de NEFAS que se incrementó a partir de la semana 5 y 9 en los animales de los tratamientos mencionados. Además, se encontró una correlación significativa entre la concentraciones plasmáticas de albúmina con peso ($r = 0.35$) y CC ($r = 0.38$), la de glucosa con CC ($r = 0.21$), la de NEFAS con peso ($r = -0.57$) y CC ($r = -0.43$) y la de insulina con peso ($r = 0.61$) y CC ($r = 0.45$). Los resultados sugieren que la concentración plasmática de insulina, albúmina y NEFAS parecen ser los mejores indicadores del estado metabólico a través del PR; y muestran la capacidad de adaptación de las cabras adultas a una malnutrición a largo plazo, ya que aún perdiendo peso y CC, mantienen una concentración normal de glucosa. Dicha adaptación es importante en animales que pastorean en zonas donde los períodos de sequía son largos, durante los cuales el alimento disponible es limitado.

Palabras Clave: cabras, subalimentación, condición corporal, metabolitos plasmáticos, hormonas plasmáticas.

INTRODUCCIÓN.

La subalimentación crónica de pequeños rumiantes, es una situación que se presenta en forma cotidiana en ciertas regiones del planeta, que conjugan principalmente dos situaciones: 1) clima donde los períodos de sequía se extienden por varios meses y 2) una difícil situación económica, que impide hacer frente al marcado cambio en la disposición de alimento (Chilliard et al., 1998; Silanikove, 2000).

Algunos estudios señalan que los requerimientos de energía de mantenimiento de los animales incluyendo al humano, pueden disminuir después de períodos largos de mantenimiento de peso corporal y que esta disminución es mayor en condiciones de subalimentación. Es decir, existe la capacidad de adaptarse a niveles restringidos en el consumo de energía, reduciendo la tasa metabólica basal; esto es, una disminución en la producción de calor de ayuno (Ledger y Sayers, 1977; Clowson et al., 1991).

Para que se lleve a cabo ésta adaptación durante una restricción alimenticia, se desencadenan cambios en el sistema endocrino, jugando un papel importante la hormona de crecimiento (HC), la insulina y el glucagon (De Boer et al., 1986). La HC tiene un efecto lipolítico, elevando la concentración de NEFAS, incrementando la habilidad del organismo a responder a un estímulo lipolítico y reduciendo la lipogénesis (Breier 1999). Insulina es una hormona hipoglicémica que promueve el almacén de metabolitos en tejidos periféricos, y glucagon es una hormona hiperglicemiante que promueve la gluconeogénesis y la lipólisis (Brockman, 1978). Un imbalance en la

relación insulina:glucagon podría limitar la disponibilidad de glucosa, y un imbalance en la relación insulina:HC puede causar una excesiva movilización de lípidos del tejido adiposo (de Boer et al., 1986), siendo la concentración plasmática de los mismos un índice del estado energético (Dunshea et al., 1988).

El propósito de este estudio, fue determinar la concentración plasmática de algunas hormonas y metabolitos, para conocer el papel que desempeñan durante una restricción alimenticia prolongada en cabras.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Localización.

Este trabajo fue realizado en el Estado de Querétaro, México, en un clima semiseco con lluvias en verano, temperatura media anual de 15°C, precipitación pluvial anual de 450 a 630 mm, principalmente en los meses de verano y a una altitud de 1990 m sobre el nivel del mar (INEGI, 2006).

Animales.

Un grupo de 22 cabras hembras con predominancia de sangre Nubia, adultas, vacías y secas, con un peso corporal inicial de 50.0 ± 5.9 kg y una calificación de condición corporal (CC) de 2.6 ± 0.5 fueron utilizadas. Las cabras permanecieron alojadas en corraletas individuales techadas, con piso de madera, teniendo libre acceso a bebederos automáticos y comederos individuales.

Tratamientos y dietas experimentales.

Al inicio del experimento, todos los animales fueron alimentados a libertad durante 9 semanas con una dieta con base en pata de sorgo (50%), heno de alfalfa (45%), melaza de caña (3.5%) y premezcla mineral-vitamínica (1.5%), de tal manera que cubrieran sus necesidades teóricas de energía metabolizable (EM) y proteína cruda de mantenimiento (PC) según el NRC (1982); Nueve semanas de período de estabilización se consideró tiempo suficiente para alcanzar una condición corporal y un peso constantes, y para ajustar la cantidad de alimento según los requerimientos de EM y PC para mantenimiento de peso (Mora et al., 1996).

Una vez terminadas las 9 semanas, las cabras se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los siguientes niveles de alimentación que recibieron durante 36 semanas:

NA1 = 100 % del consumo observado de EM y PC.

NA2 = 80 % del consumo observado de EM y PC.

NA3 = 60 % del consumo observado de EM y PC.

Los animales fueron alimentados en forma individual dos veces al día a las 0900 y 1300 hrs.

Peso y condición corporal.

Los animales se pesaron al inicio del experimento y cada 14 días en días consecutivos, sin ayuno previo y siempre a la misma hora. Con estos mismos intervalos se hizo una apreciación de la CC (Santucci et al., 1991) y el ajuste de la cantidad de alimento ofrecido, de acuerdo al peso metabólico.

Muestras sanguíneas.

Al inicio del PR y posteriormente cada 4.5 semanas antes de que los animales fueran alimentados por la mañana, se realizó un muestreo sanguíneo en todos los animales, obteniendo 10 ml de sangre en tubos vacutainer heparinizados (20 UI de heparina sódica/ tubo), las muestras se centrifugaron (15 minutos a 2500 r.p.m a 4°C) y el plasma obtenido se fraccionó en viales de 1.7 ml para ser congelados y mantenidos a una temperatura de -70 °C , para la posterior determinación de: glucosa, proteínas totales, albúmina y NEFAS.

Además al inicio del PR y posteriormente cada 9 semanas, se realizó un muestreo sanguíneo intensivo para la obtención de 10 ml de sangre cada 20 minutos durante 4 horas (5:00 – 9:00 hrs); cada cabra fue equipada con un catéter colocado en la vena yugular un día antes del muestreo. El catéter fue insertado en la vena a través de una guja calibre 16, después de remover la aguja, un tubo de tygon fue conectado a manera de extensión desde el catéter hasta el dorso del animal, evitando estresar al animal durante el muestreo. Para mantener un flujo constante, entre muestreos se llenaba el catéter y la extensión con solución salina (0.9% NaCl) conteniendo 50 UI de heparina por ml. De los 10 ml de sangre obtenidos, 3 ml fueron colocados en tubos con EDTA-K₃. (8.55 mg/ tubo) y los restantes 7 ml se colocaron en tubos con heparina sódica (20 UI de heparina sódica/ tubo). El proceso de obtención de plasma y posterior congelación fue igual al descrito previamente. Con el plasma obtenido con EDTA-K₃ se determinó la concentración de glucagon. Y con el plasma obtenido a partir de los tubos heparinizados se determinó la concentración de Insulina.

Análisis de los constituyentes en plasma.

La glucosa se determinó mediante el método enzimático y colorimétrico de glucosa oxidasa (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA); proteínas totales mediante el método colorimétrico de biuret (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA); albúmina mediante el método colorimétrico de verde de bromocresol (Bayer Corporation, Tarrytown, NY, USA) y NEFAS mediante un método enzimático y colorimétrico (NEFA C, Wako Chemicals Inc., Dallas, TX, USA).

La concentración de insulina y glucagon fue determinada utilizando Kits de ¹²⁵[I] RIA con estándares humanos; para insulina se utilizó un kit de fase sólida (Coat-a-Count, Diagnostic Products, Los Angeles, CA. USA) y para glucagon se utilizó un kit de fase líquida (ICN Pharmaceuticals, Orangeburg, NY, USA). Los coeficientes de variación intra e Inter. Ensayo fueron: 6.31% y 8.06%, 8.29% y 9.10% para insulina y glucagon respectivamente.

Análisis estadístico.

El análisis de la información se realizó mediante un diseño completamente al azar (Steel y Torrie, 1988), con 3 tratamientos: NA100, NA80 y NA60 con 7, 7 y 8 repeticiones por tratamiento respectivamente. El análisis de la información se realizó mediante un modelo de parcelas divididas. Para lo cual se utilizará el procedimiento de modelos lineales generales (GLM) del Sistema de Análisis Estadístico

Además se utilizó un modelo de correlación entre la concentración plasmática de hormonas y metabolitos y el peso y CC (SAS, 1994).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Peso y condición corporal.

Los resultados del efecto del NA sobre peso y condición corporal a través del PR, se muestran en las gráficas 1 y 2 respectivamente, se expresaron como % del peso al inicio del PR para analogar el cambio de peso. Los animales controles mantuvieron su peso y condición corporal a través del PR, pero en contraste se encontró una reducción significativa en el peso corporal de los animales restringidos a partir de la semana 6 del tratamiento, y a partir de la semana 16 y hasta el final del tratamiento, la disminución en el peso corporal en los animales más restringidos (NA60) se hizo más notable, siendo no solo menor al tratamiento control, si no también al tratamiento con una RA moderada (NA80).

Estos resultados son opuestos a los encontrados por otros autores como Ledger y Sayers (1977); Ferrell et al., (1986); Burrin et al., (1990); Drouillard et al., (1991); Yambayamba y Price (1991) y Azis et al., (1992) que señalan que el peso corporal de los animales restringidos en el consumo de alimento y el de los que comían a libertad no fue diferente estadísticamente, indicando que si a los animales se les restringe en su consumo de alimento pueden disminuir su tasa metabólica basal, disminuyendo sus requerimientos para mantenimiento y así mantener el peso corporal. No obstante, las restricciones alimenticias en todos los casos anteriores fueron de menor duración y en algunos casos se consideró como restricción alimenticia consumos de alimentos similares a los indicados para mantenimiento de peso.

En contraste, cuando las restricciones alimenticias son efectivas y de mediana o larga duración (meses), se ha encontrado que la restricción de nutrimentos sí tiene un efecto significativo sobre el peso corporal como lo indica un trabajo previo (Gómez-Pastén et

al., 1999), en el que se utilizó metodología similar en cuanto al tipo de animales y duración y severidad de la restricción alimenticia, pero no se realizó un ajuste en la cantidad de alimento ofrecido cada dos semanas basada en el cambio del peso metabólico como el que se hizo en el presente trabajo. Aún así, las pérdidas de peso promedio en el trabajo mencionado fueron de 7 kg tanto para los animales restringidos en 20 y 40%.

En un trabajo utilizando ovejas adultas bajo una restricción alimenticia muy severa (80%) durante 161 días, se provocó una pérdida de peso de 18 kg, desafortunadamente, no se realizó un seguimiento continuo de la pérdida de peso y una posible explicación de cómo estos animales soportaron tan severo régimen alimenticio, fue que iniciaron con una muy buena condición corporal (3.8 en una escala de 1-5).

