

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL
CURSO DE DOUTORADO

EFEITO DO EXERCÍCIO SOBRE O CRESCIMENTO E
METABOLISMO DE CAPRINOS SUBMETIDOS A DIFERENTES
NÍVEIS DE ALIMENTAÇÃO

Marcella Cândia D'Oliveira

CAMPO GRANDE, MS
2016

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL
CURSO DE DOUTORADO**

**EFEITO DO EXERCÍCIO SOBRE O CRESCIMENTO E
METABOLISMO DE CAPRINOS SUBMETIDOS A
DIFERENTES NÍVEIS DE ALIMENTAÇÃO**

Effect of exercise on growth and metabolism of goats under different levels of
feeding

Marcella Cândia D' Oliveira

Orientador: Prof. Dr. Gumercindo Loriano Franco

Tese apresentada à Universidade
Federal de Mato Grosso do Sul, como
requisito à obtenção do título de
Doutor em Ciência Animal.
Área de concentração: Produção
Animal.

CAMPO GRANDE, MS
2016

Certificado de aprovação

MARCELLA CÂNDIA D'OLIVEIRA

**Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos
submetidos a diferentes níveis de alimentação**


**Effect of exercise on growth and metabolism of goats
under different levels of feeding**

Tese apresentada à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito à obtenção do título de doutora em Ciência Animal.

Área de concentração: Produção Animal.

Aprovado(a) em: 31-08-2016

BANCA EXAMINADORA:



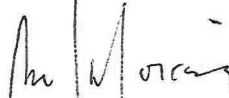
Dr. Gumercindo Loriano Franco
(UFMS) – (Orientador)



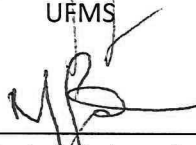
Dr. Iran Borges
UFMG



Dr. Rafael Henrique de Tonissi e Buschinelli de Goes
UFGD



Dra. Maria da Graça Morais
UFMS



Dra. Maria Inês Lenz Souza
UFMS

Dedicatória

**Aos meus pais Ildo D' Oliveira Mariano e Tânia Mara Cândia D' Oliveira pelo amor,
carinho e apoio incondicional em todos os momentos, além do exemplo de vida de
determinação e superação.**

**Às minhas irmãs Tamara Cândia D' Oliveira e Ariany Cândia D' Oliveira pelo
companheirismo e incentivo.**

**Ao meu noivo Alexandre Pereira dos Santos que sempre esteve ao meu lado me
apoiando e incentivando em todos os momentos de dificuldades e alegrias.**

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela proteção e inspiração necessária à elaboração desta tese de doutorado. Em especial ao Prof. Dr. Gumercindo Loriano Franco, meu orientador, pela amizade, entusiasmo e ensinamentos transmitidos ao longo destes 10 anos de convívio, não medindo os esforços necessários ao acompanhamento do projeto.

Ao Dr. Marcel Amstalden, *in memoriam*, pela oportunidade, amizade e ensinamentos transmitidos durante minha estadia na Texas A&M University.

Ao Prof. Dr. Ruy Alberto Caetano Corrêa Filho, pelo auxílio na análise estatística dos artigos, dando consistência aos resultados aqui apresentados.

À Professora Dra. Alda Izabel de Souza, assim como a técnica do Laboratório de Patologia Clínica, Franciela Cristina Pezarico, e a doutoranda do Programa de Pós-graduação em Ciências Veterinárias, Kelly Cristina da Silva Godoy, pela ajuda nas análises bioquímicas.

À Professora Dra. Marina de Nadai Bonin, pelo auxílio nas análises de ultrassonografia de carcaça dos animais.

Ao Prof. Dr. João Alberto Negrão, assim como às técnicas do Laboratório de Fisiologia Animal (LAFA) Giovana Krempel Fonseca Merighe e Sandra Aparecida de Oliveira da FZEA/USP de Pirassununga, e a doutoranda e amiga Gabriela Facholli Bomfim pela ajuda nas análises hormonais e de expressão gênica.

Ao Prof. Dr. Carlos, pelo auxílio na amostragem de material para as análises de expressão gênica.

Aos meus queridos amigos e companheiros de caminhada com os cabritos, Ibrahim Miranda Cortada Neto e Marcelo Vedovatto, pela amizade, risadas, histórias e apoio nos momentos de dificuldade e sem os quais seria impossível a execução deste experimento.

Aos estagiários bolsistas do curso de zootecnia Camila da Silva Pereira, Rafaela Nunes Coelho e Jaqueline Rodrigues Ferreira, pelo empenho e colaboração na coleta dos dados.

Aos médicos veterinários Marcelo Augusto de Araújo e Rodrigo Madruga pelo auxílio nas coletas de sangue e cuidados sanitários com os animais.

Aos colegas de curso e amigos, Jonilson Araújo da Silva, Gabriella Dalla Martha, Anderson Luiz de Lucca Bento, João Artêmio Marin Beltrame, pelas trocas de informações e experiências.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul que permitiu a realização deste curso de doutorado.

À CAPES pela concessão das bolsas de estudos nas modalidades doutorado e doutorado sanduíche, sem a qual não me permitiria a dedicação exclusiva, necessária ao desenvolvimento deste trabalho, além de permitir a aquisição de experiência no exterior.

A todos que, direta ou indiretamente, me apoiaram e por ventura não foram aqui citados.

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.” José de Alencar

Resumo

D'OLIVEIRA, M.C. Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação. 2016. Tese (Doutorado) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, 2016.

Animais criados a pasto dispõem grande parte do dia com a atividade de pastejar, a qual apresenta um gasto extra de energia como consequência do ato de caminhar em busca do alimento e colher a forragem. Esse desgaste físico das caminhadas, aliado à privação alimentar, poderá levar à perda de peso com consequências sobre o crescimento animal, com mudanças na composição corporal, alterações endócrinas, metabólicas e nos mecanismos de compensação. A restrição alimentar é associada com redução nas taxas de crescimento, ganhos de peso, na eficiência alimentar e no peso do trato gastrointestinal e fígado, assim como das concentrações de hormônios da tireoide, insulina, glicose, fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-I) e síntese proteica e lipolítica, enquanto há o aumento na concentração de hormônio do crescimento (GH), ácidos graxos não esterificados (AGNES), proteólise e lipólise. Essas alterações acarretam redução nas exigências de manutenção dos animais sob restrição alimentar, sendo frequentemente associado à redução do gasto energético dos órgãos metabolicamente ativos. Assim, quando esses animais são realimentados, ocorre crescimento acelerado, com taxas acima do normal, caracterizando o ganho compensatório, sendo as concentrações dos hormônios e metabólitos normalizadas em poucas semanas. Seu estudo tem destaque em países de clima tropical devido à sazonalidade na produção forrageira, sendo o crescimento compensatório investigado como uma ferramenta para contornar as perdas observadas neste período. Logo, objetivou-se avaliar o efeito do exercício de $7,5 \pm 0,4$ km sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação, durante 50 dias, e as implicações no período de recuperação do exercício e da restrição alimentar de 35 dias. Foram utilizados 36 cabritos machos inteiros, com aproximadamente 8 meses e peso corporal médio inicial de $21 \pm 0,3$ kg. O experimento foi dividido em duas fases. Na primeira fase os tratamentos foram: EX+REST - animais com exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); S/EX+REST - animais sem exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); EX+AD - animais com exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9); S/EX+AD - animais sem exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9). Na segunda fase (recuperação), todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d, por 35 dias, sem exercício físico. Durante a fase de caminhada o peso corporal, a área de olho de lombo (AOL) e espessura de gordura subcutânea (EGS) não foram afetados pelo exercício de caminhada, porém nos grupos EX+REST e S/EX+REST foi observada redução nestes parâmetros quando comparados aos EX+AD e S/EX+AD. Isto foi acompanhado pela redução na concentração plasmática de T_3 e ureia nos animais pertencentes ao EX+REST e S/EX+REST na fase de caminhada. Já durante a fase de recuperação os animais dos grupos com restrição alimentar permaneceram com peso corporal e AOL inferiores aos observados nos grupos EX+AD e S/EX+AD. Não houve efeito do nível de alimentação ou do exercício sobre a concentração plasmática do GH, assim como na expressão gênica dos receptores de hormônio do crescimento (GHR), fator do crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-IR), e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α) e fator de crescimento semelhante a insulina (IGF-1). Assim, conclui-se que, os animais submetidos à restrição

alimentar ao nível de manutenção acarreta em redução no desempenho dos caprinos, com alteração nos níveis de ureia e T_3 .

