

EFECTOS VARIABLES DE LA ALIMENTACIÓN RESTRINGIDA Y EL CRECIMIENTO COMPENSATORIO SOBRE EL CRECIMIENTO, LA EFICIENCIA ALIMENTARIA Y LA CALIDAD DE LA CARNE DE CERDO

P. P. Purslow and M.E. Latorre

Departamento de Tecnología y Calidad de los Alimentos, Facultad de Ciencias Veterinarias, UNCPBA, B7001BBO Tandil, Argentina

EFECTOS DE LA ALIMENTACIÓN LIMITADA SOBRE LA CALIDAD DE LA CARNE

Dado que el crecimiento compensatorio implica un aumento de la actividad de las proteasas durante un tiempo después de que los animales son regresados a una alimentación ad libitum, esto ha dado lugar a una serie de estudios que investigaron la hipótesis de que el aumento de la actividad proteolítica podría continuar en el período post-mortem, lo cual presentaría el potencial de incrementar de la terneza de la carne. Kristensen y col. (2002) restringieron la alimentación a un grupo de cerdos al 60% del nivel ad libitum desde el día 28 hasta el día 90 post-destete, seguido de alimentación ad libitum desde el día 91 hasta el 165 (sacrificio). Al comparar estos con los alimentados ad libitum durante todo el período, encontraron un aumento de la actividad de la u-calpaína a las 24 horas post-mortem y una mayor relación u-calpaína-calpastatina junto a una disminución de la fuerza de cizallamiento con el método de Warner-Bratzler en el día 1 post-mortem. Aunque los cambios reportados son pequeños, suponen que los resultados apoyan la posibilidad de que el crecimiento compensatorio puede ser un medio para aumentar la terneza de la carne post-mortem. Estos mismos autores también reportaron que el colágeno soluble fue marginalmente (no significativamente) más bajo en animales alimentados ad libitum. Sin embargo, hicieron notar que la solubilidad del colágeno fue mayor en el grupo que fue sometido a una alimentación restringida en la fase de finalización (días 91 a 165), así como en la fase de crecimiento, lo cual argumentaron que se debió a que

el recambio del colágeno posiblemente fue mayor en los animales con alimentación limitada durante todo el período. La proporción de colágeno termosoluble es indicador de recambio (metabolismo activo) del mismo y de la proporción de colágeno recién sintetizado (Rompala y Jones, 1984).

Therkildsen y col. (2002) ampliaron estos hallazgos en su estudio sobre los efectos de la duración del período de realimentación tras una alimentación restringida. Ellos manipularon la dieta de los cerdos con un peso inicial de 30 kg a los 70 días de edad. En el período comprendido entre los 70 y 140 días de edad, los cerdos recibieron alimentación ad libitum o 60% del nivel ad libitum por 10, 18, 27 o 43 días, seguidos por alimentación ad libitum durante el resto del período hasta el sacrificio (140 días de edad). Así, este ensayo varió en las duraciones de la restricción alimenticia y del período de realimentación post-restricción, es el fundamento de la hipótesis que se muestra en la Figura 1. Un aumento significativo ($P < 0,05$) de la actividad de la u-calpaína frente al grupo control (alimentados ad libitum todo el periodo) en el día 1 post-mortem sólo fue observado en el grupo restringido durante 43 días. El colágeno soluble fue significativamente mayor ($P < 0,05$) en cerdos restringidos durante todo el período, en comparación con los controles ad libitum. Esto sugiere que la restricción de alimento puede desencadenar el recambio y re-síntesis del colágeno con bastante rapidez, pero es lenta su detención. Sin embargo, ni el aumento de la actividad de u-calpaína ni el de la solubilidad del colágeno se acompañaron de cambios en los valores de



fuerza de cizalla de Warner-Bratzler en carne cocida al día siguiente post-mortem, no hubo diferencias entre los animales restringidos y controles ad libitum.