En cuanto a la CC ocurre algo similar, una disminución en los animales restringidos pero posterior a la pérdida de peso, siendo menor la CC de los animales restringidos a partir de la semana 14 del tratamiento, y en la semana 30 y hasta el final del tratamiento, la marcada disminución en la CC de los animales más restringidos, hace que también exista una diferencia significativa entre el NA80 y el NA60.

Aunque la condición corporal es una medida subjetiva junto con el peso corporal dan una buena referencia del estado nutricional del animal, la pérdida de CC en los animales restringidos probablemente se deba tanto a la disminución de grasa como de masa muscular, principalmente de la primera en cuyo cambio se basa gran parte de la medición y que en animales restringidos se ve disminuida, sirviendo como sustrato energético para mantener varias funciones corporales como lo indica Caldeira y Portugal (1991), quienes dieron seguimiento a ovejas que experimentaron pérdidas de

CC de 4.14 a 1.00 en un período de 46 semanas, al ser restringidas en 70% en el consumo de alimento .

METABOLITOS PLASMÁTICOS.

Glucosa.

La concentración plasmática de glucosa no fue afectada por el NA (Gráfica 3.), a diferencia de algunos trabajos utilizando vacas lecheras como el de Baird et al., (1972) que encontraron que una RA severa puede producir hipercetonemia e hipoglicemia; o el de de Boer et al., (1985) encontraron una situación similar en cuando los animales estaban bajo una RA de 54%. En éstos trabajos, el estado fisiológico es relevante, y la glucosa es uno de los metabolitos más limitantes para la producción láctea, bajo estas condiciones provocaría que el efecto de la RA sea más marcado, ya que no sólo se reduce la producción de glucosa por la disminución del propionato producido, sino que además gran cantidad de la misma es destinada a la producción de leche.

Sin embargo, existen trabajos en los que se demuestra una gran capacidad de adaptación de las cabras para afrontar una reducción en el aporte de nutrimentos, demostrando que al utilizar cabras lecheras gestantes restringidas en 30% de energía, no disminuyeron su concentración plasmática de glucosa durante los primeros 90 días de gestación, reduciéndose la concentración de glucosa hasta que la gestación fue más avanzada, indicando así la importancia de la glucosa como el mayor sustrato energético para el desarrollo del feto, del útero y de la placenta; sin embargo aún con esa reducción, el nivel mínimo de glucosa registrado durante la gestación (47.45 mg/dl), se encontró dentro de los niveles fisiológico normales (40-60 mg/dl), para rumiantes alimentados con base en forraje (Hussain et al., 1996).

En trabajos previos (Gómez-Pastén et al., 1999; 2010), encontramos que durante una RA de 36 semanas, la concentración de glucosa en cabras presenta una tendencia significativa a reducirse, sin embargo, durante todo el experimento la concentración de glucosa se mantuvo dentro de los niveles normales, ya que es de gran importancia mantener un nivel basal de glucosa, que asegure el suministro a células como las neuronas y las sanguíneas, lo que permite pensar en una adecuada adaptación de los animales a la RA, por que aumenta la eficiencia en la utilización de glucosa, mediante el aprovechamiento de otros substratos energéticos.

Proteínas totales y albúmina.

La concentración de proteínas totales no fue afectada por la RA durante este experimento (Gráfica 4). Estos resultados difieren a lo encontrado por Brody et al., (1994) quien indica que en presencia de una RA, ocurre una disminución en la concentración de proteínas plasmáticas, producida por la reducción en la concentración de albúmina, y otras proteínas plasmáticas, como la proteína ligadora de retinol y la proteína ligadora de tiroxina.

Al analizar la concentración de albúmina plasmática en las muestras, expresada como % de la concentración inicial, encontramos que la RA presenta diferente magnitud a través del experimento (Gráfica 5), este efecto inicia en la semana 9 del tratamiento, cuando los animales más restringidos (NA60) muestran una disminución significativa de albúmina comparados con los del grupo control; mismos resultados ocurren en los animales con una RA moderada (NA80) pero 4 semanas después. Posteriormente, en la semana 18 ambos tratamientos de restricción muestran niveles muy bajos, y a partir de ese punto los animales del NA80 muestran una recuperación gradual en la

concentración de albúmina, y los animales del NA60 aunque muestran un incremento en las semanas 22 y 32, la tendencia a disminuir, provoca que al igual que los animales del NA80, tengan al final del experimento menores concentraciones que los animales del grupo control (NA100).

Algo similar ocurre en otros trabajos utilizando bovinos lecheros, como el de Little et al., (1974) y Rowlands et al., (1977), los cuales concluyen que la concentración de proteínas totales no se ve afectada por el estatus energético y que sólo la albúmina sérica responde a la etapa de producción, tendiendo a disminuir con la intensificación de la producción y también por la disminución en la capacidad de síntesis hepática, resultado del menor aporte de nutrimentos.

Acidos grasos no esterificados.

Al analizar la concentración de NEFAS, vemos que la RA tiene un efecto de diferente magnitud a través del experimento (Gráfica 6), semejante al encontrado en albúmina, dicho efecto inicia a las cuatro y media semanas de tratamiento, cuando los animales más restringidos (NA60) muestran una disminución significativa a lo largo del PR comparados con los del grupo control; dicho efecto también ocurre en los animales con una RA moderada (NA80) pero se presenta 4.5 semanas después. Posteriormente ocurre una fluctuación en ambos tratamientos con RA, que podríamos considerar como una recuperación gradual en las semanas 13.5, 22.5 y 31.5 en las cuales no se presentan diferencias significativas entre el grupo control y el de NA80 y entre el de NA80 y NA60 para que al final del PR, todos los tratamientos sean diferentes.

Este efecto tan marcado que tiene el NA sobre la concentración de NEFAS, es similar a lo que ocurre en otros trabajos. DiMarco et al. (1981), al estudiar la regulación de la

deposición de triglicéridos y la liberación de ácidos grasos en tejido adiposo de bovino, indican que la concentración de NEFAS se incrementa varias veces durante un ayuno de 9 días y que después de 4 días de realimentación los NEFAS regresan a su concentración inicial. Estos cambios significativos en la concentración plasmática de NEFAS durante el ayuno y realimentación sugieren que la movilización de ácidos grasos e incorporación de triglicéridos por el tejido adiposo de bovino se adapta a grandes cambios en el consumo de energía.

Dunshea et al. (1988) al estudiar el metabolismo de NEFAS en cabras subalimentadas durante 34 días concluyen: que la subalimentación resulta en un incremento en la concentración de NEFAS, con una tendencia a que se incremente la relación NEFAS:glicerol, lo que sugiere una movilización de grasa corporal debida principalmente a una disminución en la lipogénesis y re-esterificación intracelular de NEFAS, y un aumento en la lipólisis.

En otro trabajo, estudiando la relación entre la CC y algunos metabolitos plasmáticos en ovejas, Caldeira y Portugal (1991) indican que cuando hay una reducción significativa en la CC , como resultado de una RA severa, la concentración de NEFAS se incrementa rápidamente, pero posteriormente se estabilizan y regresan gradualmente al transcurrir la RA, reflejando una posible relación con la cantidad de reservas de energía (McNiven, 1984). Además puede ocurrir que la reducción en la concentración de albúmina (acarreador de NEFAS en sangre) producida por la RA, sea un factor limitante en la liberación de los NEFAS por el tejido adiposo (Vernon y Parker, 1983).

HORMONAS PLASMÁTICAS.

La concentración plasmática de insulina se redujo por efecto de la RA (Gráfica 7), a partir de la semana 27 y 36 de tratamiento en los animales con NA60 y NA80 respectivamente, sin embargo la concentración de glucagon se mantuvo similar entre los tratamientos a lo largo de la RA (Gráfica 8). Resultados similares encontraron De Boer et al., (1985) estudiando el comportamiento de éstas hormonas durante el período seco, lactancia temprana, una cetonemia (inducida por una restricción alimenticia del 54) y después de la recuperación del problema de cetosis. La insulina mantuvo una concentración igual en todos los períodos, excepto en el período de cetonemia, en el cual se redujo posiblemente, como lo muestran otros trabajos (Baird et al., 1972), por efecto de la restricción alimenticia. Posteriormente, en la etapa de recuperación mostró una concentración aún mayor a las etapas iniciales (período seco e inicio de lactación). El glucagon se incrementa durante la lactación temprana, pero no se encontró una explicación para su decremento durante el período de cetonemia, cuando regresó a la concentración inicial (período seco). Aunque existe evidencia, que la concentración de glucagon se reduce durante el ayuno en borregos, tal vez debido a que su secreción se inhibida por el incremento de NEFAS o cuerpos cetónicos, o también a que la síntesis de glucagon es limitada (Carruthers et al. 1974).

En otro estudio Wester et al., (1995) indican que tras 7 semanas de restricción de proteína, la concentración sérica de insulina se reduce. Mientras que Henricks et al., (1994) obtuvieron resultados similares en toretes Angus restringidos en 53% durante 175 días, concluyendo que la restricción de energía provoca una reducción en concentración sérica de insulina e IGF-1 a partir del día 70 del tratamiento.

Hayden et al., (1993) trabajando con novillos con una restricción en el consumo de energía de 25% durante 92 días, y ajustando semanalmente la cantidad de alimento ofrecido en base al peso corporal, observaron al final de la restricción una reducción significativa en los niveles plasmáticos de IGF-1, glucosa e insulina. Y como resultado de una realimentación, a los 60 días las concentraciones éstas hormonas eran similares al grupo control.

Al realizar un análisis de correlación de las hormonas y metabolitos plasmáticos con el peso y CC (Tabla 1), se encontró una correlación significativa entre albúmina con peso y CC, glucosa con CC, NEFAS con peso y CC e Insulina con peso y CC. Resultados similares encontraron Hayden et al., (1993), en novillos alimentados a libertad después de un período de restricción de energía al estudiar la correlación del cambio de peso corporal con glucosa, NEFAS e insulina.

Los resultados obtenidos en éste estudio, indican que la concentración plasmática de insulina, albúmina y NEFAS son los mejores indicadores del estado metabólico a través de un periodo de RA.

IMPLICACIONES.

Las cabras adultas tienen la capacidad de resistir una restricción alimenticia prolongada, mediante una serie de adaptaciones metabólicas, en las cuales hormonas insulina y glucagon juegan un papel primordial, ya que orquestan una adecuada utilización de combustibles metabólicos contenidos en diferentes tejidos; principalmente tejido adiposo, como fuente de energía y músculo esquelético como fuente de aminoácidos, que son usados por los hepatocitos en la gluconeogénesis, para mantener

una concentración adecuada de glucosa, que asegure el suministro a tejidos que la utilizan como única fuente de energía; mientras que el tejido adiposo aumenta la liberación de NEFAS los que utilizados como principal sustrato energético para músculo y otros tejidos. Pero a pesar de estos mecanismos la cantidad potencial de combustibles metabólicos disponibles, serán el factor limitante para determinar el tiempo que éstos animales soporten una restricción de nutrimentos, sin que se provoquen daños irreversibles.