Palavras-chave: ganho compensatório; realimentação; restrição alimentar; ruminantes

Abstract

D'OLIVEIRA, M.C. Effect of exercise on growth and metabolism of goats under different nutritional plans. Ano. 2016. Tese (Doutorado) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, 2016.

Grazing animals spend an extended proportion of the day on the act of grazing, which translates as extra energy expenditure as consequence of walking for food and of harvesting forage. Grazing might cause an increase in energy expenditure by the animal. This physical wear out of animals walking for food associated with deprivation of food could lead to weight loss and could also have severe consequences on the growth of the animal with changes in body composition, endocrine and metabolic alterations, as well as changes in compensatory mechanisms. Feed restriction is associated with a decrease in growth rates, lower weight gains, decreased feed efficiency and a reduction of intestinal tract and of liver weights, as well as a decrease in the concentrations of thyroid hormones, insulin, glucose, IGF-I, protein and lipid synthesis, while there is an increase in growth hormone (GH), of non-esterified fatty acids (NEFA), of proteolysis and lipolysis. These changes cause a decrease in the maintenance requirements of animals under feed restriction, being this frequently associated with a decrease of energy expenditure of metabolically active organs. Then, when these animals are back under normal levels of feeding it results in an accelerated growth, with rates that are above standards, which characterizes compensatory growth, with hormone and metabolites concentrations normalized in few weeks. Considering how seasonality of forage production affects countries of tropical climate, the study of compensatory growth is being studied as a tool to overcome some of the losses observed during this period. Thus, the objective of this work was to assess the effect of a 7.5 ± 0.4 km exercise on growth and metabolism of goats under different feeding levels during 50 days and the implications during the recovery period of exercise and of a 35-days feed restriction. Thirty six male goats with approximately 8 months of age and initial body weight of 21 ± 0.3 kg were used. The experiment was split in two phases. On the first phase, the treatments were EX+REST – animals in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); S/EX+REST - animals not in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); EX+AD - animals in exercise and fed with prospect of weight gain (n=9); S/EX+AD - animals not in exercise and prospect of weight gain (n=9). At the second phase, all the animals were fed to meet their requirement for gain of 150g/d during 35 days, without exercise. During the walk phase, body weight, LEA and SFT were not affected by exercise, however in the groups EX+REST and S/EX+REST a decrease in these parameters was observed when compared to EX+AD and S/EX+AD groups. This was followed by a decrease in the plasmatic concentration of T_3 and urea for the animals on EX+REST and S/EX+REST during the walk phase. As for the recovery phase the animals in the feed restriction groups preserved a lower body weight and LEA than the observed in EX+AD and S/EX+AD groups. No effect of feeding level or exercise on the plasma concentration of GH were observed, as well as in gene expression of growth hormone receptor (GHR), receptor of growth hormone insulin-like type 1 (IGF-IR), activated receptors peroxisome proliferator-alpha (PPAR α) and hormone insulin-like growth type 1 (IGF-1). Therefore, it can be concluded that animals under feeding restriction at the maintenance level have reduced performance, with changes in urea and T_3 levels.

Keywords: compensatory growth; feed restriction; refeeding; ruminants

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

INTRODUÇÃO

Figura 1 - Método para mensurar e quantificar a extensão do crescimento compensatório pelo índice de compensação (modificado de Hornick et al., 2000). 5

Figura 2 - Adaptações metabólicas e endócrinas em ruminantes em subnutrição (AA, aminoácidos; AGNES, ácidos graxos não esterificados; AGV, ácidos graxos voláteis; T₃-T₄, hormônios da tireoide; GH, hormônio do crescimento; adaptado de Chilliard et al., 1998). 10

Figura 3 - Adaptações metabólicas e endócrinas em ruminantes em realimentação após período de restrição alimentar (AA, aminoácidos; AGNES, ácidos graxos não esterificados; AGV, ácidos graxos voláteis; T₃-T₄, hormônios da tireoide; GH, hormônio do crescimento). 17

ARTIGO 1

Figura 1 - Esquema experimental. Os caprinos foram aleatoriamente distribuídos nos seguintes tratamentos experimentais: nove animais com exercício de caminhada e alimentados com 90% da exigência de, (EX+REST); nove animais sem exercício de caminhada e alimentados com 90% da exigência de manutenção (S/EX+REST); nove animais com exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (EX+AD); e nove animais sem exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (EX+AD). Por 50 dias, os animais pertencentes aos grupos com exercício de caminhada (EX+REST e EX+AD), percorreram um trajeto de $7,5 \pm 0,4$ km. Após 50 dias deu-se início ao 2º período experimental que constituiu na fase de recuperação, cuja duração foi de 35 dias, na qual todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d. 30

Figura 2 - Efeito do tratamento sobre as concentrações séricas de triiodotironina (T₃) em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia) sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias. Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos. 36

Figura 3 - Efeito do tratamento sobre as concentrações séricas de ureia em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias. Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos. 38

ARTIGO 2

Figura 1- Imagem do gel de agarose com os devidos fragmentos de pares de bases dos genes em estudo. Expressão gênica do Gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase (GAPDH); receptores de hormônio do crescimento (GHR), receptor de hormônio do crescimento semelhante à insulina 1 (IGF-IR); hormônio do crescimento semelhante a insulina (IGF-I) e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α). Pb: par de bases. 53

Figura 2- Efeito do tratamento sobre expressão gênica do (A) receptor de hormônio do crescimento (GHR); (B) receptor de fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-IR); (C) fator de crescimento semelhante a insulina tipo 1 (IGF-I) e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α) nas células sanguíneas brancas de caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada –50d) e posteriormente submetidos a alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia) sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias. Os dados apresentados são as médias dos quadrados mínimos e erros padrão dos tratamentos, sendo a barra sólida alimentação restrita a 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007) e a barra com listras diagonais dieta com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007). 55

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO

Tabela 1 – Energia gasta com atividades de pastejo e caminhada em animais ruminantes a pasto de acordo com o tipo de terreno em que o animal se encontra	8
Tabela 2 – Respostas dos hormônios tireoidianos (T ₃ -T ₄) em animais submetidos à restrição alimentar	11
Tabela 3 – Resposta do IGF-I em animais submetidos à restrição alimentar.	12
Tabela 4 – Efeito da restrição alimentar sobre a circulação de IGFBP e sua expressão gênica no tecido hepático	13
Tabela 5 – Parâmetros bioquímicos utilizados para avaliação do status nutricional de animais ruminantes	15

ARTIGO 1

Tabela 1- Composição química da dieta experimental em g kg ⁻¹ de MS.	31
Tabela 2- Peso corporal dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d, 15d, 30d e 50d) e posteriormente submetidos a alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007) sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 65d e 85d) durante 35 dias	34
Tabela 3- Ganho médio diário dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada, 50d) e posteriormente submetidos à alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação) durante 35 dias.	34
Tabela 4 – AOL e EGS dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias	35
Tabela 5 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão dos parâmetros bioquímicos em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.	37
Tabela 6 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão das concentrações séricas dos parâmetros bioquímicos em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.	37

ARTIGO 2

Tabela 1. Sequência dos oligonucleotídeos iniciadores (<i>primers</i>).	52
Tabela 2 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão das concentrações séricas de hormônio do crescimento (GH) em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente submetidos a alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.	54

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AA	aminoácidos	IGF – I	fator de crescimento semelhante à insulina tipo I
AGNES	ácidos graxos não esterificados	IGFBP-2	Fator de crescimento semelhante à insulina ligação proteína-2
AGV	ácidos graxos voláteis	IGFBP-3	Fator de crescimento semelhante à insulina ligação proteína-3
AIC	critérios de informação de Akaike	IGFBPs	ligado às proteínas ligadoras de IGF
ALS	subunidade ácido-lábil	IGF-IR	receptor de fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1
ALT	alanina aminotransferase	LDL	lipoproteína da baixa densidade
AOL	área de olho de lombo	MO	matéria orgânica
AST	aspartato aminotransferase	MS	matéria seca
ATP	adenosina trifosfato	N	Nitrogênio
BHB	Beta-hidroxibutirato	O ₂	Oxigênio
BIC	critérios de informação de Bayesiano	PB	proteína bruta
CK	creatinina quinase	PC	peso corporal
CO ₂	gás carbônico	PPAR α	receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa
CS	estrutura de matriz simétrica composta	RNA _m	RNA mensageiro
DNA	ácido desoxirribonucleico	RP	restrição proteica
EE	extrato etéreo	S/EX+AD	animais sem exercício e alimentados com expectativa de ganho
EGS	espessura de gordura subcutânea	S/EX+RES	animais sem exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção
EM	energia metabolizável	T	síntese de somatotastina
ER	restrição energética	SRIF	Triiodotironina
EX+ AD	animais com exercício e alimentados com expectativa de ganho	T ₃	T ₃ reverso
EX+ REST	animais com exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção	T _{3r}	
FDA	fibra em detergente ácido	T ₄	Tiroxina
FDN	fibra em detergente neutro	Toeplitz	estrutura de matriz Toeplitz
GAPDH	gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase	TSH	hormônio estimulador da tireoide
GH	hormônio do crescimento	UN	estrutura de matriz não estruturada
GHR	receptores de hormônio do crescimento		
GHRH	hormônio liberador de hormônio do crescimento		
GHRHR	receptor de hormônio liberador de hormônio do crescimento		
GHSR	receptor de secretagogos de GH ou grelina		
GMD	ganho médio diário		
GPS	sistema de posicionamento global		
HDL	lipoproteína de alta densidade		
HR	taxa cardíaca		