Por otra parte, Therkildsen y col. (2004) alimentaron cerdos ad libitum desde el destete, a los 28 días de edad, hasta el sacrificio a los 140 días, con alimentación restringida al 60% entre el día 28 y el 80, entre el día 28 y el 90 o desde el día 28 al día 140. Los animales restringidos hasta el día 80 o 90 luego fueron alimentados ad libitum hasta el día 140. En este ensayo, la alimentación restringida durante todo el período no disminuyó significativamente ($P < 0,05$) las actividades de m-calpaína y u-calpaína en comparación con los controles alimentados ad libitum, pero en los dos grupos con crecimiento compensatorio después del día 80 o 90, mostraron niveles de calpaína equivalente al de los animales alimentados ad libitum (control). La liberación de tirosina, que mide la degradación de proteínas, siguió el mismo patrón. Los valores de fuerza de corte no fueron evaluados en este estudio.

Kristensen y col. (2004) reportaron efectos no significativos ($P > 0,05$) de la restricción dietaria sobre los niveles de m-calpaína o u-calpaína, ya sea en hembras o machos. Una falta de efecto también fue observada para el colágeno soluble entre los grupos ad libitum y alimentación restringida. Asimismo, las tasas de degradación post-mortem de la desmina y troponina-T, ambos marcadores de la proteólisis post-mortem, no fueron afectadas por los tratamientos de crecimiento compensatorio en este estudio. Chaosap y col. (2011b) también confirmaron que no hay efecto del crecimiento compensatorio sobre la expresión o actividad de la m-calpaína o u-calpaína al sacrificio, así como tampoco sobre las medidas de fuerza de cizalla de terneza. Por lo tanto, del balance de las evidencias en la literatura, la hipótesis de que el aumento de la tasa de crecimiento en la fase de crecimiento compensatorio posterior a un período de restricción alimenticia puede trasladarse hacia un aumento del potencial proteolítico post-mortem de las calpaínas para lograr mayor terneza no es apoyado por los trabajos publicados hasta la fecha. Es entendible que estos estudios se centraran en lo posibles efectos del crecimiento compensatorio sobre la actividad de las calpaínas, dado que éstas son reconocidas por ser influyentes en el desarrollo de la terneza post-mortem. Sin embargo, es evidente, a partir de la sección anterior, que tal vez el sistema de ubiquitina-proteosoma podría ser el sistema proteolítico más afectados por el crecimiento compensatorio.

En el apartado sobre eficiencia alimentaria y crecimiento citamos resultados de dos grupos; comparando limitación en los niveles de proteínas vs limitación de la ingesta total de alimento. Los resultados de estos dos grupos, en términos de actividad de calpaína y solubilidad del colágeno, así como en la dureza de la carne cocida y otros parámetros de calidad de la carne, muestran un interesante corolario. Ninguno de los parámetros de la canal y calidad de carne (incluida la dureza de corte de la carne cocida) mostraron variaciones significativas con cualquiera de los niveles de proteína o nivel de restricción alimenticia en ambos grupos. Hubo una considerable variación en la GDP en ambas fases, crecimiento y terminación, y también en el nivel de actividad de la m-calpaína en el músculo longissimus entre los dos ensayos experimentales de alimentación. Sin embargo, no se encontraron variaciones en la actividad de m-calpaína como resultado de las restricciones en proteínas o alimentación total. En el grupo 1 (solamente), se midieron los niveles de colágeno soluble en el músculo longissimus y no se encontró variación significativa con el tratamiento dietario. Analizamos la hipótesis de que una alta ganancia diaria promedio final (esto es, crecimiento compensatorio en la fase de terminación posterior a una fase de alimentación restringida) implicaría un mayor recambio de las proteínas musculares, por lo que la actividad de calpaína debería aumentar. Por eso, es razonable hacer una correlación de la actividad de la calpaína con la GDP sin tener en cuenta la dieta y el grupo, si se postula que las diferencias en la tasa de crecimiento (debido a cualquiera de los factores) están fundamentalmente vinculadas a las diferencias en la actividad enzimática. En la Tabla 3, se muestran los resultados de este análisis. Independientemente de la dieta o del grupo, se observó una correlación negativa entre la GDP total y la actividad de CAL-1 ($p = 0,006$). La correlación negativa implica que el potencial para el desarrollo de la terneza puede ser menor para cerdos con una alta GDP total. Este hallazgo es contradictorio a la hipótesis de que la actividad de la calpaína post-mortem puede aumentarse por incremento de la GDP en el crecimiento compensatorio.