LITERATURA

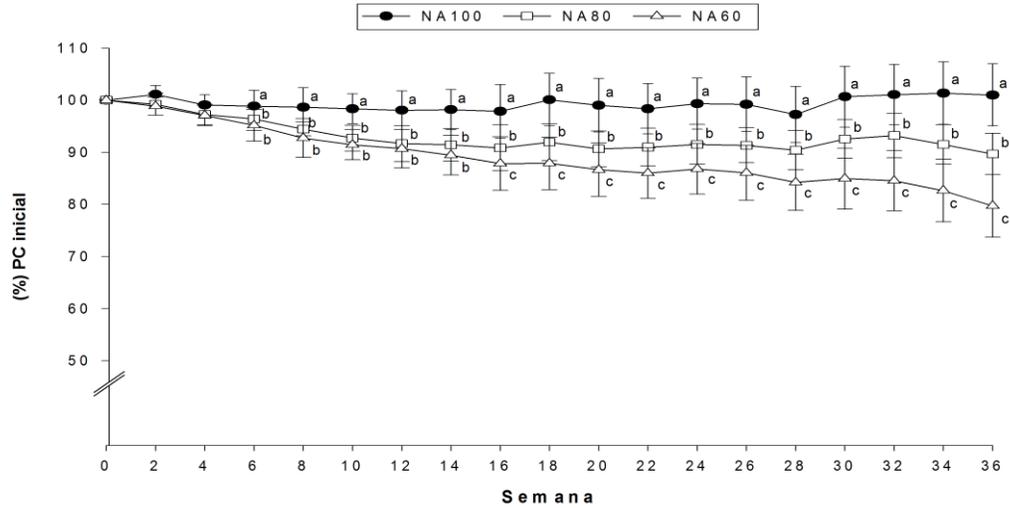
- Aziz, N., D. Murray, and R. Bell. 1992. The effect of live weight gain and live weight loss on body composition of Merino wethers: dissected muscle, fat and bone. *J. Anim. Sci.* 70:1819-1828.
- Baird, G. D., R. J. Heitzman, and H. G. Hibbitt. 1972. Effects of starvation on intermediary metabolism in the lactating cow. a comparison with metabolic changes occurring during bovine ketosis. *Bioch. J.* 128: 1311.
- Boer, G., A. Trenkle, and J. W. Young. 1985. Glucagon, insulin, growth hormone, and some blood metabolites during energy restriction ketonemia of lactating cows. *J Dairy Sci.* 68: 326-337.
- Breier, B. H. 1999. Regulation of protein and energy metabolism by the somatotrophic axis. *Dom. Anim. Endo.* 17:209-218.
- Brockmham, R. P. 1978. Roles of glucagon and insulin in the regulation of metabolism in ruminants. *Can. Vet. J.* 19: 55-62.
- Brody, T. 1994. *Nutritional Biochemistry.* Academic Press. USA.
- Burrin, D., C. Ferrell, R. Britton, and M. Bauer. 1990. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *Br. J. Nutr.* 64:439-448.
- Caldeira, R. M. and A., Vaz Portugal. 1991. Interrelationship between body conditions and metabolic status in ewes. *Small Rum. Res.* 6: 15-24.
- Carruthers, T. C., J. G. Manns, and S. J. Quesnel. 1974. The effect of prostaglandin E1 on lipid metabolism and hormone secretion in sheep. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 52: 319.
- Chilliard, Y., F. Bocquier and M. Doreau. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. A review. *Reprod. Nutr.*
- Clawson, A., J. Garlich, M. Coffey, and W. Pond. 1991. Nutritional, physiological, genetic, sex and age effects on fat-free dry matter composition of the body in avian, fish, and mammalian species: A review. *J. Anim. Sci.* 69: 3617-3644.
- DiMarco, N., D.C. Beitz, and G.B. Whitehurst. 1981. Effect of fasting on free fatty acid, glycerol and cholesterol concentrations in blood plasma and lipoprotein lipase activity in adipose tissue of cattle. *J. Anim. Sci.* 52:75-82.

- Drouillard, J. S., T. J. Klopfestein, R. A. Britton, M. L. Bauer, S. M. Gramlich, T. J. Wester, and C. L. Ferrell. 1991. Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. *J. Anim. Sci.* 69:3357-3375.
- Dunshea, F.R., and A. W. Bell. 1988. Relations between plasma non-esterified fatty acid metabolism and body tissue mobilization during chronic undernutrition in goats. *Br. J. Nutr.* 60: 633-644.
- Hayden, J. M., J. E. Williams, and R. J. Collier. 1993. Plasma Growth hormone, insulin-like growth factor, insulin, and thyroid hormone association with body protein and fat accretion in steers undergoing compensatory gain after dietary energy restriction. *J. Anim. Sci.* 71: 3327-3338.
- Henricks, D. M., T. C. Jenkins, J. R. Ward, C. S. Krishnan, and L. Grimes. 1994. Endocrine responses and body composition changes during feed restriction and refeed in young bulls. *J. Anim. Sci.* 72: 2289-2297.
- Hussain, Q., O. Havrevoll, L.O. Eik, and E. Ropstad. 1996. Effects of energy intake on plasma glucose, non-esterified fatty acids and acetoacetate concentration in pregnant goats. *Small Rum. Res.* 21: 89-96.
- Ferrell, C., L. Koong, and J. Nieraber. 1986. Effect of previous nutrition on body composition and maintenance energy costs of growing lambs. *Br. J. Nutr.* 56:595-605.
- Gómez-Pastén, M., O. Mora., J. Pedraza-Chaverri, and A. Shimada. 1999. The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goats. *J. Agric. Sci.* 132:227-232.
- Gómez-Pastén, M., O. Mora., R. Meléndez., J.L. Romano, and A. Shimada. 2010. Efecto de una subalimentación prolongada sobre el peso, la condición y la composición corporal de cabras adultas”, (Effect of a long term feeding restriction on the subsequent body weight, condition score, and tissue composition of mature goats), *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias.* 1: 205-219.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA, GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA. 2006. Síntesis Geográfica, Nomenclatura y Anexo Cartográfico del Estado de Querétaro. secretaría de Programación y Presupuesto. México, pp. 9-12

- Ledger, H and A. Sayers. 1977. The utilization of dietary energy by steers during periods of restricted food intake and subsequent realimentation. *J. Agric. Sci.* 88:11-26.
- Little, W. 1974. An effect of the stage of lactation of albumin in the serum of dairy cows. *Res. Vet. Sci.* 17: 193.
- Mora, O., A. Shimada and F. Ruiz. 1996. The effect of the length and severity of feed restriction on weight, carcass measurements and body composition of goats. *J. Agric. Sci.* 127:549-553.
- McNiven, M. A. 1984. The effect of body fatness on energetic efficiency and fasting heat production in adult sheep. *Br. J. Nutr.* 51:297-304.
- NRC. 1982. Nutrient requirements of goats. National Academic Press. U.S.A.
- Rowlands, GJ., W. Little, and A. Kitchenham. 1977. Relationship between blood composition and fertility in dairy cows a field study. *J. Dairy Sci.* 44: 1.
- Santucci, P.M., A. Branca, M. Napoleone, R. Bouche, F. Poisot, G. Aumont, and G. Alexandre. 1991. Body condition scoring of goats in extensive conditions. In: P. Morand-Fehr (ed.) *Goat Nutrition*, Pudoc Publ. Netherlands. p 240.
- SAS User's Guide: Statistics. 1994. Cary, N. Statistical Analysis System Institute Inc.
- Silanikove, N. 2000. The physiological basis adaptation in goats to harsh environments. *Small Rum Res.* 35:181-193.
- Steel, R., and J. Torrie. 1988. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. McGraw-Hill (ed).
- Vernon, R.G. and M. Peaker. 1983. The regulation of nutrient supply within the body. In: JA.F. Rook and P.C. Thomas (editors), *Nutritional physiology of farm animals*, Longman, London. Pp. 114-174.
- Wester, T. J., R. A. Britton, T. J. Klopfenstein, G. A. Ham, D. T. Hickok, and C. R. Krehbiel. 1995. Differential effects of plane of protein or energy nutrition on visceral organs and hormones in lambs. *J. Anim. Sci.* 73:1674-1688.
- Yambayamba, E., and M. Price. 1991. Growth performance and carcass composition in beef heifers undergoing catch-up (compensatory) growth. *Can. J. Anim. Sci.* 71:1021-1029.

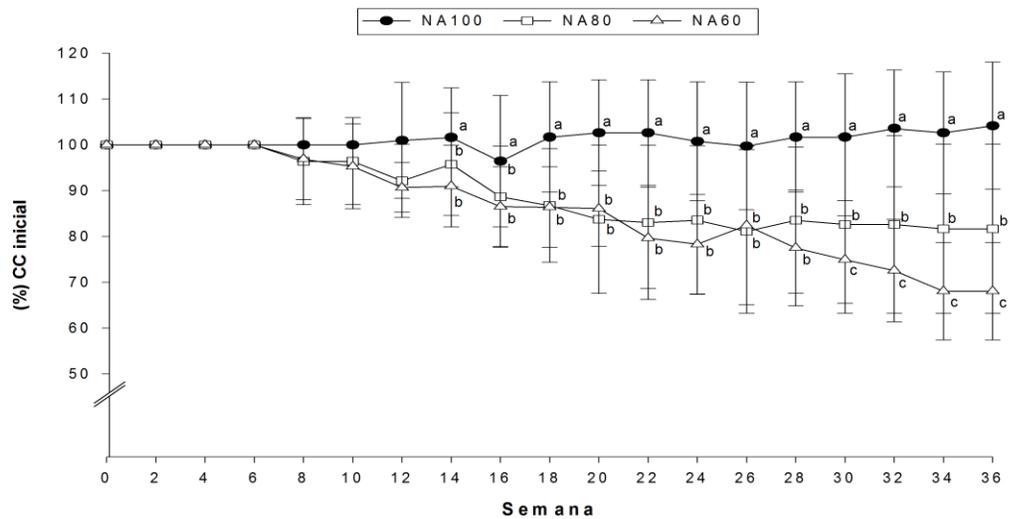
Figuras y Tablas.