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
1 Crescimento e composição corporal de animais.....	1
1.1 Crescimento e composição corporal de animais submetidos à restrição alimentar.....	2
1.2 Ganho compensatório.....	4
1.3 Efeito do exercício físico sobre o crescimento de animais ruminantes.....	6
2 Alterações endócrinas e metabólicas.....	8
2.1 Alterações endócrinas e metabólicas durante a restrição alimentar de animais.....	8
2.2 Alterações endócrinas e metabólicas durante o ganho compensatório de animais.....	16
2.3 Alterações endócrinas e metabólicas durante o exercício físico de animais.....	18
Referências Bibliográficas.....	20
ARTIGO 1 : Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação	26
Resumo.....	26
Introdução.....	28
Materiais e Métodos.....	29
Resultados.....	33
Discussão.....	38
Conclusões.....	42
Literatura citada.....	43
ARTIGO 2 : Efeito do exercício sobre a expressão dos genes GHR, IGF-1R, IGF-1 e PPAR α nas células brancas do sangue de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação.....	47
Resumo.....	47
Introdução.....	49
Materiais e Métodos.....	49
Resultados.....	53
Discussão.....	54
Conclusões.....	56
Literatura citada.....	56

INTRODUÇÃO

1 CRESCIMENTO E COMPOSIÇÃO CORPORAL DE ANIMAIS

Creascimento é definido como a expansão geral e normal de tamanho, como produto do acréscimo de tecidos similares em composição ao tecido ou órgão original (GERRARD & GRANT, 2006). Este crescimento ocorre devido a um ou mais dos seguintes processos celulares: aumento do número de células (hiperplasia), aumento no tamanho das células (hipertrofia) e incorporação de células satélites (crescimento por acréscimo; OWENS et al., 1993; GERRARD & GRANT, 2006).

Durante o período pré-natal, estágios embrionário e fetal, o crescimento ocorre predominantemente pelo processo de hiperplasia. Como exemplo, o tecido muscular, na fase pré-natal, desenvolve-se principalmente através da formação das fibras musculares (miogênese), adipócitos intramusculares (adipogênese) e fibroblastos (fibrogênese; DU et al., 2013). Por outro lado, durante a fase pós-natal, os tecidos especializados perdem sua habilidade de replicar, crescendo apenas por hipertrofia e incorporação de células satélites, com exceção das células intestinais, folículos capilares, precursores de células sanguíneas, epitélio gastrointestinal, órgãos do trato digestivo, ectoderme e tecido adiposo (OWENS et al., 1993).

O crescimento é um processo dinâmico que envolve o resultado dos processos de anabolismo (síntese) e catabolismo (degradação) dos tecidos do animal. Quando o anabolismo excede o catabolismo, o mesmo pode ser positivo, caracterizando o crescimento líquido (OWENS et al., 1993), ou negativo, caracterizando perda de peso e/ou tecido (gorduroso ou tecido livre de gordura) quando há balanço energético negativo, o qual resulta no aumento do catabolismo em relação ao anabolismo (CARBONE et al., 2012). Logo, ambas as taxas de síntese e degradação tecidual são alteradas em função do balanço energético do animal.

Órgãos e tecidos não apresentam a mesma taxa de crescimento para atingir a maturidade simultaneamente. Assim, baseado na taxa de crescimento relativo de vários tecidos, um gradiente geral de formação dos órgãos/músculos foi proposto como sendo da cabeça para a parte posterior do animal e das extremidades ao centro (OWENS et al., 1993). A ordem de desenvolvimento do tecido adiposo ocorre pela deposição de adipócitos nas regiões abdominal, intermuscular, subcutânea e, por fim, intramuscular (PETHICK et al., 2004).

1.1 CRESCIMENTO E COMPOSIÇÃO CORPORAL DE ANIMAIS SUBMETIDOS À RESTRIÇÃO ALIMENTAR

Quando ruminantes são submetidos à restrição alimentar ou jejum em curto prazo a redução de peso corporal (PC) é, principalmente, decorrente de variações do enchimento gástrico do animal (de 4 a 5 kg do PC por kg de redução na ingestão de matéria seca); porém quando o consumo é estabilizado (médio prazo), a variação do PC reflete mudanças na massa de órgãos e tecidos (CHILLIARD et al., 1998).

Para atingir o maior potencial de crescimento do animal é necessário manter as taxas de crescimento com o suprimento compatível dos nutrientes necessários para coordenar os processos bioquímicos de formação dos tecidos. Logo, quando as taxas de crescimento são reduzidas, como consequência de uma limitação nutricional, são observadas redução no ganho de peso (ABOUHEIF et al., 2013; ABOUHEIF et al., 2015), na eficiência alimentar (ABOUHEIF et al., 2013) e no crescimento em dimensões do corpo (peso corporal, comprimento de ulna e tronco, altura de cernelha, altura de garupa, largura da paleta e profundidade do peito; KAMALZADEH et al., 1998), assim como mudanças na prioridade de crescimento, e alguns tecidos passam a crescer menos, como por exemplo, as vísceras e o tecido adiposo (ABOUHEIF et al., 2013; KABBALI et al., 1992; WESTER et al., 1995).

Quanto à digestibilidade dos nutrientes há variação dos resultados, o que parece estar relacionado à intensidade da restrição e condições climáticas, uma vez que há aumento da digestibilidade dos nutrientes (fibra em detergente neutro - FDN e energia) em caprinos submetidos a 20% de restrição alimentar, assim como redução na emissão de metano e diminuição da produção de calor (TOVAR-LUNA et al., 2007). No entanto, em caprinos submetidos à restrição alimentar de 50% da exigência de manutenção, em temperatura ambiente baixa, há redução da digestibilidade dos nutrientes (proteína bruta, FDN, energia digestível, energia metabolizável, matéria orgânica), além de menor gasto energético (ASKAR, 2016).

A utilização dos nutrientes ingeridos é particionada entre vários tecidos e órgãos de acordo com suas taxas metabólicas e importância fisiológica; logo, a ordem de prioridade dos tecidos é dos tecidos esquelético, muscular e, por fim, adiposo (GERRARD & GRANT, 2006). Ao considerar esta ordem, pode-se notar que o tecido adiposo possui baixa prioridade fisiológica, por se tratar de tecido de reserva energética do animal; desta forma, quando há restrição de nutrientes, os tecidos corporais são mobilizados na ordem inversa de sua deposição (adiposo > muscular > ósseo; CHILLIARD et al., 1998). As partes do corpo que maturam mais cedo na vida do animal, como os ossos, são menos afetadas pela restrição

nutricional do que os componentes que maturam tardiamente, como músculo e gordura (KAMALZADEH et al., 1998).

Entre os componentes químicos, até 75 - 80% dos lipídeos são mobilizados e utilizados quando o animal é submetido à restrição alimentar, enquanto o uso da proteína é limitado a 15-20% (CHILLIARD et al., 1998). Ovinos submetidos à restrição alimentar severa, com redução de peso corporal de 25 para 20 kg, tiveram perda de 30% da massa de órgãos viscerais, 75% da gordura interna e apenas 19% de perda de carcaça, e a composição química da perda consistiu em 53% de água, 28% de gordura e 15% de proteína (KABBALI et al., 1992).

A mobilização do tecido adiposo decorrente da restrição nutricional ocorre de acordo com a seguinte ordem: subcutâneo, peri-renal, omental mais mesentérico, intermuscular, intramuscular. A contribuição absoluta dos diferentes tecidos adiposos difere, portanto, de sua prioridade relativa, com o subcutâneo sendo o mais lábil, mas contribuindo menos do que o intermuscular, o qual é quantitativamente a principal reserva de gordura (CHILLIARD et al., 1998).