CONCLUSIONES

Existe una considerable variabilidad en los resultados obtenidos, tanto en términos de tasa de crecimiento como en calidad de carne, entre los ensayos de crecimiento compensatorio aquí citados. El hecho de que las variaciones se puedan ver en el crecimiento de los

cerdos en dos lugares distintos con exactamente los mismos regímenes alimentarios, señala la influencia de otros factores que no son comprendidos actualmente. Finalmente, en este sentido, también falta apoyo consistente para la hipótesis de que el crecimiento compensatorio podría ser un medio para mejorar la calidad de la carne de forma reproducible, así como para aumentar la eficiencia alimentaria.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al soporte financiero del Ministerio de Agricultura y Asuntos Rurales y Cerdo de Ontario.

REFERENCIAS

- Aberle, E. D., E.S. Reeves, M.D. Judge, R.E. Hunsley and T.W.Perry. 1981. Palatability and muscle characteristics of cattle with controlled weight gain: time on a high energy diet. *J. Anim.Sci.*52: 757-763.
- Allen, R. E., R. A. Merkel, and R. B. Young. 1979. Cellular aspect of muscle growth: Myogenic cell proliferation. *J. Anim. Sci.* 49:115–127.
- Allingham, P. G., G.S. Harper and R.A. Hunter. 1998. Effect of growth path on the tenderness of the semitendinosus muscle of Brahman-cross steers. *Meat Science* 48: 65-73.
- Bonaldo P, Sandri M. 2013. Cellular and molecular mechanisms of muscle atrophy. *Dis Model Mech.* Jan;6(1):25-39. doi: 10.1242/dmm.010389.
- Campbell, R.G., M.R. Taverner and D.M. Curic. 1983. Effects of feeding level from 20 to 45 kg on the performance and carcass composition of pigs grown to 90 kg live weight. *Livest. Prod. Sci.* 10: 265– 272.
- Chaosap, C., T. Parr and J. Wiseman. 2011a. Effect of compensatory growth on performance, carcass composition and plasma IGF-1 in grower finisher pigs. *Animal* 5: 749–756.
- Chaosap, C., T. Parr and J. Wiseman. 2011b. Effect of compensatory growth on forms of glycogen, postmortem proteolysis, and meat quality in pigs. *J. Anim. Sci.* 89:2231-2242.
- Critser, D. J., P. S. Miller, and A. J. Lewis. 1995. The effects of dietary protein concentration on compensatory growth in barrows and gilts. *J. Anim. Sci.* 73:3376–3383.
- Donker, R.A., L.A. Den Hartog, E.W. Brascamp, J.W.M. Merks, G.J. Noordewier and G.A.J. Buiting. 1986. Restriction of feed intake to optimize overall performance and composition of pigs. *Livest. Prod. Sci.* 15: 353– 365.
- Heyer, A. and B. Lebret. 2006. Compensatory growth response in pigs on performance, composition of weight gain at carcass and muscle level on meat quality traits. *Proc. 52nd Intl. Cong. Meat Sci. Technol.*:143-144.
- Heyer, A. and B. Lebret. 2007. Compensatory growth response in pigs: Effects on growth performance, composition of weight gain at carcass and muscle levels, and meat quality. *J. Anim. Sci.* 85:769-778.
- Huff-Lonergan, E., T. Mitsuhashi, D. D. Beekman, F. C. Parrish, Jr., D. G. Olson, and R. M. Robson. 1996. Proteolysis of specific muscle structural proteins by mikro-calpain at low pH and temperature is similar to degradation in postmortem bovine muscle. *J. Anim. Sci.* 74:993–1008.
- Gädeken, D., H. Böhme, and H. J. Oslage. 1983. Protein- und energieumsatz bei wachsenden schweinen unter einfluss des kompensatorischen wachstums. *Arcs. Tierernähr.* 33:125–140.
- Goll, D. E., V. F. Thompson, R. G. Taylor, and J. A. Christiansen. 1992. Role of the calpain system in muscle growth. *Biochimie* 74:225–237.
- Goll, D. E., V. F. Thompson, R. G. Taylor, and A. Ouali. 1998. The calpain system and muscle growth. *Can. J. Anim. Sci.* 78:503–517.
- Koohmaraie, M. 1996. Biochemical factors regulating the toughening and tenderization processes of meat. *Meat Sci.* 43:193–201.
- Kristensen, L., M. Therkildsen, B. M. Riis, M. T. Sorensen, N. Oksbjerg, P. Purslow, and P. Ertbjerg. 2002. Dietary induced changes of muscle growth rate in pigs: Effects on in vivo and post-mortem muscle proteolysis and meat quality. *J. Anim. Sci.* 80:2862–2871.
- Kristensen, L., M. Therkildsen, M. D. Aaslyng, N. Oksbjerg and P. Ertbjerg. 2004. Compensatory growth improves meat tenderness in gilts but not in barrows. *J. Anim. Sci.* 82: 3617-3624.
- McCormick, R. J. 2009. Collagen. Pages 129–148 in *Applied Muscle Biology and Meat Science*. M. Du and R. J. McCormick, ed. CRC Press, New York, NY.
- McEwen, P. L. and I. B. Mandell. 2008. The effects of limit feeding and gender on pig growth, carcass and meat quality. *Can. Journal of Animal Science*. Vol. 88(1) pg.163.
- McEwen, P., I. Mandell and P. Purslow. 2006. The Effects of Compensatory Growth on Feed Intake and Production Efficiency. *Proc. 25th Annual Centralia Swine Research Update*.
- McEwen, P.L., I.B. Mandell, C.F.M. De Lange and P.P. Purslow. 2009. Effects of feeding level, dietary protein level and gender on pig growth performance and meat qua-