Gráfica 1. Efecto del nivel de alimentación sobre el peso corporal como % en cabras



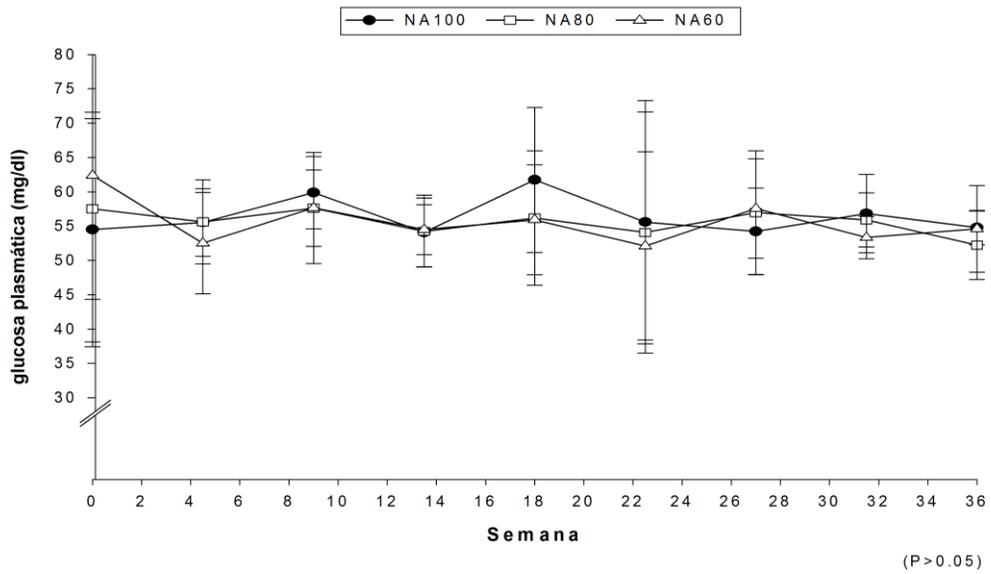
a,b,c literales diferentes en el mismo período denotan diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$)

Gráfica 2. Efecto del nivel de alimentación sobre la condición corporal como % en cabras

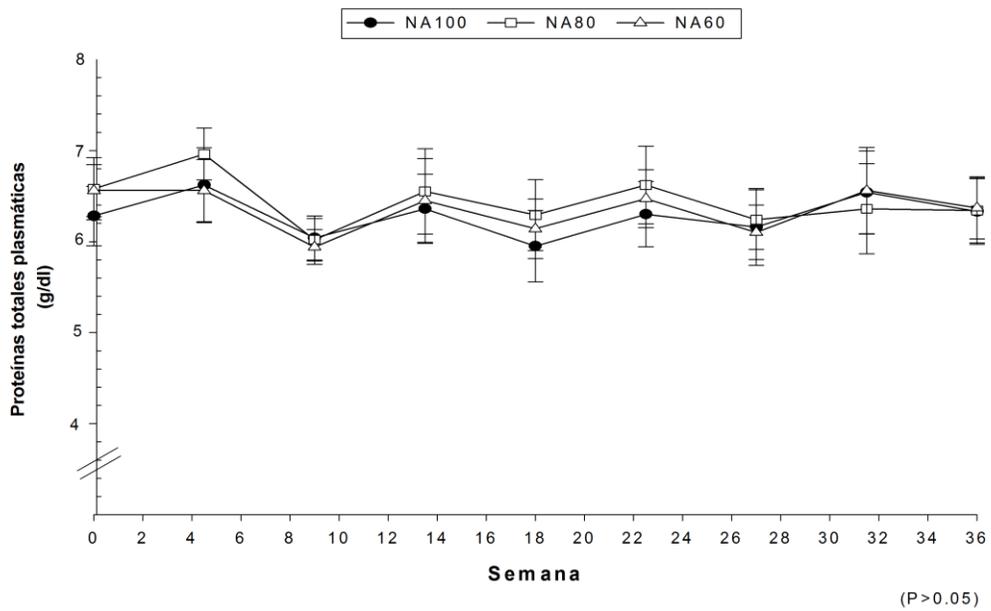


a,b,c literales diferentes en el mismo período denotan diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$)

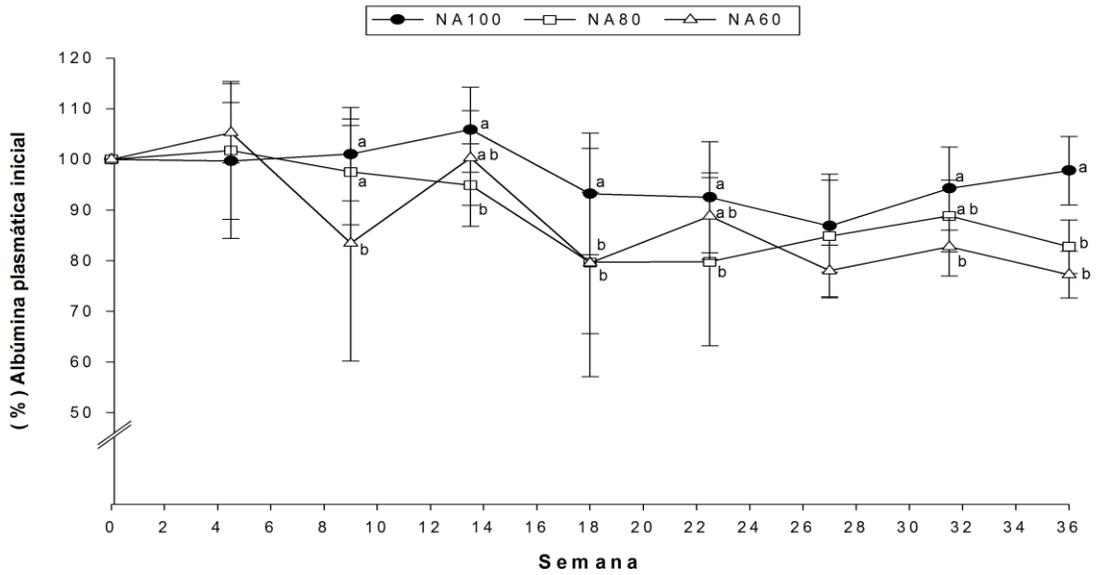
Gráfica 3. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de glucosa en cabras



Gráfica 4. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de proteínas totales en cabras

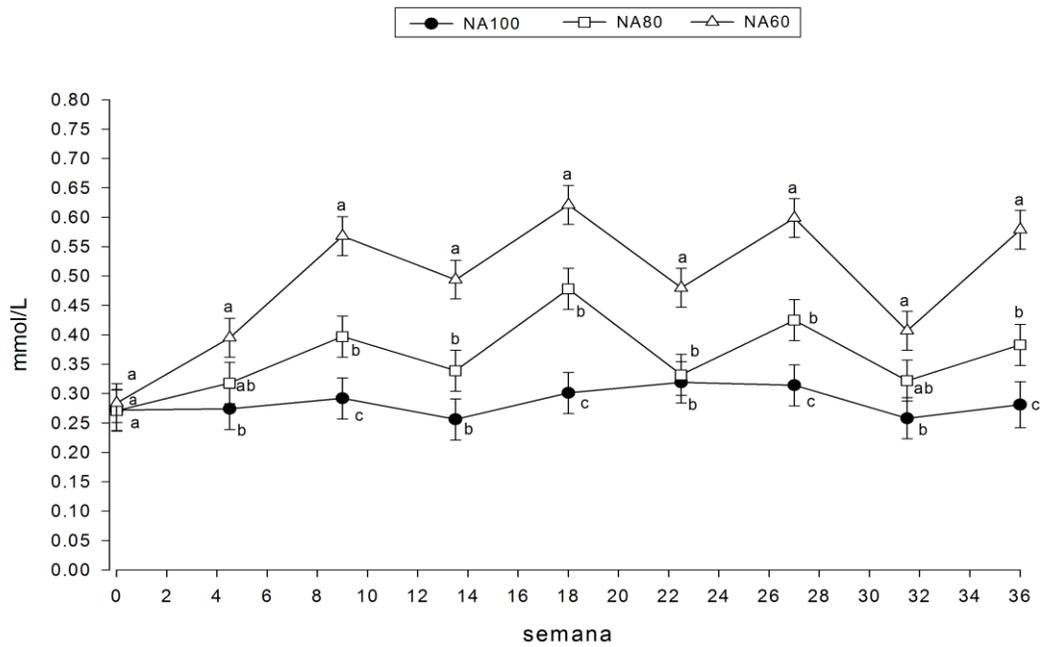


Gráfica 5. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de albúmina como % en cabras

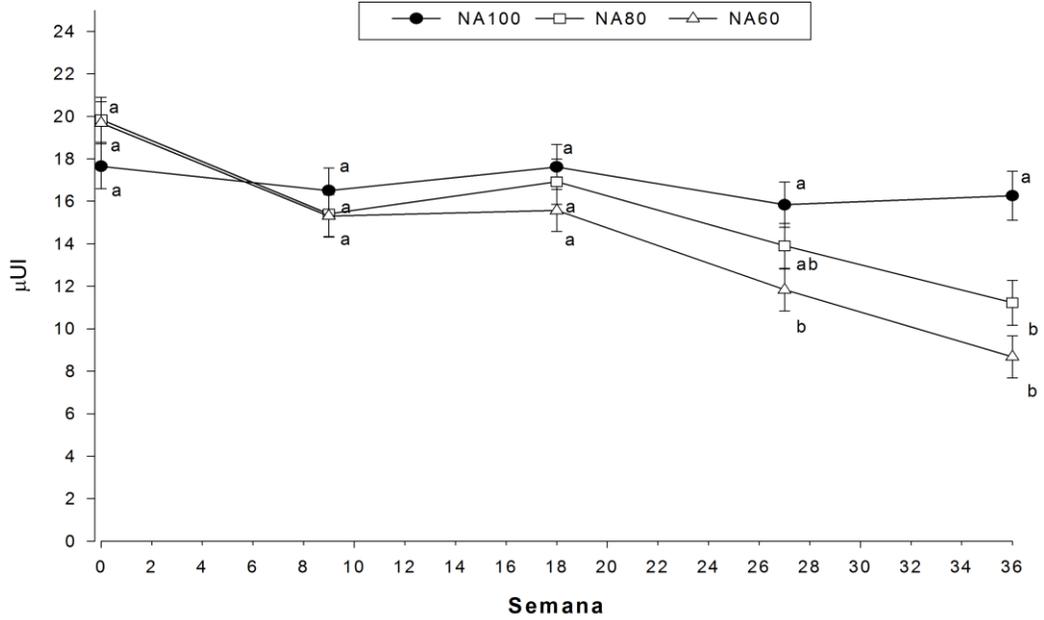


a,b,c literales diferentes en el mismo período denotan diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$)

Gráfica 6. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de ácidos grasos no esterificados en cabras

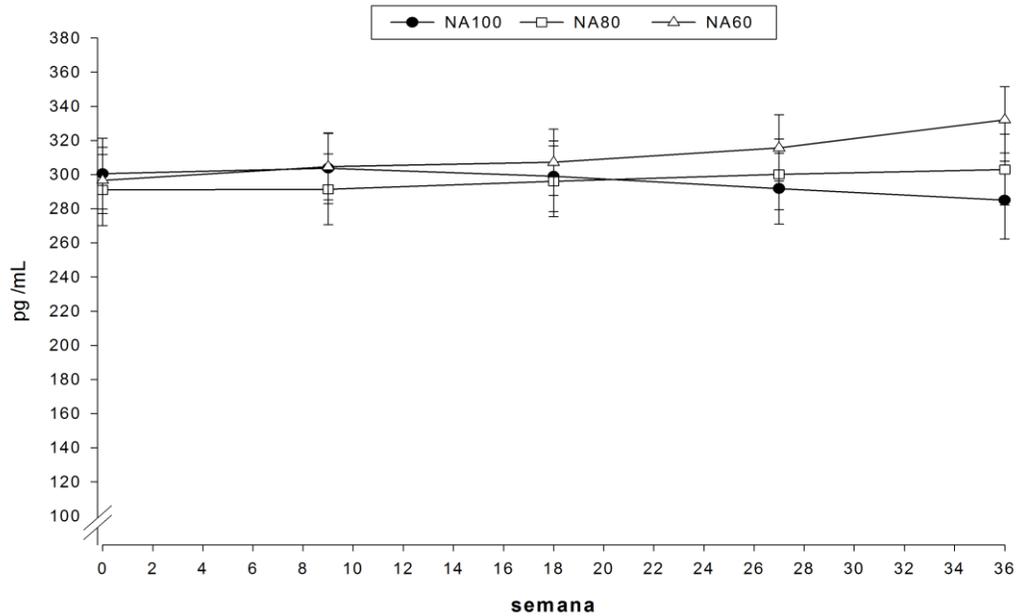


Gráfica 7. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de insulina en cabras



a,b literales diferentes en el mismo período denotan diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$)

Gráfica 8. Efecto del nivel de alimentación sobre la concentración plasmática de glucagón en cabras



($p > 0.05$)

Tabla 1. Coeficientes de correlación entre hormonas y metabolitos plasmáticos con peso y condición corporal.