Uma restrição alimentar severa, que leva à perda de peso, é caracterizado pela alteração na relação síntese: degradação e consequente mobilização de tecidos. Assim, a perda de peso inicial resulta da mobilização de um compartimento proteico muito lábil, o qual corresponde à proteína recentemente depositada, sendo que, a quantia de proteína lábil depositada no corpo não excede 5% do total de proteína corporal e desaparece dentro de alguns dias, quando o animal está em jejum ou alimentado com uma dieta com déficit de proteína (PAQUAY et al., 1972). No entanto, a massa de proteína é conservada quando cordeiros são submetidos à restrição energética, não sendo o mesmo observado quando os mesmos estão sob restrição proteica (DROUILLARD et al., 1991b).

Além da mobilização dos tecidos adiposo e muscular, o peso do trato gastrointestinal e o fígado são principalmente reduzidos em animais submetidos à restrição alimentar (DASHTIZADEH et al., 2008; LI et al., 2015; SAMI et al., 2013). DROUILLARD et al. (1991b) demonstraram que ovinos submetidos à restrição nutricional de proteína ou energia reduzem o peso intestinal e do fígado, assim como o consumo de oxigênio do fígado também é menor quando em restrição de nutrientes. Isto indica que os órgãos internos metabolicamente muito ativos, como o fígado e os intestinos, são mais afetados do que os outros componentes do corpo. A redução da massa do fígado em cordeiros sob restrição nutricional é, principalmente, mais relacionada com a variação na hiperplasia (observada pela redução na concentração de DNA) do que com a hipertrofia (quantificada pela relação entre

proteína e DNA, LI et al., 2015). Como os órgãos esplâncnicos representam 6 - 9% do peso corporal total e contribuem com 40 - 50% do consumo de síntese proteica e oxigênio (CHILLIARD et al., 1998), conseqüentemente há redução em seu tamanho, o que implica em menor gasto energético.

1.2 GANHO COMPENSATÓRIO

Animais em crescimento submetidos ao consumo restrito de nutrientes demonstram em taxa de crescimento subnormal. No entanto, quando estes animais são realimentados, podem apresentar crescimento compensatório. O crescimento compensatório é o processo fisiológico no qual o organismo acelera seu crescimento após um período de desenvolvimento restrito, geralmente resultante da redução do consumo alimentar, na tentativa de alcançar o peso dos animais que nunca foram submetidos à restrição quando os mesmos são realimentados (HORNICK et al., 2000). A realimentação após período de restrição alimentar resulta em maior taxa de crescimento, além de modificar características do músculo (HOCQUETTE, 2010).

A extensão do crescimento compensatório pode ser quantificada pelo “índice de compensação” proposto por WILSON e OSBOURN (1960), o qual é calculado pela razão da diferença entre a variação de peso no final do período de restrição e do período de crescimento compensatório, pela variação do final do período de crescimento compensatório (Figura 1), no qual um valor de 100% indica completa recuperação, porém é muito raro de ser observado (HORNICK et al., 2000).

A magnitude da compensação é afetada por diversos fatores, os quais incluem a intensidade do crescimento restrito prévio (ABOUHEIF et al., 2013 e 2015), tipo de restrição (proteica, energética ou ambas; DROUILLARD et al., 1991a,b), maturidade do animal (ALMEIDA et al., 2011), duração da restrição (DROUILLARD et al., 1991a) e doenças. Por exemplo, em ovinos de 36 kg de peso corporal submetidos à restrição de 40% do consumo dos animais em dieta *ad libitum*, foi observada maior eficiência alimentar e ganho médio diário do que aqueles submetidos à restrição de 25%, porém o mesmo não foi observado em ovinos de 30 kg de peso corporal (ABOUHEIF et al., 2013).

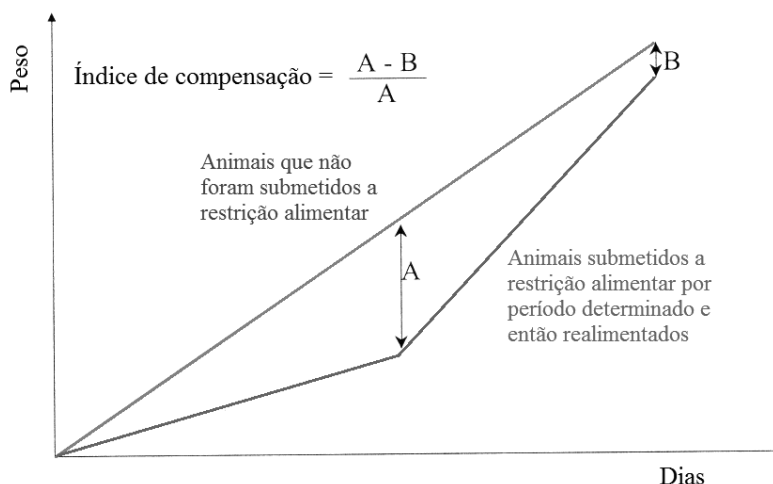


Figura 1. Método para mensurar a extensão do crescimento compensatório pelo índice de compensação (modificado de HORNICK et al., 2000).

Em muitos países de clima tropical nos quais é verificada sazonalidade na produção forrageira, o crescimento compensatório vem sendo estudado como uma possibilidade para contornar as perdas observadas durante a restrição alimentar e maximizar os ganhos nesta fase de crescimento acelerado, quando os animais são realimentados (ABOUHEIF et al., 2013; ALMEIDA et al., 2011), desta forma reduzindo o custo de produção (ASHFIELD et al., 2014). Quando o crescimento é restrito (ganho de 0,6 kg/dia em bovinos) por 125 dias, a taxa de crescimento é maior nos dois primeiros meses de realimentação, atingindo ganhos de 2,5 kg/dia, sendo observado um índice de compensação de 48% em bovinos (KEOGH et al., 2015a). Em ovinos realimentados por 90 dias após restrição nutricional severa de proteína e energia (perda de peso de 16 g/dia) durante 60 dias, observou-se ganhos de 153 g/dia, com índice de compensação de 46% (LI et al., 2015).

Enquanto a restrição alimentar resulta em redução do peso e/ou proporção dos órgãos e/ou tecidos metabolicamente mais ativos, como o fígado e o intestino, a realimentação está associada com a rápida recuperação dos mesmos (DROUILLARD et al., 1991b; KEOGH et al., 2015a; YAMBAYAMBA et al., 1996a). Durante a restrição alimentar o crescimento é restrito, com redução nas exigências de manutenção até próximo da taxa metabólica basal e, conseqüentemente, durante a realimentação estes animais apresentam maior eficiência alimentar (KAMALZADEH et al., 1997).

O crescimento compensatório é o resultado de vários processos fisiológicos adaptativos do metabolismo, envolvendo a homeostase e homeorrese do animal que permitem este alto ganho de peso. Estes podem ser explicados pelos seguintes fatores: redução do tamanho dos órgãos metabolicamente ativos (principalmente fígado e órgãos do trato gastrointestinal), acarretando em diminuição na exigência de manutenção, aumento na

ingestão de alimentos e incremento da digestibilidade da dieta. Assim, os animais, quando realimentados, aumentam lentamente sua taxa metabólica, atingindo alta eficiência alimentar para ganho de peso (GERRARD & GRANT, 2006).

O crescimento compensatório também vem sendo associado com mudanças na composição corporal, porém ainda há muita discrepância na literatura. Durante a realimentação, inicialmente é depositada mais proteína, com uma taxa de crescimento acelerado do *Longissimus dorsi* (KEOGH et al., 2015a); porém, com o aumento do ganho de peso, também há aumento na deposição de gordura (DASHTIZADEH et al., 2008; YAMBAYAMBA et al., 1996a).

Abouheif et al. (2015) observaram maior percentual de tecido magro e menor quantidade de gordura subcutânea em animais submetidos à restrição alimentar e posteriormente realimentados do que nos animais controle. Porém, ainda há controvérsias, uma vez que, Abouheif et al. (2013) não observaram diferença entre o nível de tecido magro entre os grupos que sofreram restrição alimentar e posteriormente foram realimentados como o controle. Isto indica que o mecanismo para a deposição de tecido magro e gorduroso em animais que sofreram restrição alimentar e posteriormente realimentados, ainda não foi completamente esclarecido.

Animais submetidos à restrição alimentar e posterior ganho compensatório apresentam, ainda, menor rendimento de carcaça do que os animais que não foram submetidos à restrição alimentar. Isto pode ser devido à necessidade de energia adicional dos animais que sofreram restrição alimentar para restabelecer os tecidos metabolicamente ativos durante o início da realimentação (KEOGH et al., 2015a). Porém, ainda há controvérsias, uma vez que, Yambayamba et al. (1996a) e Abouheif et al. (2015) não observaram diferença quanto ao rendimento de carcaça.

