

# ESTADO ACTUAL DE LOS CONOCIMIENTOS SOBRE CRECIMIENTO COMPENSATORIO

Ing. Agr. Luis S. Verde. 1974. Producción Animal, Edit. Hemisferio Sur, Bs.As., 3:112-144.

[www.produccion-animal.com.ar](http://www.produccion-animal.com.ar)

Volver a: [Exterior, crecimiento y desarrollo](#)

- I. Introducción.
- II. Manifestación del crecimiento compensatorio en aves y mamíferos.
- III. Factores que afectan la capacidad de los animales para recuperarse de los efectos de una penuria nutricional.
- IV. El crecimiento luego de periodos de subnutrición y los mecanismos por los cuales el animal es capaz de recuperarse.
- V. Efecto del crecimiento compensatorio sobre la conformación y composición del cuerpo.
- VI. Eficiencias relativas del crecimiento continuo o discontinuo.
- VII. Significación del crecimiento compensatorio en la producción de carne.

## RESUMEN

La conformación y composición de los animales muestran una gran capacidad de adaptación a los cambios en el plano de la nutrición.

Diversos autores han establecido la notable capacidad de recuperación mostrada por los tejidos y órganos de animales que salen de una restricción. Un animal cuyo crecimiento ha sido retardado manifiesta, cuando es realimentado, un ritmo de crecimiento mayor que el que sería normal en animales de la misma edad cronológica.

La recuperación luego de un período de subnutrición se logra en parte por un crecimiento "anormalmente" rápido relativo a la edad. Este crecimiento ha sido denominado "crecimiento compensatorio". Los principales factores que limitan la recuperación luego de una penuria nutricional son: la naturaleza, severidad y duración de la restricción y el estado de desarrollo del animal en el momento que se impone esa restricción. Numerosos experimentos relacionados con la nutrición de animales en invierno han demostrado una correlación negativa entre la ganancia de primavera-verano y la ganancia durante el invierno. Las conclusiones de esos trabajos sugieren que el ritmo de crecimiento en la realimentación está directamente relacionado con la severidad de la restricción y que es independiente de la duración de la misma.

Algunos autores sostienen que un aumento del apetito sería el principal mecanismo por el cual se logra la recuperación, pero otros están en desacuerdo con esto y sostienen que el factor fundamental es una reducción del metabolismo basal lo que hace que los animales tengan un menor gasto de mantenimiento.

Diversos autores han concluido que cualquier período de restricción durante la vida del animal resulta solamente en una disminución de la eficiencia total del animal. Sin embargo otros autores han demostrado que los animales que muestran crecimiento compensatorio pueden lograr el mismo peso final y la misma composición sin consumir más alimento que los animales alimentados ad libitum.

En vista de las investigaciones recientes se puede destacar la afirmación que fue hecha por Osborne y Mendel en 1915: "Dentro de límites razonables la capacidad para crecer no se perdería hasta que no ha sido ejercida".

Parecería que un animal restringido cuando es realimentado tiende a crecer a un ritmo apropiado a su edad fisiológica más bien que a su edad cronológica. Pero si la penuria es demasiado severa, o si se prolonga por demasiado tiempo, los animales son afectados permanentemente de tal forma que su conformación y composición como adultos difiere de la de animales que han sido alimentados normalmente.

## I.- INTRODUCCIÓN

De acuerdo con lo establecido por Brody (1945) el crecimiento de los animales se manifiesta como si la situación normal fuera llegar a un determinado peso o tamaño adulto; el ritmo de crecimiento, por lo tanto, tiende a ser proporcional a la distancia a que se encuentra el animal de ese tamaño adulto. Basándose en esto Brody sostiene que el crecimiento también está regido por el principio enunciado por Claude Bernard (1878) y designado por Cannon (1929) como principio de la homeostasis. Por lo tanto, basándonos en este principio no sólo se mantendrían constantes la temperatura corporal y la composición de la sangre sino también las condiciones que podrían afectar el crecimiento y el desarrollo a fin de llegar a un determinado peso adulto.

Una de las características más notables del crecimiento es su persistencia en condiciones adversas, especialmente cuando son de orden nutricional. Se ha observado (Waters, 1908), que la altura de terneros cuyo peso era mantenido constante aumentaba casi a un ritmo normal. En un experimento realizado con perros en crecimiento,

Aron (1911) observó que una dieta restringida cuyo contenido en energía era suficiente solamente para mantenimiento hacía que los animales se tornaran más delgados pero su altura y longitud continuaban aumentando.

Mitchell (1962) establece que únicamente es posible suprimir el crecimiento por restricción alimenticia cuando el animal queda exhausto de reservas que le permitan seguir atendiendo, aunque sea parcialmente, los requerimientos para crecer. Por lo tanto la capacidad para crecer no se perdería por una subnutrición prolongada a menos que el retardo se haya producido en animales muy jóvenes, por ejemplo el período de lactación en la rata (Schultze, 1955). En este caso llegar al tamaño adulto normal puede ser dificultoso o imposible.

El crecimiento que ha sido tan severamente retardado hasta el punto de producir un tamaño adulto menor a lo normal ha sido descrito por Dickinson (1960) como crecimiento submínimo.

En condiciones de explotación corrientes, es improbable que se presenten condiciones nutricionales para un crecimiento submínimo en la fase postnatal. Por lo general, aún las grandes fluctuaciones estacionales no llegan a ocasionar un efecto perjudicial permanente en el crecimiento. En este sentido existen pruebas tanto en lo que se refiere a los bovinos como a los ovinos [Purser y Roberts (1959), Hansson, Brannang y Claesson (1953) y Hansson (1956).].

Es evidente que es muy importante saber cómo puede ser afectada la composición y la forma de un animal muy joven por una limitación del crecimiento. Palsson (1959) sostiene que un bajo nivel de nutrición durante un cierto intervalo, o aun durante todo el período de crecimiento, no sólo afecta el crecimiento del animal sino que se puede llegar a distorsionar la forma y la composición normal dependiendo la intensidad del efecto del estado de desarrollo y de la severidad de la restricción alimenticia. Hammond (1932) propuso una teoría por la cual sustentaba que era posible cambiar las proporciones corporales por un adecuado manipuleo de la nutrición durante determinadas etapas del crecimiento.

Este punto de vista ha sido cuestionado por diversos autores: Wallace (1948), Wilson (1954), Elsley, McDonald y Fowler (1964) y Allden (1968, a, b) han obtenido datos que permiten afirmar que una restricción alimenticia provoca un retardo del desarrollo más o menos uniforme. Este concepto se adapta muy lógicamente con la teoría del crecimiento diferencial propuesta por Huxley en 1932.

Tulloh (1964) reanalizó la información publicada para distintas especies (ovinos, bovinos y porcinos) basándose en la disección de las reses en músculo, grasa y hueso, y comprobó que la relación de cada uno de estos componentes de la res con el peso corporal vacío puede ser descrita por regresiones lineales usando valores logarítmicos para las variables. Esa relación no era influida por la historia nutricional de los animales.

En forma similar, el reanálisis de los trabajos de Palsson y Verges (1952) y de McMeekan (1941), realizado por Elsley, McDonald y Fowler (1964), indicó que, cuando se eliminaban las variaciones en contenido de grasa, no se observaba ningún efecto del nivel nutricional en los pesos relativos de hueso y de músculo para un peso determinado de ambos en conjunto.

La ecuación alométrica de Huxley (1932) puede suministrar una descripción cuantitativa muy útil de los diferentes cambios que se pueden producir en los diversos órganos y partes de un animal en crecimiento. Esta ecuación compara el logaritmo del tamaño de una parte del cuerpo con el logaritmo de cualquier otra parte del organismo, y se ha encontrado que su uso puede ser muy apropiado a fin de uniformizar todas las mediciones.

La relación que plantea Huxley es de la forma  $Y = ax^b$  donde  $Y$  = tamaño del órgano o parte corporal;  $x$  = tamaño del resto del cuerpo o de otra parte del mismo;  $b$  = coeficiente de crecimiento del órgano y  $a$  = una constante que significa el valor de  $Y$  cuando  $x$  es igual a la unidad. En esencia, esta fórmula empírica es la enunciación de la teoría de que la forma de un animal depende solamente de su tamaño o peso absoluto y no del tiempo necesario para alcanzar ese peso. Sin embargo, como lo puntualiza Fowler (1968), a pesar de que esta ecuación provee una valiosa y simple aproximación matemática para describir el crecimiento diferencial, no todas las situaciones biológicas permitirían su aplicación exacta.

De acuerdo con lo establecido por Tulloli, la composición de la res parecería depender en forma principal del peso corporal y ser independiente de la edad y de la historia nutricional. Sin embargo, cuando los animales son sometidos a niveles de nutrición muy extremos, que pueden llevar a situaciones de penuria o sobrealimentación extremas, se observan ciertos cambios en la conformación que harían necesaria una nueva hipótesis de crecimiento para explicar los efectos diferenciales que se observan en esas situaciones.

Un efecto que se hace presente en forma casi invariable en situaciones de subnutrición o de penuria alimenticia es el crecimiento de un tejido a expensas de otros menos fundamentales para el animal. Este fenómeno ha sido denominado por Waters, en 1908, crecimiento distrófico. También cuando el crecimiento de un animal ha sido retardado por una restricción alimenticia, al terminar la penuria y reiniciar una alimentación adecuada, el ritmo de crecimiento es mayor que lo que sería normal en animales de la misma edad cronológica.

Este crecimiento "anormalmente" rápido ha sido denominado por Boliman (1955, 1956) crecimiento compensatorio.

Una comprensión adecuada de los efectos de una alimentación insuficiente, impuesta por causas naturales o por algún determinado sistema de manejo, en las diferentes etapas de la vida productiva del ganado es muy importante a fin de desarrollar sistemas de alimentación y manejo que permitan un uso eficiente de los recursos forraje-

ros. El propósito de esta revisión es el analizar en conjunto la información que existe sobre crecimiento compensatorio y los factores que pueden condicionar su manifestación.

## II.- MANIFESTACIÓN DEL CRECIMIENTO COMPENSATORIO EN AVES Y MAMÍFEROS

El ritmo acelerado de crecimiento postnatal de muchos animales que son pequeños en el momento del nacimiento es citado por Wilson y Osbourn (1960) como un ejemplo básico de crecimiento compensatorio. Este fenómeno es un hecho muy constante y usual en los mamíferos y en las aves y aparecería como un mecanismo homeostático de estas especies, esencial para la supervivencia en un medio ambiente con grandes fluctuaciones.

Los cambios en el ritmo de crecimiento producidos por las variaciones del plano nutricional y el subsiguiente crecimiento compensatorio durante la realimentación han sido temas de estudio en la mayoría de los animales domésticos y en el hombre (Meyer y Clawson, 1964; Wilson, 1960; Wilson, 1954; Basset, 1960; Winchester y Howe, 1955; Malcolm, 1970; McMeekan, 1940a y b.).

Los productores de animales para carne de todo el mundo conocen desde hace mucho tiempo el crecimiento compensatorio, y lo utilizan en forma práctica en algunos de sus sistemas de producción. Es sabido que los animales para carne que pasan el período invernal sometidos a bajos niveles de nutrición muestran ganancias de peso muy altas cuando son alimentados con las pasturas de primavera. Esas ganancias son muy superiores a las de animales que han pasado el invierno con un alto nivel de nutrición. Esto ha sido confirmado por numerosos experimentos que han demostrado que existe una correlación negativa entre las ganancias de invierno y las de verano (Black, Queensberry y Baker, 1940; Pearson-Hughes, Alder y Redford, 1955; Peacock y otros, 1964; Kincaid, 1939; Heinemann y Van Keuren, 1956). Los coeficientes de correlación que han sido determinados varían entre -0,58 (Kincaid, Litton y Hunt, 1945) y -0,81 (Kincaid, 1939).