- lity. *Canadian Journal of Animal Science*, 89: 147-147.
- McMeekan, C. P. 1940. Growth and development in the pig, with special references to carcass quality characters. III. Effects of plane of nutrition on the form and composition of the bacon pig. *J. Agric. Sci.* 30:511-569.
- Mersmann, H. J., M. D. MacNeil, S. C. Seideman, and W. G. Pond. 1987. Compensatory growth in finishing pigs after feed restriction. *J. Anim. Sci.* 64:752-764.
- Miller, R. K., J.D. Tatum, H.R. Cross, R.A. Bowling and R.P. Clayton. (1983). Effect of carcass maturity on collagen solubility and palatability of beef from grain-finished steers. *J. Food Sci.* 48:484-486.
- Mitch, W.E. and Goldberg, A.L. 2013. Mechanisms of Muscle Wasting — The Role of the Ubiquitin-Proteasome Pathway. *New Eng J. Med* 335; 1897-1905
- Murphy, G. 2010. Fell-Muir Lecture: Metalloproteinases: From demolition squad to master regulators. *Int. J. Exp. Pathol.* 91:303-313.
- Nielsen, H.E., 1964. Effects in bacon pigs of differing levels of nutrition to 20 kg body weight. *Anim. Prod.* 6: 301- 308.
- Oksbjerg, N., M. T. Sørensen, and M. Vestergaard. 2002. Compensatory growth and its effect on muscularity and technological meat quality in growing pigs. *Acta Agric. Scand. Sect. A Anim. Sci.* 52:85-90.
- Prince, T.J., S.B. Jungst and D.L. Kuhlers. 1983. Compensatory responses to short-term feed restriction during the growing period in swine. *J. Anim. Sci.* 56: 846- 852.
- Purslow, P. P. 2005. Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Sci.* 70:435-447.
- Rompala, R. E. and Jones S.M.D. 1984. Changes in the solubility of bovine intramuscular collagen due to nutritional regime. *Growth* 48: 466-472.
- Schiaffino, S., Dyar, K.A., Ciciliot, S., Blaauw, B. and Sandri, M. 2013. Mechanisms regulating skeletal muscle growth and atrophy. *FEBS Journal* 280: 4294-4314.
- Sylvestre, M. N., D. Balcerzak, C. Feidt, V. E. Baracos, and J. B. Bellut. 2002. Elevated rate of collagen solubilization and postmortem degradation in muscles of lambs with high growth rates: Possible relationship with activity of matrix metalloproteinases. *J. Anim. Sci.* 80:1871-1878.
- Therkildsen, M., B. Riis, A. Karlsson, L. Kristensen, P. Ertbjerg, P.P. Purslow, M. D. Aaslyng and N. Oksbjerg. 2002. Compensatory growth response in pigs, muscle protein turn-over and meat texture: effects of restriction/realimentation period. *Anim. Sci.* 75: 367- 377.
- Therkildsen, M., M. Vestergaard, H. Busk, M. T. Jensen, B. Riis, A. H. Karlsson, L. Kristensen, P. Ertbjerg, and N. Oksbjerg. 2004. Compensatory growth in slaughter pigs- in vitro muscle protein turnover at slaughter, circulation IGF-I, performance and carcass quality. *Livest. Prod. Sci.* 88:63-75.
- Vanschoubroek, F. X., R.O. Wilde and R.L van de and Spaendonck. 1965. The influence of the level of feeding of suckled pigs on subsequent performance during fattening. *Animal Production* 7: 111-118.
- Visse, R. and H. Nagase. 2003. Matrix metalloproteinases and tissue inhibitors of metalloproteinases: Structure, function and biochemistry. *Circ. Res.* 92:827-839.
- Więcek, J., A. Rekiel, M. Batorska and J. Skomial. 2011. Effect of restricted feeding and realimentation periods on pork quality and fatty acid profile of *M. longissimus thoracis*. *Meat Sci.* 87: 244-249.
- Yang, Y.X., Z. Jin, S. Y. Yoon, J. Y. Choi, P. L. Shinde, X. S. Piao, B. W. Kim, S. J. Ohh and B. J. Chae. 2008. Lysine restriction during grower phase on growth performance, blood metabolites, carcass traits and pork quality in grower finisher pigs. *Acta Agriculturae Scand. Section A*; 58: 14-22.