1.3 EFEITO DO EXERCÍCIO FÍSICO SOBRE O CRESCIMENTO DE ANIMAIS RUMINANTES

Animais criados a pasto dispendem grande parte do dia com a atividade de pastejar, a qual apresenta um gasto extra de energia como consequência do ato de caminhar em busca do alimento e de colher a forragem. Diariamente, bovinos a pasto gastam de seis (CAMPANA et al., 2015) a quase 10 horas por dia (VALENTE et al., 2013) pastejando e podem caminhar entre 1,7 e 12,6 km (como revisado por KILGOUR, 2012). Essa variação entre o tempo de pastejo e a distância percorrida pelos animais ocorre devido, principalmente, à altura do

dossel (CAMPANA et al., 2015) e qualidade nutricional da forragem (CAMPANA et al., 2015; SELEMANI et al., 2013), oferta de massa de forragem (MANZANO et al., 2007) e o uso de suplementação alimentar (VALENTE et al., 2013).

O trabalho muscular em pé, principalmente, relacionado à alimentação, representa cerca de 40% do gasto energético diário de uma ovelha em manutenção, pastejando um pasto de baixa qualidade sem desnível, e com água potável disponível, e apenas 10% no ovino confinado (MCCGRAHAM, 1964). Segundo Di Marco & Aello (2001), o custo de manutenção de animais em pastejo pode ser de 8,0 a 30,0% maior que o de animais em confinamento, e essa variação depende, fundamentalmente, das características da pastagem. Além disso, estes autores observaram que a ingestão de forragem, em alta taxa de apreensão, é a variável de maior influência no custo diário de manutenção dos animais em pastejo, enquanto a ingestão de forragem em taxa moderada de apreensão e o caminhar têm efeito menor no custo.

O gasto de energia proveniente do exercício físico da caminhada varia de acordo com o tipo de terreno em que o animal se encontra. De acordo com Ribeiro et al. (1977), o custo energético da locomoção horizontal é de 2 J/kg/m a uma velocidade de 40 a 85 m/min, independente do peso corporal e plano nutricional, enquanto em locomoção vertical é cerca de 26 J/kg/m de deslocamento vertical. Di Marco & Aello (1998) constataram que bovinos submetidos à caminhada a uma velocidade constante exigem aproximadamente 9 e 16 kcal/100 kg PC para caminharem 1 km, em terreno plano e em declive, respectivamente.

Na literatura é possível observar variação nas estimativas de gasto energético com a atividade de locomoção e pastejo (Tabela 1). No entanto, as condições experimentais nas quais foram mensurados os gastos energéticos com locomoção e pastejo, como tamanho de piquete, estado reprodutivo dos animais e energia metabolizável (EM) do pasto são os responsáveis pela variação de distância percorrida e, conseqüentemente, a energia gasta com esta atividade, além da produção de calor como um todo (BROSH et al., 2010).

Da mesma forma que há o aumento da exigência energética do animal, o exercício físico (caminhada) possui efeitos sobre a concentração muscular de glicogênio. Um regime de exercício de cinco ciclos de 15 minutos de exercício, com 15 minutos de descanso entre os intervalos, a uma velocidade de trote de 9 km/h, leva a depleção de 50% do glicogênio muscular. Com a continuidade deste regime de exercício, a repleção no músculo demonstrou uma relação linear positiva com o consumo de energia metabolizável (GARDNER et al., 2001), o que ajuda a explicar o aumento da exigência energética do animal.

Tabela 1. Energia gasta com atividades de pastejo e caminhada em animais ruminantes a pasto, de acordo com o tipo de terreno em que o animal se encontra

Espécie animal	Metodologia	Custo energético	Referência
Pastejo			
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e mensuração do gasto energético por meio da taxa cardíaca (HR)	89,05 a 93,45 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Aharoni et al., 2009
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e HR	94 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Brosh et al., 2010
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e HR	91 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Brosh et al., 2006
Caminhada (ociosa)			
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e HR	77,78 a 86,38 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Aharoni et al., 2009
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e HR	84,5 a 92,4 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Brosh et al., 2010
Bovinos	Animais a pasto com o uso de GPS e HR	52,8 a 73,9 kJ/kg de PC ^{0,75} .d ⁻¹	Brosh et al., 2006
Caprinos	Animais em esteira, mensuração do gasto energético por consumo de O ₂ e produção de CO ₂ (Tratamentos: diferentes angulações da esteira)	1,91 a 6,44 J/kg PC por m	Lachica et al., 1997

O aumento da exigência energética de animais submetidos ao exercício físico de caminhada está associado, também, à redução no peso corporal e ganho médio diário (SEJIAN et al., 2012 e 2013). Ainda, associado com o estresse de caminhada, ovinos submetidos a tal condição, apresentaram menor ingestão de alimento do que aqueles do grupo controle, os quais não sofreram estresse de caminhada (SEJIAN et al., 2012). Em garrotes submetidos ao transporte a pé por comitiva observou-se perda de peso durante o período de caminhada. Entretanto, após o término dessa caminhada, o ganho de peso permaneceu baixo, indicando que o exercício pode comprometer a recuperação destes animais (D' OLIVEIRA et al., 2014).

2. ALTERAÇÕES ENDÓCRINAS E METABÓLICAS

2.1 ALTERAÇÕES ENDÓCRINAS E METABÓLICAS DURANTE A RESTRIÇÃO ALIMENTAR DE ANIMAIS

Alterações endócrinas e metabólicas são responsáveis por regular a partição de nutrientes. Entre os hormônios e fatores de crescimento envolvidos nesse processo, a insulina e seu antagonista glucagon, hormônios do eixo somatotrófico, hormônio do crescimento (GH), fator-I de crescimento semelhante à insulina (IGF – I), assim como os hormônios tireoidianos, são considerados os principais determinantes das taxas metabólicas básicas, deposição de nutrientes, ou secreção hormonal (BELLMANN et al., 2004).

No transcorrer da restrição alimentar o metabolismo basal é reduzido, principalmente por uma diminuição no volume e atividade das vísceras (YAMBAYAMBA et al., 1996a), além de desencadear como resposta a redução das concentrações de triiodotironina (T_3), tiroxina (T_4), insulina, glicose e IGF-I, enquanto o GH e a concentração de ácidos graxos não esterificados (AGNES) aumentam (YAMBAYAMBA et al., 1996b). Logo, ambos os metabolismos energético e proteico são sensíveis às condições nutricionais restritas (Figura 2, CHILLIARD et al., 1998).

Os hormônios tireoidianos são secretados em resposta à ação do hormônio estimulador da tireoide (TSH), o qual atua em seus receptores na tireoide para estimular a síntese e liberação do T_3 e T_4 (FLIER et al., 2000). O T_4 , por ação da enzima 5'-desiodinase no tecido alvo, converte-se para sua forma biologicamente ativa T_3 e para a forma inativa de T_3 reverso (T_{3r}) pela enzima 5-desiosinase (revisado por TODINI, 2007). Em animais submetidos à restrição alimentar há redução das concentrações séricas dos hormônios tireoidianos (Tabela 2). Porém, em caprinos, não foi observada diferença na taxa da atividade das deiodinases na pele ou no sangue quando os animais foram submetidos à restrição alimentar de 80% da exigência de manutenção (RHIND et al., 2006).

A redução dos hormônios tireoidianos pode ser responsável pela diminuição dos gastos energéticos por meio da diminuição da produção de calor, e conseqüentemente, a exigência de manutenção (YAMBAYAMBA et al., 1996b). Os hormônios tireoidianos são responsáveis por modular o consumo de oxigênio, a taxa metabólica basal, o metabolismo de carboidratos, lipídeos e proteínas, além do controle da termogênese e peso corporal (revisado por MULLUR et al., 2014).

Ao contrário dos hormônios tireoidianos, animais submetidos à restrição alimentar apresentam aumento na concentração plasmática de GH (ELLENBERGER et al., 1989; WERTZ-LUTZ et al., 2008). Isso resulta de dois processos. O primeiro, o baixo influxo de nutrientes reduz a síntese de somatotastina (SRIF) e aumenta a liberação de hormônio liberador de hormônio do crescimento (GHRH) no hipotálamo, conseqüentemente há o aumento da síntese e liberação de GH (HENRY et al., 2001). O segundo, animais em restrição

alimentar severa apresentam elevação na expressão dos genes: receptor de secretagogos de GH (GHSR ou grelina), receptor de hormônio liberador de hormônio do crescimento (GHRHR) e GH na hipófise (YANG et al., 2014). O GHRH e GHS (grelina) são substâncias liberadoras de GH, enquanto a SRIF, IGF-I, leptina e glicocorticoides são substâncias inibidoras do GH (KATOH et al., 2007).