Beeson, Perry y Mott (1949) encontraron que por cada libra de ganancia adicional en invierno había de 0,2 a 0,5 libras de disminución en la ganancia sobre pasturas en primavera. Pruebas complementarias de esta relación inversa han sido provistas por los trabajos de Mott, McVey y Wheaton (1956) y de Baca y otros (1959). Los resultados de estos autores indican que las restricciones invernales más severas fueron las que produjeron las recuperaciones mayores durante primavera y verano.

Brookes y Hodges (1959) realizaron un trabajo que duró 8 años a fin de estudiar el efecto de dos diferentes planos nutricionales durante la vida predestete sobre las ganancias de peso y el desarrollo post-destete. Se comprobó también una correlación negativa entre los aumentos invernales y los de primavera-verano. Estos autores sugieren que una ganancia de alrededor de 250 g por día en invierno puede ser satisfactoria si se desea que el ganado utilice con máxima eficiencia las pasturas en la siguiente estación de pastoreo.

Elliot (1954, 1956) recomienda un nivel de alimentación que permita aumentos entre 225 g/día y 340 g/día a fin de llevar a un máximo la ganancia en régimen de pastoreo.

Cuando se habla de período de restricción, por lo general se piensa en la época invernal, lo cual es verdad para las zonas templadas. Sin embargo, en los trópicos el período de subnutrición se puede presentar durante la estación de sequía debido a que en ese momento las pasturas se encuentran totalmente paralizadas por la falta de agua. Desde un punto de vista nutricional, por lo tanto, la estación de sequía de los trópicos puede considerarse similar al invierno de las zonas templadas. Los trabajos realizados por Joubert (1954), Smith y Hodnett (1962), French y Ledger (1957), Conwell, Wheeler y Tom (1948) y Nelson, Darlow y Campbell (1952) confirman totalmente este punto.

La bibliografía demuestra concluyentemente que el crecimiento compensatorio se manifiesta en los animales superiores bajo las más diversas circunstancias actuando, como se ha mencionado anteriormente, como un mecanismo de defensa para asegurar el logro de un tamaño adulto normal. Asimismo se ha constatado la presencia de este fenómeno en todos los animales domésticos y aun en el hombre (Stearns y Moore, 1931; Malcotra, 1970). La manifestación del crecimiento compensatorio es independiente del sexo. En este sentido, es muy demostrativo lo que sucede con las vaquillonas cuando son apareadas demasiado jóvenes. En estos animales la gestación puede llegar a provocar una seria disminución del ritmo de crecimiento, si bien, cuando estos animales son alimentados adecuadamente llegan sin problemas al peso adulto normal de la raza. Crichton y Aitken (1954) han demostrado este punto en un experimento realizado con vaquillonas de razas lecheras. Es necesario puntualizar que, si bien el crecimiento compensatorio se manifiesta también en la hembra, en todo momento se debe tener en cuenta el profundo efecto que puede tener una restricción alimenticia en la esfera reproductiva.

## III.- FACTORES QUE AFECTAN LA CAPACIDAD DE LOS ANIMALES PARA RECUPERARSE DE LOS EFECTOS DE UNA PENURIA NUTRICIONAL

Aparentemente habría seis factores que podrían afectar y controlar la recuperación de peso de un animal luego de una restricción alimenticia. Esos factores serían: a) naturaleza de la restricción; b) severidad de la restricción; c) duración del período de restricción; d) estado de desarrollo al comienzo de la penuria; e) naturaleza de la realimentación, y f) raza o velocidad relativa para alcanzar la madurez.

## **a) Naturaleza de la restricción**

Es evidente que el crecimiento de un animal puede ser restringido por una limitación total del consumo de alimento así como por una limitación de algún principio nutritivo en particular. Por lo tanto, la naturaleza del nutriente que limita el crecimiento puede afectar la intensidad de la recuperación.

Jackson (1925) definió diversos estados de subnutrición que pueden ir desde una falta total de uno o de todos los principios nutritivos que deben componer la alimentación diaria de un animal. De acuerdo con este autor, las penurias nutricionales pueden tener un origen extrínseco, o sea por factores tales como falta de alimento y bajo valor nutritivo, que hacen que el suministro de nutrientes a las células y tejidos sea inferior a lo normal; o intrínsecos, tales como problemas metabólicos, que también llevan a una pobre utilización de los nutrientes.

Una restricción de energía o de proteína en forma conjunta o separada puede estar condicionando la capacidad de recuperación de los animales. También restricciones vitamínicas y minerales pueden afectar el crecimiento y la posterior recuperación. Sin embargo, no consideraremos estos elementos constituyentes del alimento puesto que, de acuerdo con Blaxter (1962) la mayor parte de los principios nutritivos son requeridos en cantidades proporcionales a la energía metabolizada.

Bohman y Torrell (1956) sugieren que una penuria de proteína no puede ser más perjudicial que una penuria energética, pero los resultados obtenidos por Winchester, Hiner y Scarborough (1957) y por Bohman (1955) no sustentan esta afirmación. Es evidente que las reservas de proteína en los animales son muy pequeñas y cuando la dieta es deficitaria en proteína puede ser necesaria la degradación de tejidos activos, lo que podría llevar a un daño irreversible. Esto podría ser cuestionado sobre la base de los trabajos de Yeates (1964), quien establece que 'una pérdida severa de peso, aun hasta límites compatibles con la supervivencia del animal, no causarían un daño permanente en el músculo o en la calidad de la carne.

Simone y otros (1961) trabajaron con dos grupos de terneros Hereford que recibieron ad libitum una mezcla formada por 70 % de paja de cebada y 30 % de heno de sudangrass, suministrando a uno de los grupos un suplemento proteico de torta de algodón durante los 154 días que duró el período de restricción. Se observó que los animales restringidos en el consumo de proteína eran capaces de compensar ese período de penuria de tal forma que al efectuar el análisis de las reses no se observaron diferencias en terneza, jugosidad o sabor entre la carne de ambos grupos. Posiblemente la proteína puede ser más crítica en la determinación de la recuperación en animales jóvenes donde las reservas de grasa son relativamente bajas. Sin embargo, Blaxter (1950) sugiere que aun en los primeros días de vida del ternero los efectos perjudiciales de un bajo consumo de leche son debidos a una falta de energía más bien que a una falta de proteína.

En una revisión sobre las posibles deficiencias nutricionales de los mamíferos en condiciones de pastoreo, realizada por Huffman y Duncan (1944), se concluye que la deficiencia de energía es de importancia fundamental y que las deficiencias de proteína, minerales y vitaminas están en un plano secundario. Cuando se trabaja con animales vacunos de más de 6-7 meses de edad es improbable una situación nutricional que no permita un consumo razonable de proteína.

También Blaxter (1956) puntualiza que las penurias energéticas son causas más importantes de baja productividad que las deficiencias de proteína, vitaminas o minerales.

Los trabajos de McCarrick, Harrington y Conway (1963), Winchester y Howe (1955) y Winchester y Ellis (1957) realizados con bovinos, y en los cuales se sometió a restricciones energéticas a novillos de diversas edades y por períodos que iban de 4 a 6 meses, han demostrado que el poder de recuperación no es afectado por una restricción energética que obligue al mantenimiento del peso o aun cuando el nivel nutricional es por debajo de mantenimiento.

Algunos autores han estudiado el efecto de restricciones conjuntas de proteína y energía (Carrol, Ellsworth y Kroeger, 1963). Se encontró que los animales que recibieron la ración restringida en proteína y energía tenían menor rendimiento y una res de menor contenido calórico; sin embargo, los animales restringidos aumentaron 16 % más en el peso de la res y tenían un mayor crecimiento del músculo (79 %). Los animales que crecieron continuamente tenían más grasa intramuscular en el músculo dorsal largo.

## **b) Severidad de la restricción; c) Duración de la restricción**

Consideraremos ambos factores conjuntamente pues es evidente que están asociados en la determinación del grado de recuperación que pueden lograr los animales durante el período de realimentación.

Los índices de recuperación que se han calculado a partir de diferentes grupos de datos experimentales disminuyen a medida que cada uno de estos factores o ambos a la vez se hacen muy severos. En otras palabras, tanto la duración como la intensidad de la restricción pueden establecer diferencias fundamentales en la recuperación luego de una penuria.

Períodos de restricción excesivamente prolongados pueden afectar a algunos animales en forma permanente, produciéndose, en consecuencia, alteraciones irreversibles en la composición y en la forma del cuerpo del animal adulto.

La naturaleza de los períodos de restricción en los animales jóvenes se puede clasificar en tres categorías: 1) restricciones severas que resultan en pérdidas considerables de peso; 2) restricciones medias, que hacen que el animal mantenga constante su peso, y 3) restricciones moderadas, que permiten pequeñas ganancias de peso, pero que son todavía subnormales. El grado de recuperación aumenta a medida que la categorización de la restricción pasa de severa a moderada. Sin embargo, a pesar del considerable número de trabajos realizados no se han establecido los niveles de aumento de peso óptimos para lograr máximo efecto compensatorio.

Muchos de los trabajos efectuados para estudiar el efecto de la duración de la restricción han sido realizados con ratas (Clarke y Smith, 1938; Quimby, 1948; Meyer, Lueker y Smith, 1956). En estos trabajos se utilizaron diferentes períodos de restricción así como diferentes intensidades. La principal diferencia que se observa entre estos trabajos parece ser debida a la severidad de la restricción.

Hogan (1929) realizó un experimento en el que se alimentó a terneros a fin de obtener ganancias de peso de 450, 225 y 150 g/día en tres distintas duraciones de la restricción (38, 51 y 78 meses): Se encontró que a igual severidad de la restricción aquellos animales restringidos por el período más corto mostraron las mayores ganancias. Asimismo, cuando se compararon animales restringidos el mismo tiempo, aquellos más severamente restringidos fueron los que presentaron mayores ganancias en la realimentación.

La velocidad de crecimiento en el período de realimentación parece estar directamente relacionada con la severidad de la restricción tendiendo a ser dentro de límites razonables, independiente de la duración. Sin embargo, si el tiempo que dura la restricción es demasiado largo, se observan efectos permanentes, con inhibición del poder de recuperación, los individuos necesitan un tiempo muy largo para llegar al peso adulto normal o, en casos extremos, llegan al estado de adulto con pesos inferiores a lo normal. Probablemente la demostración más espectacular del efecto de la limitación del consumo sobre el ritmo de crecimiento en la realimentación sea la serie de experimentos realizados por McCance y sus colaboradores (McCance, 1960; Lister, Cowen y McCance, 1966).

Se ha encontrado (Meyer y Clawson, 1964) que cuando la restricción lleva a los animales a niveles por debajo de mantenimiento, éstos tienen dificultad en compensar a medida que la restricción se hace mayor, o sea que el crecimiento compensatorio dependería de si la restricción ha transcurrido en mantenimiento o por encima o debajo de éste. Este punto queda bien clarificado en los experimentos de Sheehy y Senior (1942) donde diversos grupos de animales fueron sometidos a pérdidas de peso entre 280 y 320 g/día por períodos que oscilaron entre 56 y 84 días. Los animales severamente restringidos tuvieron dificultad para compensar debido a que las ganancias en el período de realimentación fueron afectadas por la intensidad de la restricción.