Componente	Peso corporal		Condición corporal	
	r	P	r	P
Glucosa	0.1331	0.0623	0.2058	0.0037
Proteínas totales	0.0060	0.9329	-0.1080	0.1310
Albúmina	0.3460	0.0001	0.3820	0.0001
NEFAS	-0.5693	0.0001	-0.4294	0.0001
Insulina	0.6126	0.0001	0.4491	0.0001
Glucagon	-0.0688	0.4775	-0.0868	0.3696

r. Coeficiente de correlación.

P. Significancia.

9. DISCUSIÓN GENERAL.

La discusión que se describe a continuación es la integración de los resultados obtenidos y descritos en los trabajos anteriores.

9.1. PESO Y CONDICIÓN CORPORAL.

Para apreciar con claridad el efecto del nivel de alimentación (NA) sobre peso corporal (PEC) y condición corporal (CC) a través del periodo de restricción (PR), los resultados fueron expresados como % de los registros realizados al inicio del mismo. Los animales controles mantuvieron su peso y condición corporal a través del PR, en contraste se encontró una reducción significativa en el peso corporal de los animales restringidos a partir de la semana 6 del tratamiento. Pero en la semana 16, la reducción de peso en los animales restringidos (NA60) fue más notable, siendo menor al tratamiento control, y al tratamiento moderado (NA80).

Nuestros resultados difieren a los encontrados por otros autores Ledger y Sayers (1977); Ferrell et al., (1986); Burrin et al., (1990); Drouillard et al., (1991); Yambayamba y Price (1991) y Azis et al., (1992), donde muestran, que el peso corporal tanto de los animales restringidos en consumo de alimento como los que comían a libertad no fue diferente estadísticamente, concluyendo que los animales restringidos en consumo de alimento pueden disminuir su tasa metabólica basal, y así, disminuyen sus requerimientos para mantenimiento y por lo tanto, mantienen su peso corporal. No obstante, la duración de la restricción alimenticia (RA) en todos los casos anteriores, fue de menor duración y en algunos trabajos consideraron como RA a los consumos de alimento similares a los usados para mantenimiento de peso.

En contraste a estos resultados, cuando las RA son prolongadas y por abajo del mantenimiento del peso, estas tienen un efecto significativo sobre el peso corporal, un trabajo previo (Gómez-Pastén et al., 1999) donde se utilizó metodología similar en cuanto al tipo de animales, la duración y la severidad de la RA, pero no se realizó un ajuste en la cantidad de alimento ofrecido cada dos semanas (basado en el cambio del peso metabólico) como el que se hizo en el presente trabajo, ayuda a explicar porque

en trabajos anteriores los animales con RA de 20% y 40% presentan pérdidas de PC similares (Mora et al., 1996; Gómez-Pastén et al., 1999).

En cuanto a la CC ocurrió algo similar, una disminución de CC en los animales restringidos pero posterior a la pérdida de peso, siendo menor la CC de los animales restringidos a partir de la semana 14 del tratamiento. A partir de la semana 30, y hasta el final del tratamiento, la marcada disminución en la CC de los animales más restringidos, hace que también exista una diferencia significativa entre los animales del NA80 y el NA60, situación que no se presentó al no ajustar periódicamente el alimento ofrecido, en base a la pérdida de PEC (Gómez-Pastén, 1999). En apoyo a esto, un trabajo donde utilizaron ovejas adultas bajo una RA más severa (80%), pero por un periodo más corto (161 días), la RA provocó una pérdida de PEC de 18 Kg, desafortunadamente, no se realizó un seguimiento continuo de la pérdida de PEC, y una posible explicación de cómo estos animales soportaron tan severo régimen alimenticio, sugiere que iniciaron con una muy buena CC (calificación de 3.8) en una escala de calificación de 1-5 (Atti et al., 2000).

Aunque la condición corporal es una medida subjetiva junto con el PEC, dan una buena referencia del estado nutricional del animal, la pérdida de CC de los animales restringidos se debió tanto a la disminución de grasa como de masa muscular, principalmente de la primera en cuyo cambio se basa gran parte de la medición, y que en animales restringidos se ve disminuida, sirviendo como sustrato energético para mantener varias funciones corporales (Freetly et al., 2008).

9.2. METABOLITOS PLASMATICOS.

9.2.1 GLUCOSA.

Dentro de nuestros resultados, la concentración plasmática de glucosa no fue afectada por el NA, a diferencia de algunos trabajos donde utilizaron vacas lecheras (Baird et al., 1972; Boer et al., 1985) donde indicaron que una RA severa (54%) puede producir hipercetonemia e hipoglicemia. En éstos trabajos, el estado fisiológico es relevante,

porque la glucosa es uno de los metabolitos más limitantes para la producción láctea, y bajo estas condiciones provocaría que el efecto de la RA sea más marcado, ya que no sólo se reduce la producción de glucosa por la disminución del propionato producido, sino que además una gran cantidad de la misma es destinada a la producción de leche. Sin embargo, existen otros trabajos que muestran una gran capacidad de adaptación de las cabras para afrontar una reducción en el aporte de nutrientes; utilizando cabras lecheras gestantes con una restricción de energía del 30%, se observó que no disminuyen la concentración plasmática de glucosa durante los primeros 90 días de gestación, sin embargo, conforme avanza la gestación estos animales reducen la concentración de glucosa, indicando así, la importancia de la glucosa como el mayor sustrato energético para el desarrollo del feto, del útero y de la placenta; sin embargo aún con esa reducción, el nivel mínimo de glucosa registrado durante la gestación (47.45 mg/dl), se encontró dentro de los niveles fisiológicos normales (40-60 mg/dl), para rumiantes alimentados con base en forraje (Hussain et al., 1996; Freetly et al., 2008).

En un trabajo previo (Gómez-Pastén et al. 1999), se encontró que durante una RA de 36 semanas, la concentración glucosa en cabras presenta una tendencia significativa a reducirse, sin embargo, durante todo el experimento mantuvieron la concentración de glucosa dentro de los niveles normales, lo que es de gran importancia para mantener un nivel basal de glucosa, que asegure el suministro a células tan importantes para la vida como las neuronas y las células sanguíneas, lo que permite pensar en una adecuada adaptación de los animales a la RA, aumentando la eficiencia en la utilización de glucosa, mediante el aprovechamiento de otros sustratos energéticos por los tejidos.

9.2.2 PROTEINAS TOTALES Y ALBUMINA.

Los resultados de este trabajo muestran que la concentración de proteínas totales no fue afectada significativamente por la RA durante el experimento. A diferencia de lo mostrado por Brody (1994), quien indica que como resultado de una RA, hay una disminución en la concentración de proteínas plasmáticas, debida tanto a la reducción

en la concentración de albúmina, como de otras proteínas plasmáticas como la proteína ligadora de retinol y la proteína ligadora de tiroxina.

Al analizar la concentración de albúmina plasmática expresada como % de la concentración inicial, encontramos que la RA tiene un efecto de diferente magnitud a través del experimento, dicho efecto es detectado a partir de la semana 9 del tratamiento, cuando los animales más restringidos (NA60) muestran una disminución significativa comparados con los del grupo control; dicho efecto también ocurre en los animales con una RA moderada (NA80) pero 4.5 semanas después. Posteriormente, en la semana 18 ambos tratamientos de restricción muestran niveles muy bajos y a partir de ese punto los animales del NA80 muestran una recuperación gradual en la concentración de albúmina, y los animales del NA60 aunque muestran un incremento en las semanas 22 y 32, la tendencia a disminuir, provoca que al igual que los animales del NA80, tengan al final del experimento menores concentraciones que los animales del grupo control (NA100).

Algo similar ocurre en bovinos lecheros (Little et al., 1974) donde la concentración de proteínas totales no se ve afectada por el estatus energético, y que sólo la albúmina sérica responde a la etapa de producción, tendiendo a disminuir con la intensificación de la producción y también por la disminución en la capacidad de síntesis hepática, resultado del menor aporte de nutrimentos (Cummins et al., 2008).

9.2.3. ACIDOS GRASOS NO ESTERIFICADOS (AGNE).

Al analizar la concentración de AGNE, vemos que la RA tiene un efecto de diferente magnitud a través del experimento, semejante al encontrado en albúmina, dicho efecto fue detectado a las cuatro y media semanas de tratamiento, cuando los animales más restringidos (NA60) muestran una disminución significativa comparados con los del grupo control, que persiste a lo largo del PR; dicho efecto también ocurre en los animales con una RA moderada (NA80) pero se presenta 4.5 semanas después. Posteriormente ocurre una fluctuación en ambos tratamientos con RA, que podríamos

considerar como una recuperación gradual en las semanas 13.5, 22.5 y 31.5 en las cuales no se presentan diferencias significativas entre el grupo control vs. NA80 y entre el de NA80 vs. NA60 para que al final del PR, todos los tratamientos sean diferentes.

Este efecto tan marcado que tiene el NA sobre la concentración de AGNE, es similar a lo visto en otros trabajos, DiMarco et al., (1981), al estudiar la regulación de la deposición de triglicéridos y la liberación de ácidos grasos en tejido adiposo de bovino, indican que la concentración de AGNE se incrementa varias veces durante un ayuno de 9 días, y que después de 4 días de realimentación, los AGNE regresan a su concentración inicial. Estos cambios significativos en la concentración plasmática de AGNE durante el ayuno y realimentación, sugieren que la movilización de ácidos grasos e incorporación de triglicéridos por el tejido adiposo de bovino se adapta a grandes cambios en el consumo de energía. Por su parte, Dunshea et al., (1988), al estudiar el metabolismo de AGNE en cabras subalimentadas durante 34 días concluyen que la subalimentación resulta en un incremento en la concentración de AGNE, con una tendencia a que se incremente la relación AGNE:glicerol, lo que sugiere una movilización de grasa corporal debida principalmente a una disminución en la lipogénesis y re-esterificación intracelular de AGNE, y un aumento en la lipólisis.