| Variables | HP ADLIB | | HP LIMFED | | LP ADLIB | | LP LIMFED | |
|---|----------|---------|-----------|---------|----------|---------|-----------|---------|
| | Machos | Hembras | Machos | Hembras | Machos | Hembras | Machos | Hembras |
| Días de alimentación durante la fase de crecimiento (DFC) | 35,00 | 35,00 | 65,54 | 70,0 | 31,8 | 38,5 | 69,2 | 73,8 |
| Días de alimentación durante la fase de terminación (DFT) | 44,13 | 47,17 | 36,09 | 40,00 | 41,09 | 48,82 | 34,56 | 36,18 |
| Días totales de alimentación (DTA) | 79,13 | 82,17 | 100,8 | 110,0 | 72,91 | 87,0 | 103,8 | 110,0 |
| Promedio de ganancia diario (kg/día) en fase de crecimiento (GDP DFC) | 0,925 | 0,899 | 0,485 | 0,475 | 1,023 | 0,820 | 0,421 | 0,428 |
| Promedio de ganancia diario (kg/día) en fase de terminación (GDP DFT) | 1,059 | 0,971 | 1,401 | 1,186 | 1,124 | 0,998 | 1,483 | 1,374 |
| Promedio de ganancia diario (kg/día) total (GDPT) | 0,999 | 0,980 | 0,805 | 0,739 | 1,074 | 0,921 | 0,778 | 0,736 |