Como conclusión general podemos decir que existe en cada individuo un mecanismo inherente para crecer el cual requiere un cierto nivel nutricional óptimo, pero este nivel se puede ajustar a una gama considerable de situaciones sin producir síntomas marcados de anormalidad. Esto se debe a que el animal posee mecanismos de adaptación que están basados, en forma principal, en prioridades funcionales que hacen que el animal pueda llegar a su tamaño adulto normal en forma totalmente apta para competir en el medio ambiente.

#### **d) Estado de desarrollo al comienzo de la restricción**

El estado de desarrollo en el momento en que se produce una restricción alimenticia es de fundamental importancia en la determinación de la recuperación durante la realimentación. La imposición de una penuria nutricional en el punto de inflexión de la curva sigmoidea de crecimiento va a resultar en la máxima inhibición del crecimiento. Esto es válido tanto para tejidos y órganos en forma individual como para el individuo como un todo. Muchos órganos y tejidos, especialmente aquellos conectados con el sistema nervioso central llegan al punto de inflexión de sus respectivas curvas de crecimiento en estados de desarrollo muy tempranos. Es evidente que estas estructuras van a ser, comparativamente, menos afectadas por períodos de penuria alimenticia en la vida postnatal.

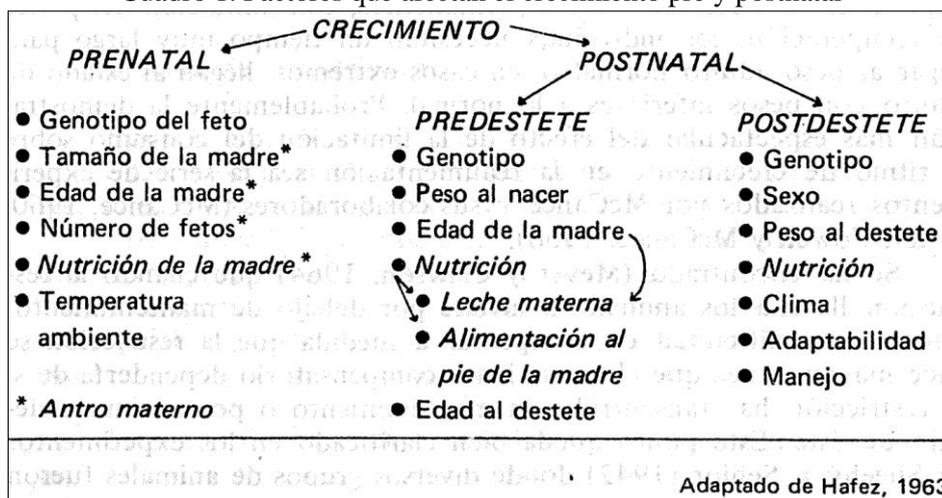
Aquellos tejidos de maduración más tardía, como aquellos que están conectados al sistema muscular, aparecerían como más afectados por períodos de subnutrición.

Hafez (1963) establece que, al considerar el estado de desarrollo al comienzo de una restricción alimenticia, es necesario marcar una división entre la vida prenatal y la postnatal.

Dejando de lado los aspectos genéticos, es evidente que existen factores de orden físico y nutricional que pueden afectar el crecimiento fetal.

En el cuadro 1 se presentan, en forma esquemática, los distintos factores que pueden afectar el crecimiento en la vida pre y postnatal. Es evidente que en una u otra fase la nutrición desempeña un papel preponderante.

Cuadro 1. Factores que afectan el crecimiento pre y postnatal



El suministro de nutrientes en la vida prenatal se lleva a cabo en cuatro etapas principales:

- 1) En la primera etapa el huevo recién formado extrae los nutrientes de su propio deutoplasma.
- 2) En la segunda etapa el blastocito absorbe fluidos y metabolitos del líquido ruminal del útero.
- 3) En la tercera etapa, la nutrición se realiza por medio de la circulación vitelina y por las células trofoblásticas.
- 4) En la última etapa, la absorción de nutrientes tiene lugar por la circulación alantoidea de la placenta.

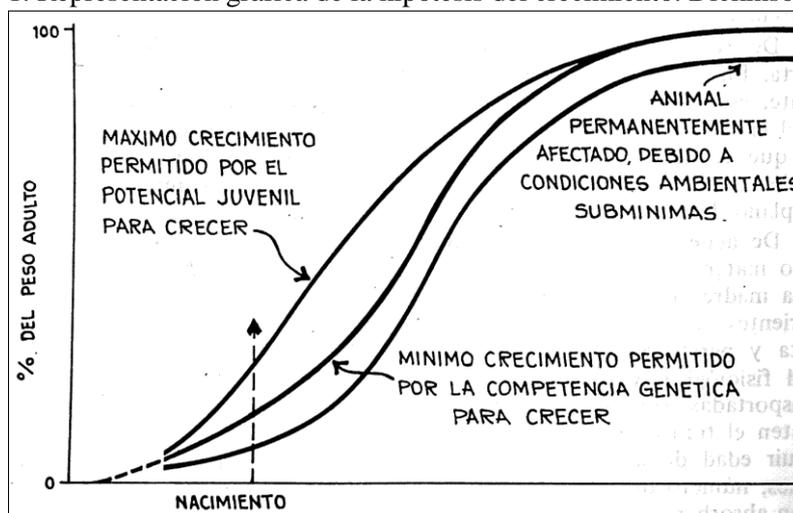
De estas cuatro etapas la más prolongada y más importante es la cuarta. En ella el crecimiento embrionario es muy intenso y, precisamente, ese intenso crecimiento del embrión es precedido por un pico en el crecimiento placentario a fin de cubrir los grandes requerimientos que tendrá el embrión. El feto es más afectado por el medio ambiente de lo que lo es el adulto ya que depende en forma absoluta del plano de nutrición y de las reservas energéticas de la madre.

De acuerdo con Hansard y Berry (1969) existen varios factores tanto maternos como fetales que condicionan el pasaje de nutrientes de la madre al feto. Los más importantes serían: a) disponibilidad de nutrientes en la madre para ser transferidos al feto; b) tipo de placenta y permeabilidad de las membranas; e) estado de gestación y edad fisiológica, y d) tamaño, peso y carga de las partículas a ser transportadas. Sin embargo puede haber otros factores adicionales que afecten el transporte a través de la placenta entre los que se podrían incluir edad de la madre, historia nutricional, intervalo entre gestaciones, número de fetos, tiempo de la gestación y toxinas que se podrían absorber.

Aunque el feto tiene mayor prioridad por los nutrientes disponibles, su peso al nacer, en muchas circunstancias es proporcional al nivel de nutrición de la madre. Es así que una restricción de la madre puede afectar el desarrollo de la placenta y esa restricción placentaria puede, subsecuentemente, retardar el crecimiento fetal.

En los bovinos, si bien la nutrición en el último tercio de la gestación no es tan crítica como en los ovinos, es bien claro que las crías de madres mal alimentadas son, en conjunto, más livianas al nacer que las crías de madres bien alimentadas. Esto ha llevado a muchos autores a afirmar que el ternero debe tener un buen peso al nacer y que si esto no sucede el animal no estará en buenas condiciones para compensar situaciones posteriores. Esto es contrapuesto por la posición sostenida por Dickinson (1960) que establece que dentro de límites normales las diferencias inducidas por un retardo en el crecimiento prenatal son eliminadas por un fenómeno de crecimiento compensatorio. Este autor ha enunciado una hipótesis del crecimiento de los mamíferos basada en la premisa de que deben considerarse dos curvas originales de crecimiento como límites entre las cuales el crecimiento puede variar. La primera representa la capacidad de un animal joven para crecer rápida y eficientemente en respuesta a una alimentación adecuada en un medio ambiente óptimo. La otra curva, que marcaría el límite inferior, está dada por el crecimiento mínimo que se puede producir debido a la competencia genética para crecer cuando el suministro de nutrientes es escaso o limitado. Cuando las condiciones ambientales, especialmente la nutrición, están seriamente afectadas, el crecimiento sería perjudicado y estaríamos en condiciones submínimas que llevarían a un efecto permanente haciendo que el animal no pueda compensar y que no alcance el tamaño y el peso de un adulto normal. En el gráfico 1 se muestra la representación de la hipótesis de Dickinson.

Gráfico 1. Representación gráfica de la hipótesis del crecimiento. Dickinson (1960).



Basset (1960) en un experimento diseñado para comparar el efecto de 4 semanas de restricción (mantenimiento) en ovinos de tres edades diferentes (entre 4 y 8 semanas, 8 y 12 semanas y 12 y 16 semanas) comprobó que es posible obtener una recuperación completa.

Wardrop (1966) estudió el efecto del nivel de nutrición en las primeras 13 semanas de vida postnatal de vacunos sobre el subsiguiente crecimiento y desarrollo. El efecto de un nivel nutricional bajo hasta las 13 semanas estaba presente todavía a los 12 meses, no observándose crecimiento compensatorio. También Hammond (1932) observó que las diferencias en peso entre corderos mellizos y simples, producidos por diferentes combinaciones de niveles nutricionales en el útero y postparto, estaban presentes todavía a los 2 años. Schinke1 y Short (1961) llegan a resultados similares.

Broadbent, Ball y Dodsworth (1969) restringieron por 12 semanas terneros que tenían edades que oscilaban entre 3 y 5 semanas, de tal forma que al fin de la penuria se había originado una diferencia de 24 kilos. Los animales fueron faenados a 450 kilos y aproximadamente 1 años de edad y en ese momento las diferencias impuestas por los tratamientos estaban presentes todavía.

Los trabajos sobre crecimiento compensatorio que han presentado resultados más típicos han sido realizados con animales cuyas edades oscilaban entre 8 y 12 meses. La revisión de la bibliografía indica que cuando se imponen restricciones a animales muy jóvenes, éstos hacen menores ganancias que animales de mayor edad. Joubert (1954) sugiere que esto es debido a que los animales de más edad están en mejores condiciones de soportar la restricción y por lo tanto demuestran un crecimiento compensatorio mayor.

Es necesario puntualizar que en animales adultos el fenómeno de crecimiento compensatorio puede no ser típico, ya que la composición de la ganancia puede ser netamente diferente de los animales jóvenes.

Levy y otros (1971) realizaron un experimento factorial a fin de analizar en forma conjunta los factores que afectan la manifestación del crecimiento compensatorio. Estudiaron 3 edades de iniciación de la restricción (90, 135 y 180 días), 3 duraciones de la restricción (30, 75 y 120 días), 2 niveles de nutrición en la restricción (mantenimiento y 1,25 x mantenimiento) y 2 pesos de faena. Los resultados son contradictorios con muchos de los trabajos revisados. Los autores concluyen que no hay pruebas de crecimiento compensatorio y que la eficiencia de conversión fue mejor en el grupo control que en los restringidos (9,4 Mcal/kg de ganancia frente a 9,7-10,1 Mcal/kg de ganancia en los tratados).

Vaz Martins (1967) realizó un experimento en el cual se utilizaron dos grupos de terneros Hereford destetados a los 6 y a los 8 meses de edad. Tuvieron un período de restricción que duró 3 meses con tres niveles de alimentación, mantenimiento, 500 g de ganancia por día y 1000 g de ganancia por día, y un período de realimentación que duró 175 días. Al final del período de realimentación, se observó una interacción significativa entre los factores edad y niveles de alimentación en las tasas de ganancia diaria. Los terneros destetados a los seis meses y restringidos en la alimentación hasta niveles de mantenimiento durante tres meses presentaron crecimiento compensatorio cuando se los colocó en un alto nivel nutritivo. Terneros destetados a los 8 meses y que durante 3 meses estuvieron en mantenimiento o con ganancias no superiores a 300 g/día en la realimentación, alcanzan igual peso vivo que aquellos animales que han permanecido siempre en un elevado nivel nutritivo.