En otro trabajo, estudiando la relación entre la CC y algunos metabolitos plasmáticos en ovejas, Caldeira et al., (1991), indican que cuando hay una reducción significativa en la CC como resultado de una RA severa, la concentración de AGNE se incrementa rápidamente, pero posteriormente se estabilizan y regresan gradualmente a concentraciones iniciales al transcurrir la RA, reflejando una posible relación con la cantidad de reservas de energía (McNiven, 1984). Además puede ocurrir que la reducción en la concentración de albúmina (acarreador de AGNE en sangre) producida por la RA, sea un factor limitante en la liberación de los AGNE por el tejido adiposo.

9.3 HORMONAS PLASMATICAS.

La concentración plasmática de insulina se redujo por efecto de la RA, a partir de la semana 27 y 36 de tratamiento en los animales con NA60 y NA80 respectivamente, sin embargo la concentración de glucagon se mantuvo similar entre los tratamientos a lo largo de la RA. Resultados similares encontraron Boer et al., (1985), estudiando el comportamiento de éstas hormonas una cetonemia (inducida por una restricción alimenticia del 54%) y después de la recuperación del problema de cetosis durante el período seco y lactancia temprana. La insulina mantuvo una concentración igual en todos los períodos, excepto en el período de cetonemia, en el cual se redujo posiblemente, como lo muestran otros trabajos (Baird et al., 1972), por efecto de la restricción alimenticia. Posteriormente, en la etapa de recuperación mostró una concentración aún mayor a las etapas iniciales (período seco e inicio de lactación).

La hormona de crecimiento (HC) aumenta en respuesta a cambios en el estado fisiológico, acorde a funciones conocidas como las de movilización de nutrientes almacenados, para ser utilizados por músculo y otros tejidos en períodos de restricción. Y el glucagon se incrementa durante la lactación temprana, pero no se encontró una explicación para su decremento durante el período de cetonemia, cuando regresó a la concentración inicial (período seco). Aunque existe evidencia, que en borregos, la concentración plasmática de glucagon se reduce durante el ayuno, tal vez esto no ocurrió debido a que su secreción es inhibida por el incremento de AGNE o cuerpos cetónicos.

En otro estudio Wester et al., (1995), indican que tras 7 semanas de restricción de proteína en corderos, la concentración sérica de insulina se reduce. Henricks et al., (1994) obtuvieron resultados similares en toretes Angus restringidos en 53% durante 175 días. Concluyendo que la restricción de energía provoca una reducción en concentración sérica de insulina e IGF-1 a partir del día 70 del tratamiento. Por su parte, Hayden et al., (1993), trabajando con novillos con una restricción en el consumo de energía de 25% durante 92 días, y ajustando semanalmente la cantidad de alimento ofrecido en base al peso corporal, observaron al final de la restricción, una reducción

significativa en los niveles plasmáticos de IGF-1, glucosa e insulina. Y como resultado de una realimentación, a los 60 días las concentraciones éstas hormonas eran similares al grupo control.

Al realizar un análisis de correlación de las hormonas y metabolitos plasmáticos con el PEC y CC, se encontró una correlación significativa entre albúmina con PEC y CC, glucosa con CC, AGNE con PEC y CC e Insulina con PEC y CC. Resultados similares encontraron Hayden et al., (1993), en novillos alimentados a libertad después de un período de restricción de energía al estudiar la correlación del cambio de peso corporal con glucosa, AGNE e insulina. Los resultados obtenidos en éste estudio, indican que la concentración plasmática de insulina, albúmina y AGNE son los mejores indicadores del estado metabólico a través de un periodo de RA.

9.4 COMPOSICION CORPORAL.

Los promedios del cambio de PEC (peso inicial–peso final) fueron diferentes entre los grupos NA100, NA80 y NA60, como resultado de la suma de la utilización de algunos componentes tisulares, que se hace más notoria con la severidad de la RA.

En lo que se refiere a las vísceras y otros componentes corporales, el peso y la proporción (% de peso al sacrificio; %PS) de algunos componentes con baja actividad metabólica en animales adultos (como: pulmones, tráquea, piel, patas y cuernos) y otros como cabeza, bazo, compartimientos gástricos, intestino delgado y colon, no fueron afectados por el NA.

Algunos autores (Mora et al., 1996; Gómez-Pastén et al., 1999; Atti et al., 2000) coinciden con éstos resultados, aunque Atti et al., (2000), lo hacen parcialmente, ya que trabajando con borregas adultas bajo una RA del 80%, indican que el peso de la cabeza, del retículo-rumen y del colon, presentan una reducción significativa después de 161 días de tratamiento. Sin embargo componentes corporales como grasa

disectable, grasa peri-renal, hígado, corazón, riñón y el contenido retículo-ruminal, se ven afectados ya sea en su peso o en alguno de sus componentes por efecto de la RA.

La concentración de materia seca (MS) del corazón y el riñón, y la concentración de extracto etereo (EE) del corazón se redujeron en las cabras restringidas; éste efecto se hace más claro al observar los resultados sobre el contenido total de MS y proteína.

Los animales restringidos tuvieron menor cantidad de grasa disectable que los animales del tratamiento control (NA100), lo que indica la importancia del tejido adiposo tanto a nivel visceral, como a nivel subcutáneo como fuente de energía. Este efecto no se presentó en forma significativa en un trabajo realizado en cabras (Mora et al., 1996), con tratamientos de RA similares; siendo la posible causa el ajuste del alimento ofrecido através del período de RA en base al cambio de peso metabólico, que se realizó en el presente estudio, la que puede provocar que los animales, al no adaptarse por completo al NA, sigan haciendo uso contínuo de las reservas de grasa.

En el caso del hígado, como porcentaje de peso al sacrificio, se reduce significativamente en cabras, después de una RA severa (40%) de 18 semanas de duración, y moderada (20%) y severa (40%) de 36 semanas de duración (Mora et al., 1996). Datos similares se observaron en ratas, donde el hígado puede disminuir su peso en 42%, con tan solo 72 horas de ayuno (Burrin et al., 1988). Por otra parte, la concentración de MS del corazón y el riñón, y la concentración de EE del corazón se redujeron en las cabras restringidas; éste efecto se hace más claro al observar los resultados sobre el contenido total de MS y proteína.

En cuanto a la composición química del corazón de los animales restringidos se vió afectada por la RA, y al analizar dicho efecto en el órgano completo, observamos que debido a la dimención de la pérdida de MS, es probable que esta reducción en la misma, se deba a la reducción de los lípidos y de la proteína muscular.

En un trabajo anterior, el contenido de EE del músculo esquelético también se redujo por efecto de una RA de 36 semanas, lo que hace suponer que éste efecto se produce en forma general en el tejido muscular, del cual se está haciendo uso de algunos de sus componentes como fuente de aminoácidos o energía (Gómez-Pastén et al., 1999).

En el caso del riñón, aunque su peso no fue afectado por la RA, el análisis de los componentes totales mostró, que el tejido renal de las cabras restringidas tenían una mayor proporción de agua, aunque en este caso se puede notar que la pérdida de MS es ocasionada principalmente por la utilización de la proteína.

Algo similar ocurre con el líquido ruminal, el cual aparentemente no es afectado por la RA sin embargo, los animales más restringidos muestran una menor concentración de MS que los del grupo control.

Los resultados encontrados coinciden en forma parcial con Ferrell et al., (1986), Kerr, (1988); Burrin et al., (1988 y 1990), que utilizando cerdos, ratas, ovinos y bovinos, observaron que una disminución en el plano nutricional consistentemente produce una reducción relativa (como porcentaje del peso al sacrificio) en el peso del hígado, riñón, estómago e intestinos, pero no en corazón. Estos estudios concluyen que existe una buena relación entre los pesos del hígado y el tejido intestinal, y la estimación de los requerimientos de energía de mantenimiento.

Pero al utilizar una RA más severa (80%) por un período de 161 días en ovejas adultas, se incrementaron los órganos afectados, siendo además del hígado, el riñón, los compartimientos gástricos y el colon; afectados también el bazo y el corazón; reduciéndose además la cantidad de MS del líquido ruminal. Estos resultados indican el efecto de una severa subalimentación sobre los órganos viscerales y otros componentes orgánicos (Atti et al., 2000).

Aunque el NA no tiene efecto sobre el peso o el rendimiento en canal, al hacer la separación de los componentes de la mitad derecha de la canal, se encuentran

diferencias significativas en lo que se refiere a la proporción de hueso y tejido disectable. Las cabras subalimentadas presentan mayor proporción de hueso y menor de tejido disectable que las cabras del grupo control, lo que indica que el tejido óseo parece no ser afectado por la RA a diferencia del tejido disectable (principalmente músculo esquelético) que se ve afectado significativamente al servir como la principal fuente de proteína corporal.

Al respecto Mora et al., (1996), encontraron un menor rendimiento en canal en cabras tras una RA de 36 semanas vs. una de 18 semanas, lo que hace suponer que los animales bajo un régimen de RA, tienen menor rendimiento en canal y esto se acentúa mientras mayor sea la duración de la restricción.

Murphy y Loerch (1994), encontraron resultados similares en novillos, donde el peso de la canal caliente se redujo linealmente ($P < 0.04$) por la RA de 10 y 20%, comparándolos con animales alimentados a libertad. Lo mismo sucede en corderos después de 7 semanas de restricción de energía o proteína (Wester et al., 1995).

9.4.1 PERFIL DE ACIDOS GRASOS.

En cuanto a la composición del tejido adiposo, la proporción de C6, C8, C10, C12, C14, C16, C18, C18:1, C18:2, C18:3, C20, total de ácidos grasos saturados (AGS) y total de ácidos grasos insaturados (AGI) en tejido adiposo visceral (TAV), no se vieron afectados por el NA, el único afectado por la RA más severa fue el C16:1.

Sin embargo, en el tejido adiposo subcutáneo (TAS) el C16:1 se encontró en mayor proporción en los animales más restringidos, lo mismo sucedió con C18:1, representando mayor proporción en los animales del NA60 comparándolos con los del NA100. Los AGS se encuentran en menor proporción en los animales del NA60, en contraste con los AGI que se encuentran en mayor proporción en NA100.

Los resultados obtenidos son muy diferentes a otras investigaciones, debido a que anteriormente, aun conociendo la gran importancia de los ácidos grasos de cadena corta (caprónico, caprílico y cáprico) en las cabras, no se había incluido su cuantificación, como lo indica Banskalieva et al., (2000), al hacer una revisión de los ácidos grasos encontrados en músculos y depósitos de grasa en cabras.