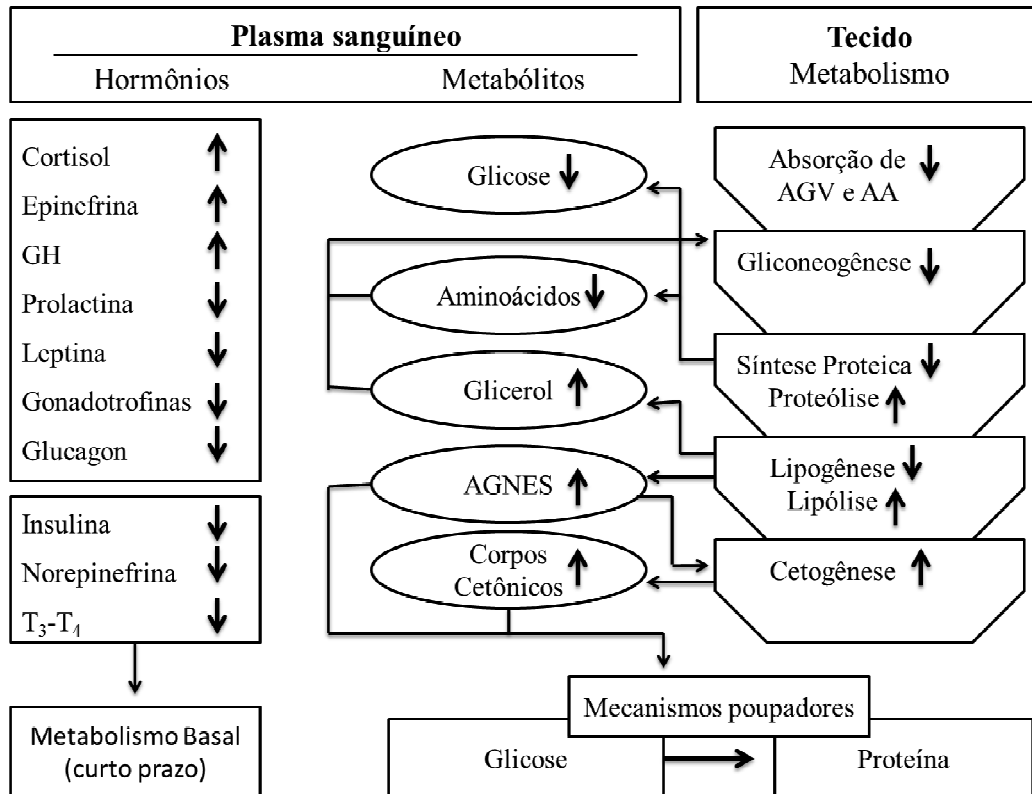


Figura 2. Adaptações metabólicas e endócrinas em ruminantes em subnutrição (AA, aminoácidos; AGNES, ácidos graxos não esterificados; AGV, ácidos graxos voláteis; T₃-T₄, hormônios da tireoide; GH, hormônio do crescimento; adaptado de CHILLIARD et al., 1998).

O IGF-I é sintetizado e liberado, principalmente, pelo fígado, e é estimulado pelo GH, assim como por aminoácidos (KATOH et al., 2007). É sintetizado de forma autócrina e/ou parácrina por outras células, como as dos tecidos muscular e adiposo (MCGUIRE et al., 1992). Animais em restrição alimentar ou privados de alimentação apresentam redução sanguínea de IGF-I (Tabela 3). Isso é causado não apenas pela redução na produção de IGF-I no fígado, mas também, devido ao aumento da degradação e redução da retenção do IGF-I no sangue. Isto é consequência da redução na concentração sérica e expressão dos RNAm para proteínas de ligação do IGF-3 (IGFBP-3) e subunidade ácido-lábil (ALS) no fígado (WU et al., 2008).

Tabela 2 – Respostas dos hormônios tireoidianos (T_3 e T_4) em animais submetidos à restrição alimentar

Espécie	Restrição alimentar	Resposta da restrição alimentar na concentração de T_3 e T_4 quando comparado ao grupo controle	Resposta da realimentação na concentração de T_3 e T_4 quando comparado ao grupo controle	Referência
Bovinos	Restrição em nível manutenção por 60 dias (G2 e G3), ou restrição alimentar para GMD de 0,5 kg/d (G4) ou 0 kg/d (G5) durante 4 meses, seguidos por realimentação <i>ad libitum</i> até o abate	Redução da concentração de T_3 (G2, G3 e G5), porém o T_4 é semelhante ao grupo controle.	T_3 e T_4 semelhante ao grupo controle	Cabaraux et al., 2003
Bovinos	Restrição proteica e energética para redução do GMD em 60% do grupo controle (641 g/dia) por 83 dias, seguido por realimentação <i>ad libitum</i> por 4 meses	Redução da concentração de T_3 (após 83 dias de restrição) e T_4 (após 56 dias de restrição)	T_3 e T_4 semelhante ao grupo controle após 14 dias de realimentação	Cassar-Malek et al., 2001;
Caprinos	Restrição alimentar de 20 ou 40% do consumo do grupo controle por 27 semanas	Redução da concentração de T_3 , porém não houve alteração no T_4	-	Gómez-Pastén et al., 1999
Bovinos	Restrição alimentar (GMD de 0,6 kg/d) por 125 dias, seguido de 55 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução da concentração de T_3 e T_4 (após 25 dias de restrição)	T_3 e T_4 semelhante ao grupo controle	Keogh et al., 2015b
Caprinos	Restrição alimentar para redução de 15-20% do peso corporal inicial por 22 dias	Redução da concentração de T_3	-	Lérias et al., 2015
Ovinos	Restrição energética (ER) e restrição proteica (RP) por 49 dias, seguido de 14 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução da concentração de T_3 (70% do grupo controle) e T_4 (65% do grupo controle) independente do tipo de restrição alimentar (ER e RP)	T_3 semelhante ao grupo controle, porém o T_4 permaneceu menor do que o grupo controle	Wester et al., 1995
Bovinos	Restrição alimentar em nível de manutenção por 95 dias, seguido de 100 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução da concentração de T_3 e T_4 (após 48 dias de restrição)	T_3 e T_4 semelhante ao grupo controle após 31 dias de realimentação	Yambayamba et al., 1996b

Tabela 3 – Resposta do IGF-I em animais submetidos à restrição alimentar.

Espécie	Situação experimental	Resposta da restrição alimentar na concentração de IGF-I quando comparado ao grupo controle	Resposta da realimentação na concentração de IGF-I quando comparado ao grupo controle	Referência
Bovinos	Restrição em nível manutenção por 60 dias (G2 e G3), ou restrição alimentar para GMD de 0,5 kg/d (G4) ou 0 kg/d (G5) durante 4 meses, seguidos por realimentação <i>ad libitum</i> até o abate	Redução do IGF-I apenas nos grupos G4 e G5	IGF-I semelhante ao grupo controle (exceção do G3, o qual se manteve menor que o grupo controle)	Cabaraux et al, 2003
Bovinos	Restrição de 50% do consumo por 6 meses, seguidos por realimentação <i>ad libitum</i> até 510 kg	Redução do IGF-I	IGF-I maiores do que o grupo controle	Ellenberger et al., 1989
Bovinos	Restrição alimentar (GMD de 0,6 kg/d) por 125 dias, seguido de 55 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução do IGF-I	IGF-I semelhante ao grupo controle	Keogh et al., 2015b
Caprinos	Restrição alimentar para redução de 15-20% do peso corporal inicial por 22 dias	Redução da concentração de IGF-I	-	Lérias et al., 2015
Ovinos	Restrição energética (ER) e restrição proteica (RP) por 49 dias, seguido de 14 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução da concentração de IGF-I para RP e ER	IGF-I semelhante ao controle após 6 dias de realimentação e superior ao controle após 14 dias de realimentação	Wester et al., 1995
Bovinos	Restrição alimentar em nível de manutenção por 95 dias, seguido de 100 dias de dieta <i>ad libitum</i>	Redução da concentração de IGF-I (após 20 dias de restrição)	IGF-I semelhante ao grupo controle após 10 dias de realimentação	Yambayamba et al., 1996b

Logo, a redução na concentração de hormônios anabólicos como o IGF-I parece ser uma resposta adaptativa durante a restrição alimentar, como parte do mecanismo de partição

dos nutrientes, para garantir que o crescimento celular (como tecidos muscular e adiposo) seja minimizado para que, então, os nutrientes limitados sejam direcionados para funções celulares essenciais, incluindo manutenção de tecido, reparação e cérebro (KEOGH et al., 2015c; WU et al.; 2008).