#### e) Naturaleza de la realimentación

Dentro de los factores que afectan la recuperación luego de un período de restricción, la naturaleza de la realimentación desempeña un papel muy importante. Es un hecho muy evidente que las ganancias de peso al comienzo de la realimentación son mayores que las ganancias que se realizan hacia el final del período. Se han atribuido en

parte estas ganancias de peso a llenado del tubo digestivo producido por el cambio en el tipo así como en el nivel de alimento.

Balch y Line (1957) e Ivins y Morgan (1957) han demostrado cambios muy marcados en el peso vivo debido al contenido del tubo digestivo al cambiar animales de dietas invernales a pasturas. Sin embargo los trabajos de Winchester y Howe (1955) y Taylor, Alder y Rudman (1957) demuestran que si bien parte del aumento de peso puede ser atribuido a contenido del tubo digestivo, una parte importante de la ganancia de peso de la res es debida a crecimiento compensatorio.

El crecimiento compensatorio es mayor cuando el período de recuperación se realiza con un alimento que presupone un cambio importante en el nivel energético que recibe el animal. Además si la ración entre uno y otro período es diferente, el estímulo parece ser mayor. Esto es corroborado por los resultados de Shechy y Senior (1942), Winchester y Howe (1955) y Winchester y Ellis (1957) donde se utilizaron, tanto en la restricción como en la realimentación, diferentes niveles de una misma ración. Cuando los resultados de estos trabajos se comparan con los de ensayos donde el tipo de nutrición es alterado (Heinemann y Van Keuren, 1956) se constata menor ganancia.

Bohman (1955) y Heinemann y Van Keuren (1956) han demostrado que cuanto más alto es el plano de nutrición en la realimentación, tanto mayor y más rápida será la recuperación de peso. Es así que para que la intensidad del crecimiento compensatorio sea máxima el suministro de alimentos deberá ser absolutamente ilimitado. Pero no solamente la cantidad de alimento es importante sino también la calidad del mismo. El efecto de la digestibilidad, por ejemplo, puede ser muy importante en animales que realizan su período de realimentación en pasturas donde la marcada estacionalidad de su crecimiento ocasiona una declinación hacia el fin de la primavera o principios de verano. También existen otros factores que pueden afectar la magnitud de la compensación, pasturas excesivamente tiernas, con gran contenido de humedad pueden ocasionar una declinación de la ganancia (Lawrence y Pearce, 1964). La excesiva madurez de las pasturas en el verano puede ser también una causa de un ritmo de compensación menor; éste ha sido el caso observado en diversos ensayos (Brookes y Hodges, 1959; Cameron y Robinson, 1962). Trabajos realizados en La Pampa por Hernández y otros (1969) muestran claramente cómo la ganancia compensatoria de novillos en condiciones de pastoreo puede ser afectada por la calidad del alimento. Por esta razón, Meyer y otros (1965), a fin de lograr un consumo de forraje de alta calidad durante todo el proceso, utilizan pasturas regadas con baja carga por ha. Joblin (1968, 1969) en una serie de ensayos realizados desde 1966 a 1968 estudió el crecimiento compensatorio de animales que durante el invierno ganaron alrededor de 400 g/día y que pasaron el período de recuperación en pastoreo. Este autor concluye que, si bien los animales mostraban crecimiento compensatorio, éste no fue suficiente para eliminar los efectos de una pobre alimentación invernal. Asimismo establece que a través de la compensación se elimina solamente un 56 % de las diferencias de peso impuestas por los niveles de alimentación invernal. Como crítica al trabajo de Joblin debemos decir que probablemente la restricción impuesta fue demasiado leve, ya que en trabajos realizados sobre este punto se ha establecido, como se ha mencionado anteriormente, que los animales deben estar en mantenimiento o ganar peso levemente.

#### **f) Raza o velocidad relativa para alcanzar la madurez**

Joubert (1954), en un experimento realizado para establecer los efectos de penurias nutricionales periódicas sobre el crecimiento de novillos Shorthorn y Africander, encontró que las diferencias impuestas por dos planos de nutrición se hacían más notorias con la edad en los animales Shorthorn mientras que con los Africander se producía una situación totalmente inversa. El autor atribuye esta situación a que la raza Shorthorn es de madurez mucho más temprana que la Africander. Una diferencia entre razas ha sido notada también por Steensberg y Ostergaard (1945). Estos autores compararon ganado de la raza Red Danish, Black and White Jutland y Shorthorn y encontraron que una restricción severa provocaba efectos permanentes en el Shorthorn, cosa que no ocurría con las otras dos razas.

Brookes y Hodges (1959) compararon novillos Hereford, Shorthorn Lechero y Friesian y constataron crecimiento compensatorio con tendencia similar en las tres razas. El ritmo de crecimiento fue algo mayor en los Friesian, pero la diferencia entre las razas inglesas fue muy pequeña.

La velocidad con que un animal llega a la madurez luego de un período de restricción es de gran importancia práctica para el productor y si éste necesita un rápido giro del capital debería utilizar animales de rápido crecimiento evitando todo período de penuria. Sin embargo, como puntualizan Wilson y Osbourn (1960), cuando las condiciones ambientales por sí mismas imponen una restricción que se hace prácticamente imposible de evitar para el productor, un animal de maduración rápida puede no ser deseable.

La bibliografía indica que el crecimiento compensatorio se manifiesta en forma similar en todos los animales domésticos. Pero al existir dentro de cada especie razas cuya velocidad de maduración puede diferir notoriamente, lo que hace que a una misma edad cronológica haya distintas edades fisiológicas, es evidente que la respuesta a una situación de penuria estará correlacionada con el estado fisiológico del animal.

#### IV.- EL CRECIMIENTO LUEGO DE PERIODOS DE SUBNUTRICIÓN Y LOS MECANISMOS POR LOS CUALES EL ANIMAL ES CAPAZ DE RECUPERARSE

La capacidad que poseen los animales para recuperarse luego de un retardo en el crecimiento ha sido demostrada ampliamente. Las contribuciones más importantes en este sentido han sido obtenidas con ganado lechero. Un retardo en el crecimiento en animales lecheros muy jóvenes no influye en su capacidad para alcanzar un tamaño normal (Crichton, Aitken y Boyne, 1959, 1960 a y b; Swanson y Hinton, 1964; Reid, 1959; Westmacott, 1959). Es necesario puntualizar que en ninguno de los ensayos realizados por estos autores el crecimiento fue totalmente paralizado, lo que indica que la penuria nutricional no fue tan severa como la impuesta por otros autores trabajando con diferentes especies. Everitt (1964) aplicó una severa restricción a ovejas en gestación y demostró un efecto significativo del tratamiento sobre el peso de los fetos. Sin embargo el efecto ya no era evidente a los 7 meses de vida postnatal, lo que confirmaría la hipótesis de Dickinson. Purser y Roberts (1959) no pudieron detectar ninguna diferencia en tamaño final entre ovejas que pasaron su primer invierno en condiciones muy rigurosas y aquellas que lo pasaron en buenas condiciones. A una conclusión similar llega Alden (1968 b) trabajando en condiciones de campo con corderos Merino sometidos a restricción desde muy jóvenes.

Waters (1908) trabajando con vacunos para carne estudió el efecto de subnutrición que obligó a los animales a mantener peso por un año y observó que, a pesar de que el crecimiento en peso vivo estaba paralizado, el crecimiento del esqueleto continuaba. Cuando los animales restringidos pasaron a un buen nivel nutricional hubo un crecimiento acelerado, el que fue mantenido aun cuando los animales normalmente alimentados habían cesado de crecer. Estos resultados han sido confirmados por diversos autores: Moulton, Trowbridge y Haigh (1921, 1922 a, b), Hogan (1929), Bohman. (1955), Brookes y Hodges (1959).

Los procesos de recuperación tendrían tres componentes fundamentales: 1) una prolongación del período de crecimiento; 2) un incremento en el ritmo de ganancia de peso, y 3) un aumento del apetito.

##### 1) Prolongación del período de crecimiento

Diversos autores han demostrado que aquellos animales que han sido restringidos en su alimentación, al pasar a dietas normales continúan creciendo durante más tiempo que animales que han recibido durante toda su vida una dieta normal (Brookes y Hodges, 1959; Joubert, 1954; Hogan, 1929; Hansson y otros, 1953).

En el cuadro 2 se presenta un resumen de los resultados de algunos autores, donde se puede comparar el tiempo que llevó a los animales restringidos y a los controles llegar al peso de faena.

Cuadro 2.- Diferencia en tiempo para llegar a un determinado peso entre animales restringidos en su dieta y luego realimentados y sus respectivos controles sin restricción

Especie	Peso final kg	Controles días	Restringidos días	Diferencia en %
Vacuno (1)	530	540	780	23
Vacuno (2)	450	406	476	23
Vacuno (3)	450	390	465	19
Ovino (4)	27	63	98	38
Ovino (5)	44	42	74	75
Cerdo (6)	90	180	240	33
Ave (7)	1,7	98	112	14
REFERENCIAS: (1) Brookes y Hodges, 1959; (2) Verde y otros, 1972; (3) Winchester y Howe, 1955; (4) Palssons y Verges, 1952; (5) Meyer y Clawson, 1964; (6) McMeekan, 1940; (7) Nilson, 1952.				

Como puede apreciarse, el porcentaje de aumento en el tiempo varía entre 14 % y 75 %. Aparentemente una prolongación del crecimiento sería esencial para que la recuperación sea total.

Pomeroy (1959) establece que una subalimentación provoca un cambio en las relaciones entre la edad fisiológica y la cronológica. La penuria nutricional provocaría la paralización de la evolución fisiológica y, cuando el animal pasa a un buen nivel, el crecimiento se reinicia a un ritmo acorde con su edad fisiológica, la que, como es lógico, es menor que la de animales de la misma edad cronológica que siempre han sido bien alimentados.

La osificación de las epífisis de los huesos largos es lo que establece la paralización del crecimiento: existen bastantes pruebas que muestran que en los bovinos, ovinos y porcinos una subnutrición puede retrasar la osificación de las epífisis.

##### 2) Incremento en el ritmo de ganancia de peso

La bibliografía presenta información bastante contradictoria y divergente con relación al incremento en el ritmo de ganancia de peso de los animales en el período de realimentación. El interrogante principal que se plantea

es si los aumentos de peso que se observan son verdaderas ganancias con deposición de tejido corporal o si ellos se deben solamente a un aumento del contenido del tubo digestivo.

McMeckan (1940) establece que las ganancias de peso más rápidas de los animales realimentados pueden ser atribuidas enteramente a un aumento del contenido del tracto gastrointestinal. Sin embargo los trabajos de Winchester y Flowe (1955) y Taylor y otros (1957) demuestran que, si bien parte de la ganancia puede ser atribuida al contenido del tubo digestivo, otra parte puede atribuirse a que los animales que muestran crecimiento compensatorio deponen tejido a un ritmo más acelerado que los controles sin restricción.

Winchester y Howe (1955), Winchester, Davis y Hiner (1967) y Harte (1968) han encontrado una mayor eficiencia en los animales restringidos cuando se los compara con los controles.