Bajo el argumento, de que uno de los factores más importantes para que se presenten diferencias en los patrones de saturación es la temperatura que guardan los depósitos de tejido adiposo. Thompson et al., (1978), consideran que la grasa subcutánea presenta menor temperatura, y por consiguiente es la más insaturada, seguida por la grasa inter e intramuscular, mientras que la grasa de los órganos internos es la más saturada y por lo tanto es la que presenta mayor temperatura. Los resultados encontrados indican que debido al efecto de la RA, se puede provocar una reducción en la tasa metabólica y en la temperatura corporal, y un buen indicador de lo anterior es una reducción en la concentración plasmática de T_3 , encontrada en cabras con una RA de larga duración (Gómez-Pastén et al., 1999). Este efecto puede ser más marcado en los depósitos de grasa que mantienen menor temperatura (grasa subcutánea), que en los depósitos de grasa visceral.

Posiblemente la regulación de este efecto es regulada en parte, a través de la acción de la Δ^9 desaturasa (esteroil-Co A desaturasa), enzima que se localiza en el tejido adiposo, principal sitio de síntesis de *novoo* de ácidos grasos y uno de los mayores sitios para la producción de ácidos grasos insaturados en los rumiantes; ya que dicha enzima se presenta en mayor concentración en los depósitos de la canal y en el epicardio, en apoyo a esto, datos recientes mostraron un incremento en la expresión génica de esta enzima, la cual, se observó con la formación de ácidos grasos a partir de la atrofia muscular por efecto a la restricción calórica en bovinos (Barber et al., 2000, Lehnert et al., 2006; Cummins et al., 2008).

10. CONCLUSIONES.

Las cabras adultas tienen la capacidad de resistir una restricción alimenticia prolongada, mediante una serie de adaptaciones metabólicas, en las cuales hormonas como insulina y glucagon juegan un papel primordial, ya que junto a otras hormonas orquestan una adecuada utilización de combustibles metabólicos contenidos en diferentes tejidos; principalmente tejido adiposo, utilizado como fuente principal de energía, y al músculo esquelético como fuente de energía y de aminoácidos, que son usados por los hepatocitos en la gluconeogénesis, una vía muy importante para mantener la concentración adecuada de glucosa, que asegure el suministro a tejidos que la utilizan como única fuente de energía. Pero también órganos metabólicamente activos como hígado, corazón y riñones, colaboran en la adaptación reduciendo su masa y aportando nutrimentos al organismo.

Mientras que en el tejido adiposo subcutáneo se lleva a cabo un cambio en el perfil de ácidos grasos, posiblemente como una adaptación más a la reducción en la tasa metabólica. También se incrementa la liberación de AGNE, al entrar las cabras a un balance de energía negativo, sin embargo no se presenta una acumulación a nivel hepático, lo que indica que el hígado fue capaz de oxidar o exportar la mayor cantidad de AGNE que se fueron incorporando.

Queda claro que la sobrevivencia de las cabras subalimentadas dependerá de la duración y severidad de la restricción alimenticia, ya que las cabras al final del experimento, seguían perdiendo peso y condición corporal. Así que la cantidad potencial de combustibles metabólicos disponibles, será el factor limitante para determinar el tiempo que éstos animales soporten la restricción, sin que se provoquen daños irreversibles.

11. LITERATURA CITADA

- Abecia JA, Sosa C, Forcada F and Meikle A. 2006. The effect of undernutrition on the establishment of pregnancy in the ewe. *Reprod. Nutr. Dev.* 46(4):367-78.
- AOAC. 1990. Official methods of analysis. 15th ed. Assoc. Offic. Anal. Chem., Arlington, VA.
- Atti N, Nozière P, Doreau M, Kayouli C and Bocquier F. 2000. Effects of underfeeding and refeeding on offals weight in the Barbary ewes. *Small Rumin. Res.* 38:37-43.
- Aziz N, Murray D and Bell R. 1992. The effect of live weight gain and live weight loss on body composition of Merino wethers: dissected muscle, fat and bone. *J. Anim. Sci.* 70:1819-1828.
- Baird G D, Heitzman RJ and Hibbitt KG. 1972. Effects of starvation on intermediary metabolism in the lactating cow. a comparison with metabolic changes occurring during bovine ketosis. *Biochem. J.* 128:1311.
- Baldwin R, Smith N, Taylor J and Sharp M. 1980. Manipulating metabolic parameters to improve growth rate and milk secretion. *J. Anim. Sci.* 51:1416-1428.
- Banskalieva V, Saúl T and Goetsch AL. 2000. Fatty acid composition of goat muscles and fat depots: a review. *Small Rumin. Res.* 37:255-268.
- Barber MC, Ward RJ, Richards SE, Salter AM, Buttery PJ, Vernonand PG and Travers MT. 2000. Ovine adipose tissue monounsaturated fat content is correlated to depot-specific expression of the stearoyl-CoA desaturase gene. *J. Anim. Sc.* 78:62-68.
- Bassett JM. 1972. Plasma glucagon concentrations in sheep. Their regulation and relation to concentrations of insulin and growth hormone. *Aus. J. Bio. Sci.* 25:1277-1287.
- Baulieu EE and Kelly PA. 1990. Hormones. Hermann Publishers in Arts and Science.
- Berg R and Butterfiel. 1976. *New Concepts of Cattle Growth.* John Wiley and Sons. Canada.
- Birkelo C, Johnson D and Phetteplace H. 1991. Maintenance requirements of beef cattle as affected by season on different planes of nutrition. *J. Anim. Sci.* 69:1214-1222.
- Bobé G, Young JW and Beitz DC. 2004. *Invited Review: Pathology, Etiology, prevention, and treatment of fatty liver in dairy cows.* *J. Dairy Sci.* 87:3105-3124.

- Boer G, Trenkle A and Young JW. 1985. Glucagon, insulin, growth hormone, and some blood metabolites during energy restriction ketonemia of lactating cows. *J. Dairy Sci.* 68:326-337.
- Bonnet M, Faulconnier Y, Flechet J, Hocquette JF, Leroux C, Langin D, Martin P and Chilliard Y. 1998. Messenger RNAs encoding lipoprotein lipase, fatty acid synthase and hormone-sensitive lipase in the adipose tissue of underfed-refed ewes and cows. *Reprod. Nutr. Dev.* 38:297-307.
- Bonnet M, Falcounnier Y, Hocquette JF, Bocquier F, Leroux C, Martin P and Chilliard Y. 2004. Nutritional status induces divergent variations of GLUT4 protein content, but not lipoprotein lipase activity, between adipose tissues and muscles in adult cattle. *Br. J. Nutr.* 92(4):617-25.
- Bowen JM. 1964. Peripheral, hepatic and non-hepatic splanchnic effects of insulin in sheep. *Cornell Veterinary.* 54:57-65.
- Breier BH. 1999. Regulation of protein and energy metabolism by the somatotropic axis. *Dom. Anim. Endocrin.* 17:209-218.
- Breier BH, Gluckman PD, McCutcheon SN and Davis SR. 1991. Physiological responses to somatotropin in the ruminant. *J. Dairy Sci.* 74 (suppl. 2): 20-34.
- Brockman RP. 1978. Roles of glucagon and insulin in the regulation of metabolism in ruminants. *Canadian Vet. J.* 19:55-62.
- Brody T. 1994. *Nutritional Biochemistry.* Academic Press. USA.
- Burkhardt M, Youngquist R, Spain J, Sampson J, Bader J, Vogel R, Lamberson W and Garverick A. 2005. NEFA and glucose levels in serum of periparturient dairy cows are indicative of pregnancy success at first service. *J. Dairy Sci.* Vol. 88, (Suppl. 1): 299.(Abstr.).
- Burrin D, Britton R and Ferrell C. 1988. Visceral organ size and hepatocyte metabolic activity in fed and fasted rats. *J. Nutr.* 118:1547-1552.
- Burrin D, Ferrell C, Eisemann J, Britton R and Nieneber J. 1989. Effect of level of nutrition on splanchnic blood flow and oxygen consumption in sheep. *Br. J. Nutr.* 62: 23-34.
- Burrin D, Ferrell C, Britton R and Bauer M. 1990. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *Br. J. Nutr.* 64:439-448.

- Caldeira, R, Belo A, Santos C, Vazques M and Portugal A. 1991. The effect of body condition score on blood metabolites and hormonal profiles in ewes. *Small Rum. Res.* 68:233-241.
- Chilliard Y, Ferlay A, Faulconnier Y, Bonnet M, Rouel J and Bocquier F. 2000. Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.* 59:127-134.
- Chilliard Y, Bocquier F and Doreau M. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. A review: *Reprod. Nutr. Dev.* 38:131-152.
- Clawson A, Garlich J, Coffey M and Pond W. 1991. Nutritional, physiological, genetic, sex and age effects on fat-free dry matter composition of the body in avian, fish, and mammalian species: A review. *J. Anim. Sci.* 69:3617-3644.
- Corbellini C. 2000. Influencia en la nutrición en las enfermedades de la producción de las vacas lecheras en transición. Proyecto Lechero. EEA Pergamino. Pp. 1-25.
- Cornelius CE. 1989. Liver function: *Clinical Biochemistry of Domestic Animals*. 4th ed. Academic Press, Florida, USA.
- Cummins KA, Solaiman SG and Bergen WG. 2008. The effect of dietary copper supplementation on fatty acid profile and oxidative stability of adipose depots in Boer x Spanish goats. *J. Anim. Sci.* 86:390-396.
- Davis SL. 1972. Plasma levels of prolactin, growth hormone and insulin in sheep following infusion of arginine, leucine and phenylalanine. *Endocrinology.* 91:549-555.
- DiMarco N, Beitz DC and Whitehurst GB. 1981. Effect of fasting on free fatty acid, glycerol and cholesterol concentrations in blood plasma and lipoprotein lipase activity in adipose tissue of cattle. *J. Anim. Sci.* 52:75-82.
- Drackley JK. 1999. Biology of dairy cows during the transition period: the final frontier?. *J. Dairy Sci.* 82:2259–2273.
- Drouillard JS, Klopfestein TJ, Britton RA, Bauer ML, Gramlich SM, Wester TJ and Ferrell CL. 1991. Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. *J. Anim. Sci.* 69:3357-3375.