TABLA 1A: Datos de los rendimientos de crecimiento para el grupo experimental 2, bajo 4 regímenes de alimentación restringida en la fase de crecimiento; HP ADLIB: alimentación ad libitum, crecimiento estándar (control); HP LIMFED: 70% del consumo ad libitum de la dieta de control; LP ADLIB: alimentación ad libitum de una dieta con un 70% de la proteína de una dieta normal, pero con el mismo contenido total de energía; LP LIMFED: 70% del consumo normal ad libitum de la dieta baja en proteínas (restricción de energía y de proteínas). A los 65 kg de peso corporal, todos los cerdos fueron alimentados ad libitum con una dieta alta en proteínas hasta el sacrificio con un peso corporal de 115 kg.

| Variable | Dieta (nivel de proteína) | Nivel de alimentación (NA) | Género | Dieta*NA | Dieta* Género | NA* Género | Diet*NA* Género |
|----------|---------------------------|----------------------------|---------|----------|---------------|------------|-----------------|
| DFC | 0,0796 | <0,0001 | 0,0006 | 0,1068 | 0,2249 | 0,5918 | 0,1411 |
| DFT | 0,2573 | <0,0001 | 0,0072 | 0,5031 | 0,6851 | 0,3780 | 0,2414 |
| DTA | 0,8291 | <0,0001 | <0,0001 | 0,5555 | 0,2765 | 0,8170 | 0,0606 |
| GDP DFC | 0,3355 | <0,0001 | 0,0174 | 0,1790 | 0,0983 | 0,0202 | 0,0451 |
| GDP DFT | 0,0107 | <0,0001 | 0,0002 | 0,1999 | 0,6230 | 0,4255 | 0,3053 |
| GDPT | 0,8824 | <0,0001 | 0,0014 | 0,5757 | 0,1881 | 0,4544 | 0,0642 |

Tabla 1b: Análisis de las variables de datos de crecimiento de la Tabla 1a: Importancia del efecto de cada variable y las interacciones (*) entre las variables. Las celdas muestran los valores de P a partir de los análisis de varianza.

Tabla 2: Lista de los parámetros de la canal y de la carne que no fueron afectados por los niveles de proteína o restricciones de alimentación en ambas grupos experimentales (McEwen et al, resultados no publicados)

| |
|---|
| Peso en caliente de la canal (kg) |
| Profundidad de grasa (mm) utilizando una sonda de clasificación |
| Área muscular magra (mm ²) del músculo <i>longissimus</i> |
| Valor de fuerza de corte Warner-Bratzler (kg); medición de terneza |
| Profundidad del músculo (mm) utilizando una sonda de clasificación |
| % pérdida de peso por goteo |
| % pérdida de peso por cocción |
| Puntuación subjetiva del color (NPPC Standards) |
| Puntuación subjetiva de la firmeza |
| Puntuación subjetiva de la humedad |
| Escala japonesa del color |
| Medición Minolta de color Valor de Luminosidad |
| Medición Minolta de color Valor “eje-a” (rojo-amarillo) |
| Medición Minolta de color Valor “eje-b” (azul-verde) |
| pH intra-muscular a 1 hora post-mortem |
| Temperatura en el músculo jamón, a 1 hora post-mortem |
| pH el músculo del lomo a 1 hora post-mortem |
| Temperatura en el músculo del lomo , a 1 hora post-mortem |
| Último valor de pH a 24 horas post-mortem |

Nota: las puntuaciones subjetivas del marmolado (grasa intramuscular) fueron significativamente diferentes ($P < 0,05$) entre los niveles de proteína en el grupo experimental 2. El estado del nivel de grasa en el lomo, medida con regla sobre la superficie de corte, también varió significativamente ($P < 0,05$) con la limitación de la alimentación en el grupo experimental 2.