Sin embargo, los resultados de Meyer y Clawson (1964) se contraponen con éstos, pues encontraron una relación lineal entre la energía bruta consumida por kilo de peso metabólico y la energía retenida, lo que indicaría que no hay influencia de los niveles de nutrición sobre los requerimientos para mantenimiento.

### 3) Aumento del apetito

Ha sido establecido por diversos investigadores que animales que han pasado por un período de penuria presentan mayores consumos durante el período de realimentación, comparados con animales no restringidos de la misma edad (Shechy y Senior, 1942; Quimby, 1948; Winchester y Howe, 1955; Basset, 1960). Se ha propuesto (Wilson y Osbourn, 1960) que este mayor apetito puede ser atribuido a una mayor capacidad del sistema digestivo, puesto que estos tejidos serían retardados muy levemente por un bajo nivel nutricional. Por lo tanto, el tubo digestivo de los animales restringidos puede ser más grande en relación con el tamaño corporal, lo que estaría explicando el mayor consumo, especialmente en condiciones de pastoreo.

Preston y Willis (1970) cuestionan este punto tomando como base el hecho de que la mayoría de los experimentos sobre este punto han realizado la realimentación con dietas altamente energéticas donde el consumo voluntario está determinado no por el tamaño del sistema digestivo sino por los subproductos de la fermentación ruminal.

Uno de los efectos principales de las dietas restringidas es disminuir las reservas corporales de tal forma que, cuando se compara a un mismo peso animales bien alimentados con aquellos restringidos, éstos tienen cantidades muy inferiores de grasa corporal. Tayler (1959) sugiere que la presencia de los depósitos grasos en las vísceras puede limitar la capacidad del tracto digestivo y, por lo tanto, la capacidad del animal para consumir más alimento. El autor no descarta la posibilidad de que la cantidad de grasa pueda desatar algún mecanismo fisiológico de control o regulación del apetito. En este punto Preston y Willis (1970) sostienen que el contenido de grasa del cuerpo animal disminuye constantemente el consumo de alimento no por razones físicas sino porque el aumento de la cantidad de grasa corporal reduce la capacidad del animal de remover de la sangre los ácidos grasos volátiles en circulación. Es bien conocido el hecho de que el consumo de alimento por los rumiantes es controlado, por lo menos parcialmente, por el nivel de ácidos grasos volátiles en circulación (Montgomery y Baurngardt, 1965). Por lo tanto, cuanto menores son las reservas de grasa mayor será el consumo potencial.

Basset (1960 a) encontró que los compartimientos estomacales, especialmente el rumen, de corderos restringidos continuaban creciendo a través del período de restricción, lo que estaría indicando una prioridad de estos órganos por los nutrientes disponibles. No está muy clara la importancia de esta mayor capacidad del tubo digestivo en relación con el tamaño corporal.

Otra posibilidad que se ha sugerido es un aumento en la digestibilidad del alimento. Blaxter y McGraham (1955) y Mitchell y Hamilton (1932) han mostrado que animales restringidos pueden presentar un mayor poder de digestión. Resulta claro que si realmente existe un mayor poder de digestión esto llevaría a un vaciamiento más rápido del rumen con el consiguiente efecto sobre el apetito. Sin embargo Wilson y Osbourn (1960) puntualizan que el efecto que se puede atribuir a cambios en la capacidad digestiva de los animales es muy pequeño.

Ya sea a través de un consumo mayor o por la posibilidad de un mayor poder de digestión existe alguna evidencia que sugiere que los animales realimentados pueden ser más eficientes en la conversión de alimento a tejido corporal. Una mayor eficiencia en la utilización del alimento durante la realimentación es la consecuencia lógica de las mayores ganancias de peso relativas al peso corporal cuando se compara animales restringidos con controles sin ningún tipo de restricción. Se ha sugerido asimismo (Benedict y Ritzinan, 1927; Hogan, 1929; Harte, 1968) que aun al mismo peso vivo, los requerimientos para mantenimiento son menores en animales que han sido sometidos a un período de penuria nutricional. Reid, Wellington y Dunn (1955) establecen que los animales realimentados depositan tejidos de un contenido calórico menor, por ejemplo poca grasa y mucho músculo. Esto sería un factor importante en la determinación de una eficiencia mayor durante ese período, puesto que la proteína tiene un valor calórico menor que el de la grasa y suponiendo que la compensación es debida a crecimiento muscular, lo que es un punto sumamente polémico. Meyer y otros (1965) han demostrado que los animales restringidos tienen al final del período de realimentación prácticamente la misma composición corporal. Por lo tanto, si consideramos que esos animales iniciaron el período de realimentación con reservas grasas considerablemente menores, es lógico suponer que el tejido depositado tiene que haber sido de un contenido calórico mayor. Lawrence y Pearce

(1964 b) encontraron muy pocas diferencias en músculo, grasa y hueso así como otras medidas de la res; sin embargo los autores concluyen que el crecimiento compensatorio se manifestó en la deposición de músculo y hueso lo que, en cierta forma, es contradictorio con lo establecido por Meyer y otros.

Fox (1970) en un trabajo realizado para determinar si los factores responsables del crecimiento compensatorio se manifiestan en todo el período de recuperación o solamente en la primera parte, establece que los novillos con crecimiento compensatorio tenían más proteína y menos grasa que los controles al peso de 360 kilos. Sin embargo, la composición a los 450 kilos fue similar en ambos tratamientos, lo que indicaría que la composición de la ganancia fue totalmente distinta en los animales que habían sufrido una restricción.

Fox y otros (1970) trabajando con novillos Hereford, encontraron que los animales que eran sometidos a un período de mantenimiento de 190 días mostraban crecimiento compensatorio el que, según los autores, era debido a un aumento en el consumo de alimento y a una utilización más eficiente de la energía y de la proteína. Los novillos sometidos a crecimiento compensatorio presentaban valores de energía neta más altos para las distintas raciones, lo que indicaría que los valores de energía neta pueden depender del tratamiento nutricional previo.

Hull y Meyer (1966) confirman una mayor eficiencia que resultó en alrededor de 180 g de incremento en la ganancia diaria.

Con respecto a la mayor eficiencia de los animales sometidos a crecimiento compensatorio es necesario puntualizar que algunos experimentos muy interesantes son de poco valor a los efectos de probar esta mayor eficiencia (Connolly y otros, 1967; Dodsworth, Ball y Broadbent, 1967) debido a que los animales pasaron parte del experimento en pasturas sin haberse medido el consumo.

## **V. EFECTO DEL CRECIMIENTO COMPENSATORIO SOBRE LA CONFORMACIÓN Y COMPOSICIÓN DEL CUERPO**

De acuerdo con Needham, (1964) el desarrollo tiene dos aspectos que pueden ser separados con relativa claridad, un aspecto cuantitativo que es el crecimiento propiamente dicho y otro cualitativo que es la diferenciación. Asimismo dentro de la diferenciación tenemos que considerar dos aspectos: un aspecto espacial por el cual una región del organismo se hace diferente de otra y otro temporal que se hace presente cuando cambios cualitativos ocurren en alguna región u órgano en particular en el transcurso del tiempo.

Las modificaciones que pueden ser impuestas al desarrollo como resultado de los niveles nutricionales pueden ser muy profundas y en consecuencia se pueden observar cambios importantes en la conformación y composición de la res. Los efectos más profundos se observan en el diámetro y ancho del cuerpo; la profundidad es afectada sólo parcialmente.

Lawrence y Pearce (1964 b) encontraron que las medidas corporales más afectadas durante la restricción son las que durante la realimentación tienen tasas más altas de crecimiento.

Cuando los animales que han pasado por un período de restricción son realimentados, la composición de la ganancia es, por lo común, diferente de la que tiene la ganancia de animales bien alimentados durante toda su vida. El hecho más destacable en estos casos es un porcentaje mayor de grasa en los tejidos depositados.

Existe muy poca información publicada sobre penurias nutricionales en animales jóvenes y sus efectos en la composición de la res a la madurez. Algunos trabajos realizados con vacunos indican que los animales que se recuperan de una restricción del crecimiento no difieren en composición de animales controles de peso similar (Winchester y Howe, 1955; Carroll y otros, 1969; Meyer y otros, 1965; Stuedemann y otros, 1968).

Garrigus y otros (1969), Johnson y otros (1969) y Judge y otros (1969) estudiaron los efectos de diferentes regímenes nutricionales sobre diferentes características de la res en novillos Aberdeen Angus faenados a 215, 282, 385, 410 y 450 kilos de peso vivo. Se encontró que la porción comestible y la grasa total disecable eran influenciadas por los diversos regímenes alimenticios especialmente durante la fase final del período de alimentación.

Hedrick (1955) realizó un trabajo en el cual novillos Hereford de un año fueron alimentados a fin de obtener una ganancia invernal de 680, 450 y 180 g/día y por cabeza, siendo posteriormente terminados a corral. Se encontró que las reses de los animales que estuvieron por debajo de mantenimiento en invierno tenían más grasa disecable, menos músculo en la 9<sup>a</sup>, 10<sup>a</sup> y 11<sup>a</sup> costillas y menos extracto etéreo que los animales que estuvieron en niveles más altos durante el invierno. Winter (1970) trabajando con capones Corriedale y Harte (1968) trabajando con novillos cruza Hereford x Shorthorn y Aberdeen Angus x Shorthorn encontraron que la composición de la res, la distribución de los diferentes tejidos y la calidad de la carne no eran afectados por una restricción nutricional seguida de una realimentación.

La recuperación del músculo en los animales domésticos parecería ser más lenta que la de la grasa; sin embargo no existe ninguna prueba que sugiera que una recuperación completa es imposible. Los resultados de Butterfield (1964) indican que tanto la restricción como la recuperación sólo producen cambios mínimos en los diferentes grupos musculares del cuerpo.

Los trabajos de Butterfield sobre disección individual de los músculos constituyen una de las contribuciones más importantes de los últimos 20 años a fin de ayudar a comprender los efectos nutricionales sobre el crecimiento y composición de la res (Butterfield, 1962; Butterfield y Berg, 1966; Butterfield, 1966).

Considerable cantidad de trabajos han sido realizados, especialmente en EE.UU., sobre las distintas formas en que la composición de la res puede ser afectada por factores genéticos, nutricionales o ambientales (Hedrick, 1968). Sin embargo los límites hasta los cuales un animal puede ser sometido a una penuria nutricional sin afectar su poder de recuperación y sin afectar su conformación y composición están muy mal definidos. Es así que cada caso puede necesitar un estudio detenido de las condiciones concretas en que se realizó el experimento a fin de establecer cuáles pueden haber sido los factores que condicionaron la respuesta. En este sentido el estado de desarrollo del animal en el momento en que se produce la restricción puede ser muy importante para determinar cuál será el tejido más afectado y cuál presentará el ritmo de crecimiento más acelerado en la realimentación. Guenther y otros (1965) han estudiado con considerable detalle la forma de deposición de los principales tejidos del organismo animal. El desarrollo del esqueleto se completó en etapas muy tempranas del crecimiento y el ritmo de crecimiento del hueso estuvo relacionado más con la edad del animal que con los niveles nutricionales impuestos. La deposición de músculo alcanzó su máxima intensidad en etapas tempranas de la vida, disminuyendo a medida que el animal se aproximaba a la madurez. A los 11 meses de edad, entre el 78 y 80 % del total del músculo ya había sido depositado. La acumulación de grasa fue más rápida en la segunda parte del período de alimentación y precisamente cuando la deposición de músculo comenzaba a declinar. De este trabajo se pueden extraer interesantes conclusiones sobre el posible efecto de restricciones nutricionales en diferentes etapas del desarrollo del animal.