- Dunshea FR and Bell AW. 1988. Relations between plasma non-esterified fatty acid metabolism and body tissue mobilization during chronic undernutrition in goats. *Br. J. Nutr.* 60:633-644.
- Evans E, Buhanan-Smith G and Macleod. 1975. Postprandial patterns of plasma glucose, insulin and volatile fatty acids in ruminants fed low and high-roughage diets. *J. Anim. Sci.* 41:1474-1479.
- Ferrell C, Koong L and Nieraber J. 1986. Effect of previous nutrition on body composition and maintenance energy costs of growing lambs. *Br. J. Nutr.* 56:595-605.
- Freetly HC, Nienaber JA and Brown-Brand T. 2008. Partitioning of energy in pregnant beef cows during nutritionally induced body weight fluctuation. *J. Anim. Sci.* 86:370-377.
- Finn PF and Dice JF. 2006. Proteolytic and lipolytic responses to starvation. *Nutrition.* 22(7-8):830-44.
- Forslund KB, Ljungvall OA and Jones BV. 2010. Low cortisol levels in blood from dairy cows with ketosis: a field study. *Acta Vet Scand.* 20(52):31-36.
- Forsum E, Hillman P and Nesheim M. 1981. Effect of energy restriction on total heat production, basal metabolic rate, and specific dynamic action of food in rats. *J. Nutr.* 11:1691-1697.
- Foster DW and McGarry JD. 1996. *Textbook of Endocrine Physiology.* 3rd ed. Oxford University Press.
- Fried SK, Hill JO, Nickel M and Digirolamo M. 1983. Prolonged effects of fasted-refeeding on rat adipose tissue lipoprotein lipase activity: influence of caloric restriction during refeeding. *J. Nutr.* 113:1861-1869.
- Fried SK, Velazquez N and Nobel J. 1990. Nutrition-induced variations in responsiveness to insulin effects on lipoprotein lipase activity in isolated rat fat cells. *J. Nutr.* 120:1087-1095.
- Gómez-Pastén M, Mora O, Pedraza-Chaverri J and Shimada A. 1999. The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goats. *J. Agric. Sci. (Camb.).* 132:227-232.

- Gómez-Pastén M, Mora O, Meléndez R, Romano JL and Shimada A. 2010. Efecto de una subalimentación prolongada sobre el peso, la condición y la composición corporal de cabras adultas”, (Effect of a long term feeding restriction on the subsequent body weight, condition score, and tissue composition of mature goats), *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*. 1: 205-219.
- Hayden JM, Williams JE and Collier RJ. 1993. Plasma Growth hormone, insulin-like growth factor, insulin, and thyroid hormone association with body protein and fat accretion in steers undergoing compensatory gain after dietary energy restriction. *J. Anim. Sci.*71:3327-3338.
- Henricks DM, Jenkins TC, Ward JR, Krishnan CS and Grimes L. 1994. Endocrine responses and body composition changes during feed restriction and refeed in young bulls. *J. Anim. Sci.* 72:2289-2297.
- Hussain Q, Havrevoll L, Eik O and Ropstad E. 1996. Effects of energy intake on plasma glucose, non-esterified fatty acids and acetoacetate concentration in pregnant goats. *Small Rum. Res.*21:89-96.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Ganado caprino y ovino. México, 2011.
- Jenkins TG and Ferrell CL. 2007. Daily dry matter intake to sustain body weight of mature, nonlactating, nonpregnant cows. *J. Anim. Sci.* 85:1787-1792.
- Kerr BJ. 1988. Considerations in the Use of Crystalline Amino Acids in Swine Diets. Ph.D. thesis, Univ. of Illinois
- Kiyma Z, Alexander BM, Van Kirk EA, Murdoch JW, Hallford DM and Moss GE. 2004. Effects of feed restriction on reproductive and metabolic hormones in ewes. *J. Anim. Sci.* 82:2548-57.
- Koong L, Nienaber J and Mersmann H. 1983. Effects of plane on nutrition on organ size and fasting heat production in genetically obese and lean pigs. *J. Nutr.* 113:1625-1631.
- Koong L, Ferrell C and Nienaber J. 1985. Assessment of interrelationships among levels of intake and production, organ size, and fasting heat production in growing animals. *J. Nutr.* 115:1383-1390.

- Ledger H and Sayers A. 1977. The utilization of dietary energy by steers during periods of restricted food intake and subsequent realimentation. *J. Agric. Sci.* 88:11-26.
- Lehnert SA, Byrne KA, Reverter A, Natrass GS, Greenwood PL, Wang YH, Hudson and Harper GS. 2006. Gene expression profiling of bovine skeletal muscle in response to and during recovery from chronic and severe undernutrition. *J. Anim. Sci.* 84(12):3239-3250.
- Little W. 1974. An effect of the stage of lactation of albumin in the serum of dairy cows. *Res. Vet. Sci.* 17:193.
- McGuire MA, Vicini JL, Bauman DE and Veenhuizen JJ. 1992. Insulin-like growth factors and binding protein in ruminants and their nutritional regulation. *J. Anim. Sci.* 70:2901-2910.
- McNiven M. 1984. The effect of body fatness on energetic efficiency and fasting heat production in sheep. *Br. J. Nutr.* 51:297–304.
- Mitchell AD. 2007. Impact of research with cattle, pigs, and sheep on nutritional concepts: body composition and growth. *J. Nutr.* 137(3):711-714.
- Mora O, Shimada A and Ruiz F. 1996. The effect of the length and severity of feed restriction on weight, carcass measurements and body composition of goats. *J. Agric. Sci. (Camb.)*. 127:549-553.
- Mora O, Shimada A and Vera-Avila H. 2007. Mecanismos celulares y endócrinos afectados por la subnutrición en pequeños rumiantes. *Ciencia Veterinaria*. 10:107-135.
- Moreno M and Martínez JA. 2002. El tejido adiposo: órgano de almacenamiento y órgano secretor. *ANALES Sistema San Navarra*. 25: 29-39.
- Murphy TA and Loerch SC. 1994. Effects of restricted feeding of growing steers on performance, carcass characteristics, and composition. *J. Anim. Sci.* 72:2497-2507.
- Murray DM and Slezacek O. 1988. The effect of weight stasis on the dissected carcass composition of crossbred sheep. *Aus. J. Agri. Res.* 39:645.
- Navarro V, Zabala A, Gómez S and Portilla M. 2009. Metabolismo del colesterol: bases actualizadas. *Revista Española de Obesidad* . 7(6):360-384.

- Nelson DL. and Cox MM. 2000. Principles of Biochemistry. 3a. Ed Worth Publishers. U. S. A.
- NRC. 1982. Nutrient requirements of goats. National Academic Press. U.S.A.
- Orskov ER. 1982. Protein Nutrition in Ruminants. Academic Press. U. S. A.
- Oliver MH, Jaquiere AL, Bloomfield FH and Harding JE. 2007. The effects of maternal nutrition around the time of conception on the health of offspring. Soc. Reprod. Fertil. Suppl. 64:397-410.
- Pell JM and Bergman EN. 1983. Cerebral metabolism of amino acids and glucose in fed and fasted sheep. Am. J. Physiol. 244: 282-289.
- Pethes G, Bokori J and Rudas P. 1985. Thyroxine, triiodothyronine, reverse-triiodothyronine, and other physiological characteristics of periparturient cows fed restricted energy. J. Dairy Sci. 68:1148-1154.
- Poore KR, Cleal JK, Newman JP, Boullin JP, Noakes DE, Hanson MA and Green LR. 2007. Nutritional challenges during development induce sex-specific changes in glucose homeostasis in the adult sheep. Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab. 292(1):32-39.
- Ricardi C and Shimada A. 1992. A note on diet selection by goats on a semiarid temperate rangeland throughout the year. App. Anim. Behaviour Sci. 3:239-247.
- Rowlands, GJ., W. Little, and A. Kitchenham. 1977. Relationship between blood composition and fertility in dairy cows a field study. J. Dairy Sci. 44: 1.
- Rudolph WG, Gonzalez A and Contreras MA. 2000. Concentraciones sanguíneas de ácidos biliares y colesterol antes, durante y después de un ayuno en el caprino. Avances en Ciencias Veterinarias. 15(1 y 2):3-8.
- SAGARPA. Sistema de información agroalimentaria y Pesquera (SIAP). Avance de la producción pecuaria. México. 2012.
- Sainz RD and Bentley BE. 1997. Visceral organ mass and cellularity in growth-restricted and refeed beef steers. J. Anim. Sci. 75:1229-1236.
- Samra JS. 2000. Sir David Cuthbertson Medal Lecture. Regulation of lipid metabolism in adipose tissue. Proc. Nutr. Soc. 59:441-446.

- Sánchez de Gómez M. 2006. Significado biológico del eje hormona de crecimiento (GH)/ factor de crecimiento similar a la insulina(IGF). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 114:101-108.
- Santucci, P.M., A. Branca, M. Napoleone, R. Bouche, F. Poisot, G. Aumont, and G. Alexandre. 1991. Body condition scoring of goats in extensive conditions. In: P. Morand-Fehr (ed.) Goat Nutrition, Pudoc Publ. Netherlands. p 240.
- SAS User's Guide: Statistics. 1994. Cary, N. Statistical Analysis System Institute Inc.
- Scheaffer AN, Caton JS, Redmer DA, Arnold DR and Reynolds LP. 2004. Effect of dietary restriction, pregnancy, and fetal type on intestinal cellularity and vascularity in Columbia and Romanov ewes. J. Anim. Sci. 82:3024-3033.
- Silanikove N. 2000. The physiological basis adaptation in goats to harsh environments. Small Rumin. Res. 35:181-193.
- Thompson J, McClymont R and Fenton M. 1978. Agric. Fores. Bull. 57th Annual Feeders Day Report. p 37. University of Alberta.
- Tórtora PJ. 1986. Principales Enfermedades de los Ovinos y Caprinos. Edición: 1, Editores: Pijóan AP y Tórtora PJ. FES-C, UNAM, México.
- Tuggle C, Kand L. and Trenkle A. 1996. Control of growth hormone synthesis. Dom. Anim. Endocrin. 12(1):1-33
- Unger RH. 1972. Glucagon: molecular Physiology, Clinical and Therapeutics Implications. Pergamon Press. U. S. A.
- Vestergaard M, Purup S, Frystyk J, Lovendahl P, Sorensen MT, Riis PM, Flint DJ and Sejrsen K. 2003. Effects of growth hormone and feeding level on endocrine measurements, hormone receptors, muscle growth and performance of prepubertal heifers. J. Anim. Sci. 81(9):2189-98.
- Wester TJ, Britton RA, Klopfenstein TJ, Ham GA, Hickok DT and Krehbiel CR. 1995. Differential effects of plane of protein or energy nutrition on visceral organs and hormones in lambs. J. Anim. Sci. 73:1674-1688.
- Yambayamba E and Price M. 1991. Growth performance and carcass composition in beef heifers undergoing catch-up (compensatory) growth. Can. J. Anim. Sci. 71:1021-1029.

ANEXO 1.

ABREVIATURAS

% PS	Porcentaje de peso al sacrificio
aa	Aminoácido
AGMI	Ácidos grasos mono insaturados
AGNE	Ácidos grasos no esterificados
AGPI	Ácidos grasos poli insaturados
AGI	Ácidos grasos insaturados
AGS	Ácidos grasos saturados
AGV	Ácidos grasos volátiles
ATP	Adenosina-trifosfato
CC	Condición corporal
CCK	Colecistocinina
EE	Extracto etéreo
HC	Hormona del crecimiento
IGF-1	Factor de crecimiento tipo 1
LPL	Lipoproteína lipasa
MS	Materia seca
NA	Nivel de alimentación
PC	Proteína cruda
PEC	Peso corporal
PR	Periodo de restricción
RA	Restricción alimenticia
SNC	Sistema nervioso central
TAS	Tejido adiposo subcutáneo
TAV	Tejido adiposo visceral
TG	Triglicéridos