Tabla 3. Correlación entre actividad de calpaínas y GDP. La tabla muestra los coeficientes de correlación (y P-valores) para todos los animales, agrupados a través de ambos grupos. El n varía desde 170 hasta 178 (hay valores perdidos para algunos animales en algunos de los parámetros).

| | actividad μ -calpaina | actividad m-calpaina | GDP Crecimiento | GDP Terminación | GDP Total |
|---------------------------|------------------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|---------------|
| actividad μ -calpaina | 1 | .397 ($<0,0001$) | - .256 (0,001) | .022 (0,779) | -.209 (0,006) |
| actividad m-calpaina | .397 ($<0,0001$) | 1 | -.004 (0,995) | .055 (0,447) | .048 (0,530) |
| GDP Crecimiento | - .256 (0,001) | -.004 (0,995) | 1 | -.153 (0,045) | .799 (0,000) |
| GDP Terminación | .022 (0,779) | .055 (0,447) | -.153 (0,045) | 1 | .415 (0,000) |
| GDP Total | -.209 (0,006) | .048 (0,530) | .799 (0,000) | .415 (0,000) | 1 |

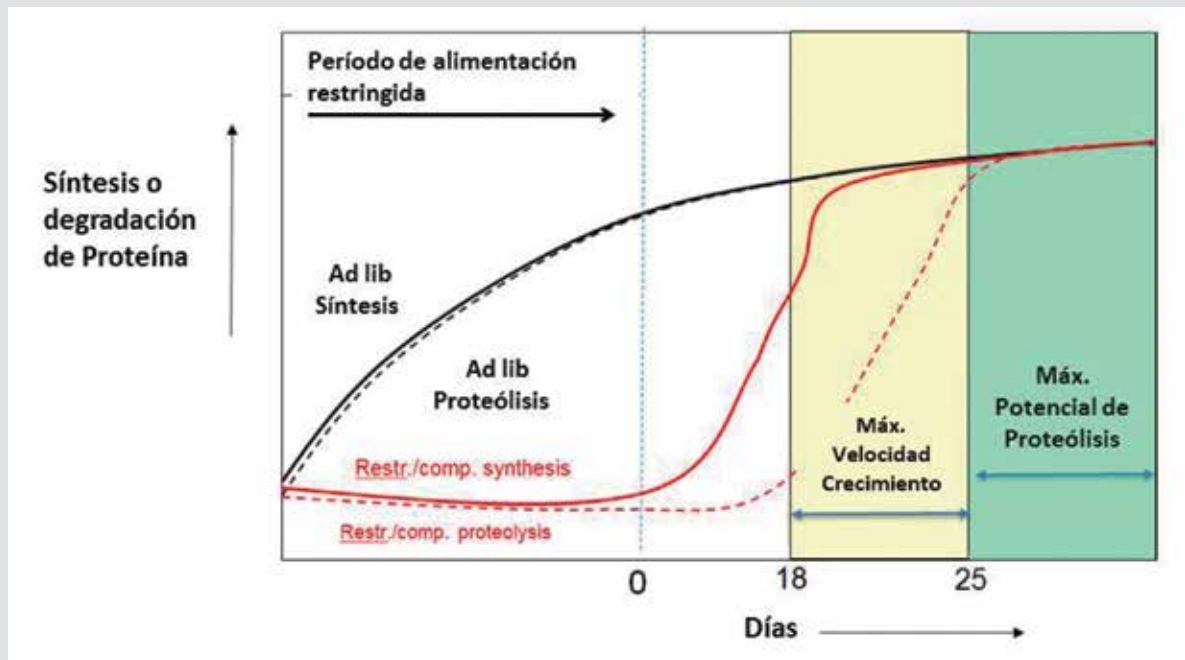


FIGURA 1. Diagrama esquemático que resume los efectos de la alimentación limitada seguida por realimentación ad libitum sobre las tasas de síntesis y degradación muscular. Línea continua Negra = síntesis de proteínas en animales alimentados ad libitum. Línea discontinua Negra = tasa de degradación de proteína en animales alimentados ad libitum. Línea sólida Roja = síntesis de proteína en animales con alimentación restringida/crecimiento compensatorio. Línea discontinua Roja = degradación de proteínas en los animales con alimentación restringida/crecimiento compensatorio. Cuadro amarillo = período de máximo crecimiento compensatorio. Cuadro verde = período de tiempo de máximo potencial proteolítico.