De los trabajos de Palssons y Verges (1952) surgen dos principios fundamentales:

- 1) La subnutrición afecta el crecimiento de los componentes corporales en forma diferencial, en forma inversa a su maduración o sea que aquellos tejidos que maduran más tardíamente son los más afectados.
- 2) Aquellos componentes corporales que tienen su máxima intensidad de crecimiento en el momento de la restricción son los más afectados.

Sin embargo Wilson (1954) ha demostrado que el efecto principal de los tratamientos nutricionales es sobre el tejido graso. Eso indicaría que las relaciones alométricas entre las diferentes partes del cuerpo consideradas en base a partes disecables libres de grasa, no fueron afectadas por los tratamientos nutricionales. Todo esto no hace más que enfatizar la gran capacidad que tiene el organismo de mantener aquellas relaciones funcionales, entre los tejidos y órganos, que son esenciales para la vida. Es bien claro que algunas partes del animal funcionan como unidades funcionales y, por lo tanto, durante los períodos de penuria se desarrollan aquellas partes que funcionalmente tiene exigencias prioritarias a fin de mantener al animal en condiciones competitivas en el medio ambiente. El caso ya citado, del mayor tamaño del tubo digestivo relativo al peso corporal de animales restringidos es un claro ejemplo de esto.

## **VI.- EFICIENCIAS RELATIVAS DEL CRECIMIENTO CONTINUO O DISCONTINUO**

Watson (1943) analizó la información de diversos autores que comparaban la eficiencia del crecimiento continuo o discontinuo y de acuerdo a los trabajos revisados se concluye que los animales que crecieron más rápidamente fueron los más eficientes en cualquier etapa del proceso de crecimiento. Sheehy y Senior (1942) compararon novillos que perdían peso a razón de 320 g/día con otros que ganaban 600 g/día. En todos los casos los autores demostraron que el alimento adicional requerido por los animales restringidos a fin de alcanzar pesos equivalentes a los del grupo no restringido fue mayor que la cantidad de alimento ahorrado en el invierno. Los animales restringidos necesitaron entre 25 y 45 días más para alcanzar el peso de faena. Estos resultados estarían en contradicción con los obtenidos por Winchester y sus colaboradores. Sin embargo, existen diferencias importantes entre estos dos trabajos aparentemente contradictorios. En primer lugar los animales alimentados por Sheehy y Senior perdieron peso durante la restricción mientras que los de Winchester y colaboradores mantuvieron su peso o ganaron peso levemente. En segundo lugar los animales de Sheehy y Senior no recibieron una alimentación ad libitum, aspecto fundamental para lograr máximo crecimiento compensatorio.

Guilbert y otros (1944) con la base de un estudio sobre el crecimiento de novillos para carne durante la estación de sequía en California, en el cual un grupo de animales fue alimentado a fin de ganar peso en forma continuada y otro grupo fue retardado para posteriormente ser alimentado en un alto nivel establecen que "desde el punto de vista del alimento total requerido para producir una unidad de producto, la mayor eficiencia se obtiene con un plano alto de nutrición que produzca un desarrollo y crecimiento continuos".

Sin embargo los trabajos de Winchester, Hiner y Scarborough (1957), Winchester y Ellis (1957), Carroll, Ellsworth y Kroger (1964), Meyer y Clawson (1964) demuestran claramente que la eficiencia total es prácticamente la misma lo que, automáticamente, presupone una mayor eficiencia en el período de realimentación. El panorama general de la eficiencia de la utilización del alimento como un factor que puede influir en el crecimiento en el período de rehabilitación no es nada claro ni concluyente.

Como lo sugiere Allden (1970), puede llegar un momento en el proceso de recuperación donde el incremento en la eficiencia puede ser compensado por el costo mayor de mantenimiento asociado con la prolongación del período de crecimiento. Esto podría explicar, entonces, la aparente contradicción que surge de algunos trabajos de la bibliografía.

Meyer, Luecker y Smith (1956) establecen que al menos una parte del crecimiento compensatorio puede ser explicada por la extensión del período de bajos requerimientos para mantenimiento si consideramos que el costo energético de mantenimiento puede ser representado por la ecuación  $M = MB + A$ , donde M representa mantenimiento, MB metabolismo basal y A el gasto de actividad; podríamos afirmar que el costo de mantenimiento de un animal restringido es menor debido a que ambos componentes están disminuidos. Muchos autores han confirmado que el metabolismo basal es menor en animales que sufren una penuria por falta de energía (Blaxter y Wood, 1951; Quimby, 1948; Horst, Mendel y Benedict, 1934; Brobeck, 1949). Asimismo se ha observado que los animales en situación de penuria tienen una marcada tendencia a permanecer quietos es decir que el animal se defiende del "stress" nutricional tratando de gastar la menor cantidad de energía posible en la actividad (Verde y otros). Los mecanismos que producen ese ajuste del metabolismo están todavía poco claros.

## VII.- SIGNIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO COMPENSATORIO EN LA PRODUCCIÓN DE CARNE

El crecimiento estacional de las pasturas y cultivos forrajeros produce fluctuaciones muy marcadas en la cantidad y calidad de los nutrientes disponibles para el animal en pastoreo. Estas fluctuaciones en el suministro de nutrientes ocasionan fluctuaciones en el crecimiento del animal y a menos que se suministre algún alimento suplementario el crecimiento puede ser severamente afectado.

Un retardo o paralización del crecimiento durante el período invernal puede ser sumamente importante en la producción vacuna de todos aquellos países, donde se busca que los animales lleguen rápidamente al peso de faena con un alto rendimiento. Estos cambios estacionales en el suministro de alimentos están en general, bien definidos para cada región y el productor adapta el manejo de su ganado a la situación que se le presenta. Los cambios en el programa de manejo de los distintos establecimientos a fin de paliar la escasez de forraje de los campos son llevados a cabo por medio de una disminución de la carga por hectárea o estableciendo algún sistema de suplementación. La suplementación invernal es, en algunas regiones una práctica bastante común, sin embargo la cantidad y la calidad de los alimentos que se pueden utilizar, dentro de límites económicamente razonables, varía en forma considerable y esto se refleja inevitablemente en las ganancias de peso que se obtienen.

En adición, es evidente que la alimentación en pastoreo representa la forma más económica de alimentar a un rumiante; por lo tanto, cuando se pretende establecer sistemas para lograr una eficiente conversión de pasto en carne, el problema al cual nos enfrentamos es el de lograr una armonía entre los requerimientos del animal y la producción de la pastura.

En los últimos años se ha puesto el acento en la necesidad de lograr altas cargas animales a fin de obtener una alta producción de carne por hectárea.

En realidad esto apunta, en forma principal, a la necesidad de tener suficientes animales disponibles a fin de cosechar eficientemente el potencial total de la pastura para la producción de nutrientes. Pero al mismo tiempo no se debe perder de vista el hecho de que el consumo debe ser suficiente a fin de que le permita utilizar al máximo su potencial para crecer. Animales que ganan peso con lentitud acarrearán pérdidas en eficiencia muy considerables, debido a que una proporción mayor del alimento consumido va a ser utilizada para cubrir los gastos de mantenimiento.

El crecimiento compensatorio es un aspecto que abre interesantes perspectivas en el manejo invernal de la hacienda en crecimiento, así como en el uso eficiente de las pasturas en primavera-verano. Sin embargo, si bien los beneficios económicos que produce el crecimiento compensatorio no son discutidos en el engorde de animales en "feed-lot" donde la realimentación se realiza con raciones de alta concentración energética, el uso de este fenómeno en condiciones de pastoreo puede presentar algunos interrogantes. Surge claro de la bibliografía que durante el período de realimentación los animales deberán recibir sin ninguna restricción un alimento de alta calidad (con alta concentración de energía metabolizable). Pero esta situación se presenta por períodos muy cortos en condiciones de pastoreo y por lo tanto se estaría limitando la plena manifestación del fenómeno.

Por otra parte el productor debe tener presente que el retardo del crecimiento en el período invernal a fin de hacer uso del crecimiento compensatorio en primavera no siempre es el procedimiento correcto. La utilización de los conocimientos sobre crecimiento compensatorio puede permitir un enfoque más positivo de los problemas de la producción eficiente de carne. Es así que un productor que debe alimentar un grupo de novillos puede tornar uno de dos caminos: a) alimentar a los animales en un alto nivel a fin de obtener ganancias que le permitan terminar sus animales lo antes posible; b) alimentar a los animales durante el período invernal con raciones basadas fundamentalmente en forrajes baratos, o también tener altas cargas invernales, a fin de permitir ganancias moderadas (entre 200 y 350 g/día) para luego terminar los animales en pasturas utilizando el crecimiento compensatorio.