No sangue, o IGF-I encontra-se principalmente ligado às proteínas ligadoras, conhecidas pela sigla IGFbps, as quais possuem a função de retardar a degradação do IGF-I sanguíneo aumentando a sua meia-vida (MCGUIRE et al., 1992). Assim como o IGF-I, as IGFbps são influenciadas pela restrição alimentar (Tabela 4). As IGFBP-3, durante uma alimentação normal, ligam-se à maioria do IGF-I circulante e decrescem durante a restrição alimentar (RENAVILLE et al., 2000). Em contraste, a concentração de IGFBP-2, uma proteína de baixo peso molecular, aumenta durante a restrição alimentar. Esta proteína ligadora é capaz de sair dos capilares e deixar o IGF-I interagir com tecidos-alvo, talvez para reduzir o catabolismo excessivo (HORNICK et al., 2000).

Tabela 4 – Efeito da restrição alimentar sobre a circulação de IGFBP e sua expressão gênica no tecido hepático

Espécie	Restrição alimentar	Resposta da restrição alimentar na concentração de IGFbps quando comparado ao grupo controle	Referência
Bovinos	Restrição de 30% do requerimento de manutenção durante 112 dias	IGFBP-2 e IGFBP-3 séricas semelhantes ao grupo controle	Fiems et al., 2013
Bovinos	Restrição alimentar para obter GMD de 0,5kg/d ou 0 kg/d durante 114 dias	Aumento da IGFBP-2 e redução da IGFBP-3 séricas	Renaville et al., 2000
Bovinos	Privação da alimentação por 60 h	Redução de IGFBP-3 sérica; redução da expressão gênica de IGFBP-3 hepática	Wu et al., 2008

Assim como o IGF-I e os hormônios tireoidianos, a concentração sérica de insulina é reduzida durante a restrição alimentar (HORNICK et al., 1998; KEOGH et al., 2015b; YAMBAYAMBA et al., 1996b). Com o menor influxo de nutrientes, e conseqüentemente menor concentração de glicose em animais submetidos à restrição alimentar, a menor concentração de insulina leva à redução do efeito anabólico da mesma no músculo esquelético, além de aumentar a lipólise e reduzir a lipogênese (KEOGH et al., 2015b).

O status nutricional dos animais também pode ser avaliado por meio da determinação de alguns metabólitos sanguíneos, os quais são associados ao metabolismo proteico e energético (Tabela 5, PEIXOTO & OSÓRIO, 2007).

O metabolismo dos compostos nitrogenados é amplamente influenciado pelo balanço energético do animal. Entre os preditores do status do metabolismo proteico estão proteína total, albumina, ureia e creatinina plasmáticas.

Os níveis plasmáticos de albumina podem detectar e quantificar a subnutrição proteica em longo prazo (CALDEIRA et al., 2007). Logo, animais submetidos ao crescimento restrito apresentaram maior concentração sérica de albumina (KEOGH et al., 2015b), enquanto que em animais submetidos à restrição alimentar de 20 e 40% da exigência de manutenção foi observada redução na concentração sérica de albumina (BEZERRA et al., 2013). Ainda, quando há restrição de proteína na dieta, ocorre a redução lenta e gradual na concentração plasmática de albumina, em decorrência da menor concentração de aminoácidos, os quais não são suficientes para suprir as células do fígado para sua síntese (SAHOO et al., 2009).

O consumo de proteína na dieta altera de forma imediata a concentração de ureia plasmática, refletindo as mudanças em curto prazo no metabolismo proteico (PAYNE, 1987 citado por SAHOO et al., 2009). Ainda, a concentração de nitrogênio ureico no sangue (BUN) está relacionada com o catabolismo/anabolismo de aminoácidos, o qual por sua vez é influenciado pela restrição alimentar e ingestão de proteína da dieta (ELLENBERGER et al., 1989). Quando há restrição alimentar é observada redução nas concentrações de ureia plasmática (HORNICK et al., 1998; KEOGH et al., 2015b, LÉRIAS et al., 2015), e esta resposta tem sido apontada como consequência do menor aporte de nitrogênio da dieta (LÉRIAS et al., 2015).

Creatina e creatinina quinase (CK) participam do metabolismo energético, principalmente do músculo, sendo a CK responsável por catalisar a reação reversível de troca do fosfato da fosfocreatina e liberação de creatina e ATP (KANEKO et al., 2008). Desta forma, a CK é utilizada para detectar injúrias ou catabolismo muscular (KANEKO et al., 2008). Em animais submetidos à restrição alimentar em que é observado catabolismo proteico, com consequente redução de massa corporal, há aumento na concentração plasmática de creatinina (KEOGH et al., 2015a,b).

Tabela 5 – Parâmetros bioquímicos utilizados para avaliação do status nutricional de animais ruminantes

Parâmetro bioquímico	Indicador	Restrição alimentar/ crescimento restrito	Crescimento compensatório
Proteína total ¹	Status proteico ¹	Redução plasmática quando em deficiência proteica ¹	
Albumina ¹	Status proteico do animal em longo prazo ¹	Aumento da albumina quando em crescimento restrito ² ou redução plasmática quando em deficiência proteica ⁵ ou restrição alimentar ⁶	Semelhante ao grupo controle ²
Ureia ¹	Status proteico animal em curto prazo ¹	Redução da ureia quando em crescimento restrito ² ou restrição alimentar ⁵	Semelhante ao grupo controle ⁵
Creatinina ^{2,7}	Metabolismo proteico ²	Aumento da creatinina quando em crescimento restrito ^{2,7}	Semelhante ao grupo controle ²
Glicose ¹	Status energético ¹	Reduz glicose quando em crescimento restrito ^{2,5}	Semelhante ao grupo controle ^{2,5}
Beta-hidroxibutirato (BHB) ¹	Status energético ¹	Aumento do BHB quando em crescimento restrito ²	Semelhante ao grupo controle ²
Ácidos graxos não esterificados (AGNES) ¹	Status energético ¹	Aumento AGNES quando em restrição alimentar ^{3,4} ou crescimento restrito ²	Semelhante ao grupo controle ^{2,4}
Triglicerídeos ²	Status energético ²	Reduz triglicerídeos em crescimento restrito ²	Inferior ao grupo controle nas primeiras semanas ²

¹ PEIXOTO & OSÓRIO, 2007; ² KEOGH et al., 2015b, ³ HERSOM et al., 2004, ⁴ HORNICK et al. 1998; ⁵ SAHOO et al., 2009; ⁶ BEZERRA et al., 2013, ⁷ LÉRIAS et al., 2015

Animais submetidos à restrição alimentar apresentam déficit energético, com menor relação insulina:GH, o que resulta em aumento na mobilização das reservas energéticas do animal (HORNICK et al., 1998). Conseqüentemente, há redução dos níveis de triglicerídeos nos primeiros 25 dias, seguido por elevação dos níveis de BHB e AGNES (KEOGH et al., 2015b). Como consequência da menor concentração plasmática de glicose e insulina quando o animal encontra-se em balanço energético negativo, há aumento nas concentrações séricas dos produtos da lipólise dos triglicerídeos no tecido adiposo (AGNES e glicerol; HERDT, 2000).

2.2 ALTERAÇÕES ENDÓCRINAS E METABÓLICAS DURANTE O GANHO COMPENSATÓRIO DE ANIMAIS

Quando os animais são realimentados após período de restrição alimentar, ocorre taxa de crescimento acelerado, sendo caracterizado pela maior deposição de tecido magro (ABOUHEIF et al., 2015) e tecido adiposo com o aumento do peso corporal (DASHTIZADEH et al., 2008). Este crescimento acelerado é modulado pelo *turnover* de proteína muscular, o qual, por sua vez, é resultado do aumento na síntese em relação à degradação (VAN EENAEME et al., 1998).

Durante período de restrição alimentar há redução na ingestão e excreção de N (urina e fezes) e balanço de N (BEZERRA et al., 2013; ASKAR, 2016). No entanto, quando os animais são realimentados com dieta *ad libitum* há aumento da ingestão, além da retenção de N como consequência da melhora na digestibilidade e na eficiência de metabolização do N (VAN EENAEME et al., 1998). Logo, os níveis plasmáticos de ureia (YAMBAYAMBA et al., 1996b; KEOGH et al., 2015b; BEZERRA et al., 2013) e creatinina (KEOGH et al., 2015b) durante a realimentação são normalizados e similares ao grupo controle nos primeiros dias.

No entanto, as mudanças observadas no perfil hormonal e metabólitos, dos animais submetidos à restrição alimentar e posteriormente realimentados com dieta *ad libitum* (Tabelas 2, 3, 5 e Figura 3), são normalizadas em poucos dias e apresentam concentrações semelhantes ao grupo controle.