La decisión entre una u otra alternativa necesita consideraciones de tipo económico y de manejo que escapan a los propósitos de esta revisión.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALLDEN, W.G.: "Undernutrition of the Merino sheep and its sequelae. 1. The growth and development of lambs following prolonged periods of nutritional stress", *Australian Journal of Agricultural Research*, 19, 621, 1968a.
- \_"Undernutrition of the Merino sheep and its sequelae. UI. The effect on lifetime productivity of growth restricticins imposed, at two stages of carly post-natal life in a mediterranean environment", *Australian J. Agric Re£*, 19, 981, 1968b.
- \_"The effects of nutritional deprivation on the subsequent productivity of sheep and cattle", *Nutr. Abstr. and Rev.*, 40, 1167, 1970.
- ARON, H.: "Nutrition and growth", *Phillippine Sej.*, 6, 1, 1911.
- BALCH, C.C. y LINE, C.: "Weight changes in grazing cows", *J. Dairy Res.*, 24, 11, 1957.
- BASSET, J.M.: *The influence of maintenance feeding and subsequent compensatory effectE on the pattern of growth and development in lambs*. Tesis de doctorado, Biblioteca, Reading University, Inglaterra. 1960a.
- \_ The effects of interruptions in growth on subsequent growth in five-weight and on food consumption of Suffolk X half-breed lambs", *Anim. Prod.*, 2, 2 t4, 1960b~
- BEESON, W.M., PERRY, T.\* y MOTT, G.O.: Purdue Agricultural Experiment Station, 629 Annual lieport. Indíati~. 1949.
- BENEDICT, F.G., RITZMAN, S.: *The metabolism of fasting steers*. Instituto Carnegie. Pub. N9377.1927.
- BERNARD, C.: *LeVons sur les phenomenes de la vie*. J. B. Baillilte et fils, editores, París, 1878.
- BLACK, W.H., QUEENSBERRY, J.R. y BAKER, A.L.: "Wintering steers on different planes of nutrition from weaning to 21/2 years of age", *U.S. Department or Agriculture Tech. Bult*, 667, 1940.
- BLAXTER, K.L.: *The energy metabofism of ruminants*. Hutehinson, Londres, 1962.
- BLAXTER, K.L.: "The nutritive value of feed", *J. Dairy SeL*, 39, 1936, 1956.
- "The protein and energy nutrition of the young calf", *Agric. Prog.*, 25, 85, 195 0.
- McGRAHAM, N.: ---Nutritive value for sheep of dried grass prepared in different ways", *Proc. Nutr. Soc.*, 14, XV, 1955.
- y WOOD, W.A.: "Nutrition of the young Ayrshire calf", *Brit. J. Nutr.*, 5, 11, 195 1.
- BOHMAN, V.R.: "Compensaioy growth of beef cattle", *J. Anim. Sej.*, 14, 289, 1955.
- \_ "Compensatory growth of beef cattle", *J. AniniL Sej*, 15, 1089, 1956.
- y TORREL, C.: "Compensatory growth of beef cattle: the effect of protein supplements", *J. Anim Sej*, 15, 1089, 1956.
- BROADBENi, P.J., BALL, C. y DODSWORTH, T.L.: "The effect of plane of nutrition during calthood on the subsequent performance of Hereford X Ayrshire steers", *Anim. Prod.*, 11, 155, 1969.
- BROBECK, J.A.: *A textbook of PhysiolÓgy*. Saunders & Co. Editores, Philadelphia. 1949.
- BRODY, S.: *Bioenergeties and growth*. Reinhold Publishing Corporation, New York, 1945.
- BROOKES, A.J. y HODGES, J.: "Studies in beef production. 1. The effects of levels of feeding and of breed on the growth and fattening of spríng born catfie---", *The J Agr. Sej*, 53, 78, 1959.
- BUTTERFIELD, R.M.: "Prediction of muscle contents of steer carcasses", *Nútyre*, 195, 193, 1962.
- Relative growth of the musculature of the ox*. Proccedings Technical Conference on Carcassi~ Composifion and Appiaisal of Meat Animals, Paper N27, CSIRO, Melbourne, 1964.
- y BERG, R.T.: *A nutritional effect on relative growth Of muscles*. Proccedings of 1 he Australian Soe. *Anim. Prod.*, 111, 298, 1966.
- BUTTERFIELD, R.M.: "T"be effect of nutritional stress and recovery on the body composition of cattle", *Re& Vet. Sej*, 7, 168, 1966.
- CAMERON, N.G. y ROBINSON, T.J.: ---The effects of a number of managements practices in chilled beef production in Victoria. 3 Seasonal growth", *Australian J. Agric. Res.*, 13, 778, 1962.
- CANNON, W.B.: "Organization and physiological homeostasis", *Physiological Rev.*, 9, 397, 1929.
- CARROLL, F.L., ELLSWOATH, J.D. y KROEGER, D.: "Compensatory caíccass growth in steers following protein and energy restriction", *J. Anim. Se!*, 22, 197,~ 1963.
- CLARKE, M.F. y SMITH, A.H.: "Recovery following suppression of growth in the rat", *Brit. J. Nutr.*, 15, 245, 1938.
- CONNELL, W.E., WHEELER, S.S. y TOM, R.C.: "The effect of winter supplementation on subsequent gains of beef steers on grass and in the fattening lot", *J. Anim Sej.*, 7, 430, 1948.
- CONNOLLY, J.B., CAHILL, D., CAFFREY y RUANE, J.B.: "Intensive beef production with and without pasture", *J. Eire Department Agriculture*, 64, 3, 1967.
- CRICHTON, J.A. y AITKEN, J.N.: *The economical rearing of dairy heifers*. Proe. Nuti. Soc., 13, 10, 1954.
- CRICHTON, J.A., AITKEN, J.N. y BOYNE, A.W.: "The effect of plane of nutrition during rearing on growth, production, reproduction and health of dairy cattle. I. Growth to 24 months", *Anim. Prod.*, 1, 145, 1959.
- CRICRTON, J.A., AITKEN, J.N. y BOYNE, A.W.: "The effect of plane of nutrition during rearing on growth, production, reproduction and health of dairy cattle. 11. Growth to maturity", *Anin Prod.*, 2, 45, 1960a.
- CRICHTON, J.A., AITKEN, J.N. y BOYNE, A.W.: "The effect of plane of nutrition during rearing on growth, production, reproduction and health of dairy cattie.. 111. Miík production during the first three lactations", *AninL Prod.*, 2, 159, 1960b.
- DE BACA, R.C., BOGART, R., SAWYER, W.A. y HUBERT, F.: "The expression of growth compensations for environmental influences affecting gains of steers~", *J. Anim. ScL*, 18, 1536 (Resumen), 1959.
- DICKINSON, A.G.: "Some genietic implications of maternal effects. An hypothesis Of marmnalian growth", *J. Agria Sej*, 54, 378, 1960.

- DODSWORTH, T.L., BALL, C. y BROADBENT, P.J.: "The effect of two planes of nutrition in calfhood on the subsequent performance of beef cattle", *Anim. Prod.*, 9, 284, 1967.
- ELLIOT, R.C.: "Steer feeding trials. I", *Rhodesia Agric J.*, 51, 263, 1954. "Steer feeding trials. II", *Rhodesia Agric J.*, 53, 596, 1956.
- ELSLEY, F.M.H., McDONALD, I. y FOWLER, V.R.: "The effect of plane of nutrition on the carcasses of pigs and lambs when variations in fat content are excluded", *Anim. Prod.*, 6, 141, 1964.
- FRENCH, M.H. y LEDGER, H.P.: "Live-weight changes of cattle in East Africa", *Empire J. Exp. Agr.*, 25, 10, 1957.
- FOWLER, V.R.: "Body development and some problems of its evaluation". En Lodge G.A. y G.E. Lamming (comps.): *Growth and development of mammals*, Butterworths, Londres. 1968, pág. 195.
- FOX, D.G.: *Physiological factors associated with compensatory growth*. Tesis de doctorado. Biblioteca. The Ohio University. Ohio. 1970.
- FOX, D.G., JOHNSON, R.R., PRESTON, R.L., DOCKERTY, T.R. y KOSTERMAN, E.W.: *Factors associated with compensatory gain in beef cattle*. Ohio Agric. Res. Develop. Cent. Wooster. Res. Summary 43, 1970.
- GARRIGUS, R.R., JOHNSON, H.R., THOMAS, N.W., FIRTH, N.L., HARRINGTON, R.B. y JUDGE, J.M.: "Dietary effects on beef composition. I. Quantitative and qualitative carcass traits", *J. Agría ScÉ*, 72, 289, 1969.
- GUENTHER, J.J., BUSHMAN, D.H., POPE, L.S. y MORRISON, R.D.: "Growth and development of the major carcass tissues in beef calves from weaning to slaughter weight, with reference to the effect of plane of nutrition", *J. Anim. Sci.*, 24, 1184, 1965.
- GUILBERT, H.R., HART, G.H., WAGNON, K.A. y GOSS, H.: "The importance of continuous growth in beef cattle", *California Agric. Exp. Sta. Bull.*, 688, 1944.
- HAFEZ, E.S.E.: "Symposium on growth: Physio-genetics of prenatal and postnatal growth", *J. Anim. Sci.*, 22, 779, 1963.
- HAMMOND, J.: *Growth and development of mutton qualities in the sheep*. Oliver and Boyd, Londres, 1932.
- HANSARD, S.L. y BERRY, R.K.: "Fetal nutrition". En Hafez, E.S.E. y LA. Dyer (comps.): *Animal growth and nutrition*. Lea y Febiger, Filadelfia, 1969.
- HANSSON, A., BRAN-NANG, E. y CLAESSE, O.: "Studies on monozygous cattle twins. 13. Body development in relation to heredity and intensity of rearing", *Acta Agric. Scand.*, 3, 61, 1953.
- HANSSON, A.: *Influence of rearing intensity on body development and milk production*. Proc. Brit. Soc. Anim. Prod., 51, 1956.
- HARTE, F.J.: "Effects of plane of nutrition on calves for beef production I. Growth rate, feed conversion efficiency, carcass yield and offals", *Irish J. Agric. Res.*, 7, 137, 1968.
- HARTE, F.J.: "Effects of plane of nutrition on calves for beef production II. Carcass composition and distribution of lean meat fat and bone", *Irish Journal Agric. Res.*, 7--149, 1968.
- HEDRICK, H.B.: "Bovine growth and composition", *Missouri Agricultural Experiment Station Research Bull.*, 928, 1968.
- HEDRICK, H.B.: *Effect of plane of winter nutrition on quality on beef*. M.S. Tesis Biblioteca. University of Missouri, Columbia. 1955.
- HEINEMANN, W.W. y VAN KEUREN, R.W.: "The effect of wintering plane of nutrition on subsequent gains of beef yearling steers on irrigated pastures", *J. Anim. Sci.*, 15, 1097, 1956.
- HERNANDEZ, O.A., CAVANDOLI, H.E., CAIRNIE, A.G., SICIADARESI, R.M. y SONVICO, V.: "Efecto de dos niveles nutricionales en novillos de cría sobre su comportamiento durante la invernada y el tipo de res en el gancho", *Rev. Inv. Agrop. INTA*, Serie 1, 6: 11, 1969.
- HOGAN, A.G.: "Retarded growth and mature size of beef steers", *Missouri Agricultural Exp. Sta. Res. Bull.*, 123, 1929.
- HUFFMAN, C.F. y DUNCAN, C.W.: "The nutritional deficiencies in farm animals on natural feeds", *An. Rev. Biochem.*, 13, 467, 1944.
- HULL, J.L. y MEYER, J.H.: *Growth responses of fattening steers following low energy intake regimes*. University of California, Imperial Valley Field Station's California Feeders' Day, 13 de enero de 1966.
- HUXLEY, J.: *Problems of relative growth*. Londres, Methuen, 1932.
- IVINS, J.D. y MORGAN, J.T.: "Note on the extent and significance of losses in liveweight of wintered cattle on turning out to grass in spring", *J. Brit. Grassl. Soc.*, 12, 19, 1957.
- JAKSON, C.M.: *The effects of inanition and malnutrition upon growth and structure*. Filadelfia, Blakiston, 1925.
- JOBLIN, A.D.H.: *Winter feeding trials with beef cattle*. Proceedings of the New Zealand Soc. Anim. Prod., 28, 145, 1968.
- JOBLIN, A.D.H.: *Wintering beef cattle weaners*. Proceedings Ruakura Farmers' Conf., 1969.
- JOHNSON, H.R., GARRIGUS, R.R., HOWARD, R.D., FIRTH, N.L., HARRINGTON, R.B. y JUDGE, J.M.: "Dietary effects on beef composition. II. Quantity and distribution of fat", *J. Agría ScÉ*, 72, 297, 1969. 1
- JOUBERT, D.M.: "The influence of winter nutritional depressions on the growth, reproduction and production of cattle", *J. Agric. ScÉ*, 44, 5, 1954.
- JUDGE, J.M., FIRTH, N.L., JOHNSON, H.R., KEESLER, W.V., HARRINGTON, R.B. y GARRIGUS, R.R.: "Dietary effects on beef composition. III. Weight, composition and potassium-40 content of fat free muscles", *J. Agric. ScÉ*, 72, 303.
- KINCAID, C.M.: *The effect of winter weight changes on gains made from pastures by beef steers*. Proc. Amer. Soc. Anim. Prod., 39, 111, 1939.
- KINCAID, C.M., LITTON, G.W. y HUNT, R.E.: "Some factors that influence the production of steers from pasture", *J. Anim. Sci.*, 4, 164, 1945.
- LAWRENCE, T.L.J. y PEARCE, J.: "Some effects of wintering yearling beef cattle on different planes of nutrition. I. Live-weight gain, food consumption and body measurements changes during the winter period and the subsequent grazing period". *J. Agric. ScÉ*, 63, 5, 1964a.

- LAWRENCE, T.L.J. y PEARCE, J.: "Some effects of wintering yearling beefcattle on different planes of nutrition. II. Slaughter data and carcass evaluation", *J Agric. Sci*, 63, 23, 1964b.
- LEVY, D., FOLMAN, Y., HOLZER, Z. y D.RORI, D.: "Compensatory growth in intensively raised bufi calves", *J. Anim Sci.*, 33, 1078, 1971.
- LISTER, D., COWENT, T. y MCCANCE, R.A.: "Severe undernutrition in growing and adult animals. 16. The ultimate results of rehabilitation: poultry", *Brit. J. Nutr.*, 20, 633.
- MALCOLM, L.A.: "Growth retardation in a New Guinea boarding school and its response to supplementary feeding", *Brit. J. Nutr.*, 24, 297, 1970.
- MCCANCE, R.A.: "Severe undernutrition in growing and adult animals 1. Production and general effect", *Brit. J. Nutr.*, 1960.
- MCCARRICK, R.B., HARRINGTON, D. y CONWAY, A.: "The effect of energy restriction between 20-24 months of age on subsequent growth and carcass development of beef cattle", *Irish J. Agric. Res.*, 2, 131, 1963.
- McMEEKAN, C.P.: "Growth and development in the pig, with special reference to carcass quality characters. Part 1", *J. Agric. Sci.*, 30, 276, 1940a.
- McMEEKAN, C.P.: "Growth and development in the pig, with special reference to carcass quality characters. 11. The influence of the plane of nutrition on growth and development", *J. Agric. Sci.*, 30, 387, 1940b.
- McMEEKAN, C.P.: "Growth and development in the pig, with special reference to carcass quality characters. IV", *J. Agric. Sci.*, 31, 1, 1941.
- MEYER, J.H. y CLAWSON, A.J.: "Undernutrition and subsequent realimentation in rats and sheep", *J. Anim. Sci.*, 23, 214, 1964.
- MEYER, J.H., LUECKER, C.E. y SMITH, J.D.: "Influence of food and energy restriction and subsequent recovery on body composition and food utilization of rats", *J. Nutr.*, 60, 121.
- MEYER, J.H., HULL, J.L., WEITKAMP, W.H. y BONILLA, S.: "Compensatory growth responses of fattening steers following various low energy intake regimes on hay or irrigated pastures", *J. Anim. Sci.*, 54, 378, 1965.
- MITCHELL, H.H.: *Comparative nutrition of man and domestic animals*. Academic Press, Nueva York, 1962.
- MITCHELL, H.H. y HAMILTON, T.S.: "The effect of the amount of food consumed by cattle on the utilization of its energy content", *J. Anim. Res.*, 4S, 163, 1932.
- MONTGOMERY, M.J. y BAUMGARDNER, B.R.: "Regulation of food intake in ruminants, 1. Pelleted rations varying in energy concentration", *J. Dairy Sci.*, 48, 569, 1965.
- MOTT, G.O., McVEY, W.M. y WHEATON, H.N.: "Production of beef from pasture as influenced by level of winter feeding", *J. Anim. Sci.*, 15, 1278, 1956.
- MOULTON, C.R., TROWBRIDGE, P.T. y HAIGH, L.D.: "Studies in animal nutrition 1. Changes in form and weight on different planes of nutrition", *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.*, 43, 1921.
- MOULTON, C.R., TROWBRIDGE, P.T. y HAIGH, L.D.: "Studies in animal nutrition 11. Changes in proportion of carcass and offal on different planes of nutrition", *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.*, 54, 1922a.
- MOULTON, C.R., TROWBRIDGE, P.T. y HAIGH, L.D.: "Studies in animal nutrition 111. Changes in chemical composition on different planes of nutrition", *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.*, 55, 1922b.
- NEEDHAM, A.E.: *The growth process in animals*. Isaac Pitman & Sons, Londres, 1964.
- NELSON, A.B., DARLOW, A.E. y CAMPBELL, W.D.: "The effect of level of wintering steer calves on their subsequent performance", *Oklahoma Agricultural Exp. Sta., Misc. Publ.*, 27, 5, 1952.
- OSBORNE, T.B. y MENDEL, L.B.: "The resumption of growth after long failure to grow", *J. Biol. Chem.*, 23, 439, 1915.
- PALSSON, H.: "Conformación y composición de cuerpo". En J. Hafflmond (comp.): *Avances en fisiología*. Zootecnia, vol 11, Acribia, Zaragoza, 1959, pág. 5-10.
- PALSSON, H. y VERGES, J.B.: "Effects of the plane of nutrition on growth and development of carcass quality in lambs", *J. Agric. Sci.*, 1952.
- PEACOCK, F.M., KIRK, W.G., HODGES, E.M., PALMER, A.Z. y CARPENTER, J.W.: "The effect of winter gains of beef calves on subsequent feedlot performance", *Florida Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.*, 667, 1964.
- PEARSON-HUDGES, G., ALDER, F.E. y REDFORD, R.A.: "The overwintering of beef stores", *Empire Journal of Experimental Agric.*, 23, 145, 1955.
- POMEROY, R.W.: "Crecimiento en peso vivo". En J. Hafflmond (comp.): *Avances en fisiología*. Zootecnia, vol. 11, Editorial Acribia, Zaragoza, España. 1959, pág. 471.
- PRESTON, T.R. y WILLIS, M.B.: *Intensive Beef Production*. Pergamon Press, Nueva York, 1970.
- PURSER, A.F. y ROBERTS, R.C.: "The effect of hog wintering on lifetime performance", *Anim. Prod.*, 1, 189, 1959.
- QUIMBY, F.H.: "Food and water economy of the young rat during chronic starvation and recovery", *J. Nutr.*, 36, 177, 1959.
- REID, J.T.: *Plane of nutrition and livestock performance*. Proc. Cornell Nutr. Conf. Feed Manufacturers, 1959.
- REID, T.J., WELLINGTON, G.H. y DUNN, H.O.: "Some relationships among the major chemical components of the body and their application to nutritional investigations", *J. Dairy Sci.*, 38, 1344, 1955.
- SCHINCKEL, P.G. y SHORT, B.F.: "The influence of nutritional level during prenatal and early postnatal life on adult fleece and body characters", *Australian J. Agric. Res.*, 12, 176, 1961.
- SCHULTZE, H.O.: "Effects of malnutrition in early life on subsequent growth and reproduction of rats", *J. Nutr.*, 56, 25, 1955.
- SHEEHY, E.J. y SENIOR, B.J.: "Storing cattle at different levels of nutrition", *J. Eire Department of Agriculture*, 39, 245, 1942.
- SIMONE, M., CARROL, F.D., CHICHESTER, C.O. y WHITAKER, J.R.: "Quality factor of beef affected by delayed growth due to protein deficiency", *J. Anim. Sci.*, 20, 353, 1961.

- SMITH, C.A. y HODNETT, G.E.: "Compensatory growth of cattle on the natural grasslands of Northern Rhodesia", *Nature*, 195, 919, 1962.
- STEARNS, G. y MOORE, D.L.R.: "Growth in height and weight and retention of nitrogen, calcium and phosphorus during recovery from severe malnutrition", *Amer. J Diseases Children*, 42, 774, 1931.
- STEENSBERG, V. y ØSTERGAARD, P.S.: Forsøgssplanen og Forsøgsdyrene 216a Ber. fra Forsøgslaboratoriet. Copenhagen. Citado por Wilson y Osbourn, 1960, 1954.
- STUEDEMANN, J.A., GUENTHER, J.J., EWING, S.A., MORRISON, R.D. y ODELL, G.V.: "Effect of nutritional level imposed from birth to eight months of age on subsequent growth and development pattern of full-fed beef calves", *J. Anim. Sc.*, 27, 234, 1968.
- SWANSON, E.W. y HINTON, S.A.: "Effect of seriously restricted growth upon lactation", *J. Dairy Sc.*, 47, 267, 1964. 1
- TAYLER, J.C.: "A relationship between weight of internal fat, 'fill' and the herbage intake of grazing cattle", *Nature*, 184, 2021, 1959.
- TAYLER, J.C., ALDER, F.E. y RUDMAN, J.E.: "Fill and carcass changes of yard-fed and outwintered beef cattle turned on to spring pasture", *Nature*, 179, 1971.
- TULLOCH, N.M.: *Relation of bodyweight to carcass composition in sheep pigs and cattle*. Proceedings Technical Conference on Carcass Composition and Appraisal Meat Animals, Paper N25, CSIRO, Melbourne, 1964.
- VAZ MARTINS, D.: *Efecto de la edad de destete y niveles de alimentación post-destete en el crecimiento de terneros de carne*. Magister Scientiae Tesis. Biblioteca Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Montevideo, 1967.
- VERDE, L.S., GIL, E.A., JOANDET, G.E., TORRES, F. y CAPPELLETTI, C.A.: *Estudio sobre los efectos producidos por diversos niveles de restricción sobre el crecimiento compensatorio en hacienda de carne*. INTA Est. Exp. Reg. Agrop. Balcarce. Informe de Actividades de; Departamento de Prod. Animal, julio 1968-junio 1970. pág. 61, 1971.
- VERDE, L.S., GIL, E.A., JOANDET, G.E., TORRES, F. y FLORES, J.: *Estudio sobre los efectos producidos por diversos niveles de restricción sobre el crecimiento compensatorio en hacienda de carne*. INTA. Est. Exp. Reg. Agrop. Balcarce. Informe de Actividades Dep. Prod. Animal, julio 1970-junio 1971, pág. 117, 1972.
- WALLACE, L.R.: "The growth of lambs before and after birth in relation to the level of nutrition", I, II, y 111. *J. Agric. Sci.*, 38, 93, 38, 243 y 38, 365, 1948.
- WARDROP, I.D.: "The effects of the plane of nutrition in early post-natal life on the subsequent growth and development of cattle", *Australian J. Agric. Res.*, 17, 375.
- WATERS, H.J.: *The capacity of animals to grow under adverse conditions*. Proceedings, Soc. Promotion Agric. Sci., 29, 71.
- WATSON, D.M.S.: "Beef cattle in peace and war", *Empire J. Exp. Agric.*, 11, 191, 1943.
- WESTMACOTT, M.H.: "Rearing dairy heifers on different planes of nutrition. The interim report on 3 experiments", *Exp. Husb.*, 4, 51, 1959.
- WILSON, P.N.: "Growth analysis of the domestic fowl. II. Effect of plane of nutrition on carcass composition", *J. Agric. Sci.*, 44, 67, 1954.
- WILSON, P.N. y OSBOURN, D.F.: "Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds", *Biol. Rev.*, 35, 324, 1960.
- WINCHESTER, C.F. y ELLIS, N.R.: "Delayed growth of beef cattle", *U.S. Department of Agriculture. Tech. Bull.*, 1159, 1.957.
- WINCHESTER, C.F. y HOWE, P.E.: "Relative effects of continuous and interrupted growth on beef steers", *U.S. Department of Agriculture Tech. Bull.*, 1108, 1955.
- WINCHESTER, C.F., DAVIS, R.E. y HINER, R.L.: "Malnutrition of young cattle effect on feed utilization, eventual, body size and meat quality", *U.S. Department of Agric. Tech. Bull.*, 1374, 1967.
- WINCHESTER, C.F., HINER, R.L. y SCARBOROUGH, V.C.: "Some effects on beef cattle of protein and energy restriction", *J. Anim. Sci.*, 16, 426, 1957.
- WINTER, W.H.: *Effect of compensatory growth on meat quality in sheep*. Proceedings of the Australian Soc. Anim. Prod., 8, 283, 1970.
- YEATES, N.T.M.: "Starvation changes and subsequent recovery of adult beef muscle", *Ne J. Agric. Sci.*, 62, 267, 1964.

Volver a: [Exterior, crecimiento y desarrollo](#)