As vantagens do ganho compensatório são associadas aos primeiros dias, como resultado das respostas fisiológicas do eixo GH-IGF-I-insulina, assim como da menor exigência de manutenção decorrente da menor taxa metabólica em animais que sofreram restrição alimentar (YAMBAYAMBA et al., 1996b).

No início do ganho compensatório, o baixo peso e gordura corporal podem ser associados com baixos níveis de insulina (HORNICK et al., 2000). No entanto, as concentrações plasmáticas de glicose e insulina respondem positivamente ao incremento na ingestão de energia quando os animais são realimentados após restrição alimentar ou crescimento restrito (CABARAUX et al., 2003; CALDEIRA et al., 2007; KEOGH et al., 2015b). Este aumento na circulação de insulina durante os primeiros dias da realimentação pode funcionar como sinal para o início do processo de anabolismo (BLUM et al., 1985).

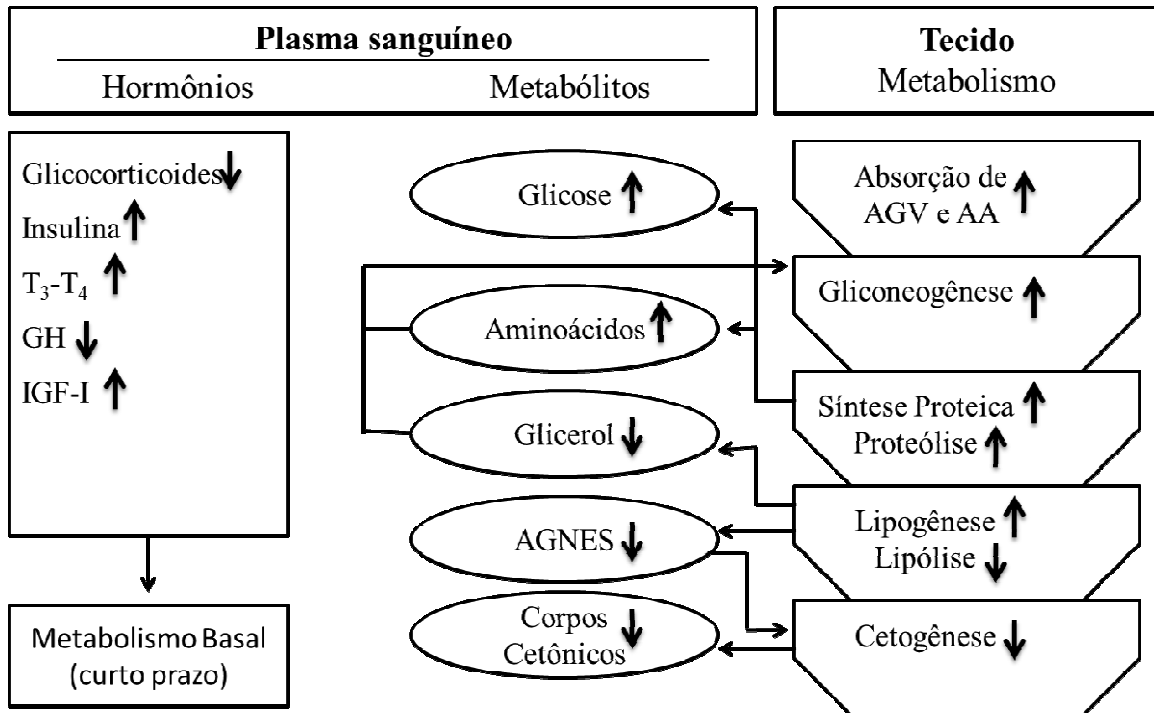


Figura 3. Adaptações metabólicas e endócrinas em ruminantes em realimentação após período de restrição alimentar (AA, aminoácidos; AGNES, ácidos graxos não esterificados; AGV, ácidos graxos voláteis; T₃-T₄, hormônios da tireoide; GH, hormônio do crescimento).

O GH, durante o ganho compensatório, comporta-se inversamente ao nível de insulina, e em poucos dias há redução em seus níveis plasmáticos (BLUM et al., 1985). Porém, durante os primeiros dias da realimentação, os níveis plasmáticos de GH mantêm-se elevados quando comparado aos dos animais controles (YAMBAMYAMBA et al., 1996b). Isto pode contribuir para o estado anabólico do metabolismo observado em animais em ganho compensatório. O GH é capaz de elevar as concentrações plasmáticas de insulina por meio de ambos os mecanismos: a estimulação da liberação de insulina e expressão gênica nas ilhotas pancreáticas, quando o animal apresenta balanço energético positivo (FENG et al., 2009). Durante a restrição alimentar severa há aumento na expressão de GH na hipófise, a qual é mantida no período de realimentação, indicando um potencial ganho compensatório (YANG et al., 2014).

As concentrações plasmáticas de IGF-I aumentam durante o ganho compensatório, atingindo níveis similares aos observados nos animais que não sofreram restrição alimentar (ELLENHERGER et al., 1989; KEOGH et al., 2015b; YAMBAYAMBA et al., 1996b). O aumento da sensibilidade à ação de crescimento e proliferação do IGF-I nos tecidos-alvo durante a realimentação, associado a maior concentração de IGF-I, potencialmente, explicam a maior taxa de crescimento observada no crescimento compensatório (KEOGH et al.,

2015b). Entretanto, ainda não está bem definido o papel do IGF-I no crescimento compensatório, uma vez que não há aumento na expressão gênica de IGF-I em resposta ao desafio de GHRH (KEOGH et al., 2015c).

Nas primeiras semanas do período de realimentação, os níveis plasmáticos dos hormônios tireoidianos retornam aos níveis similares àqueles observados nos animais que não foram submetidos à restrição alimentar (KEOGH et al., 2015b; YAMBAYAMBA et al., 1996b). Logo, a menor concentração plasmática de T_3 e T_4 em animais sob restrição alimentar, é mantida durante os primeiros dias da realimentação, conseqüentemente as menores taxas metabólicas persistem durante o início do crescimento compensatório (KEOGH et al., 2015b).

2.3 ALTERAÇÕES ENDÓCRINAS E METABÓLICAS DURANTE O EXERCÍCIO FÍSICO DE ANIMAIS

Do ponto de vista do bem-estar animal e qualidade da carne, o transporte em longas distâncias, nos quais os animais permanecem em pé por prolongado período de tempo, acarreta em prejuízos ao seu desempenho (revisão de SCHWARTZKOPF-GENSWEIN et al., 2012). Porém, ainda há muita controvérsia quando ao grau de fadiga que estes animais se encontram, tempo máximo de jornada a ser percorrido e qual o tempo necessário para a recuperação após a jornada (COCKRAM et al., 2012). Segundo estes autores, o exercício de baixa intensidade em esteiras tem sido utilizado como ferramenta em estudos para determinar estes fatores nos animais.

Animais submetidos ao estresse de caminhada apresentam incremento no gasto energético decorrente desta atividade física, o qual está associado às alterações endócrinas e metabólicas. A redução nos níveis plasmáticos de insulina, e elevação das catecolaminas, GH, glucagon e cortisol são os responsáveis pela liberação dos estoques de energia do corpo em humanos em exercício (BERGMAN, 2013).

Em estudo com ovinos submetidos à caminhada de 14 km/dia foram observadas redução nos níveis plasmáticos dos hormônios da tireoide e aumento nos níveis de cortisol (SEJIAN et al., 2012). O mesmo foi observado em animais submetidos a estresse múltiplo (térmico, nutricional e físico; SEJIAN et al., 2013). Já em bovinos de comitiva, submetidos à caminhada de 700 km em 60 dias, não ocorreu aumento nos níveis de cortisol, porém houve aumento nos níveis de T_4 , sendo que após o término da caminhada e início da realimentação,

houve o aumento nos níveis de T_4 e IGF-I, podendo estes serem os responsáveis pelos processos anabólicos do ganho de peso neste período (D'OLIVEIRA et al., 2014).

Assim como ocorre na restrição alimentar, os parâmetros bioquímicos podem ser utilizados como indicativos das mudanças metabólicas que ocorrem no organismo quando o mesmo é submetido ao exercício físico. O exercício ocasiona o aumento na concentração plasmática de aspartato aminotransferase (AST), alanina aminotransferase (ALT) e creatina kinase (CK) em equinos, sendo estas alterações associadas com injúrias à célula muscular (GUNDASHEVA, 2016). Em ovinos submetidos ao estresse de caminhada também ocorreu elevação na concentração plasmática de AST e ALT (SEJIAN et al., 2012).

A concentração de glicose plasmática é mantida durante o exercício pela mobilização do glicogênio do fígado, liberação dos ácidos graxos do tecido adiposo, aumento da gliconeogênese e redução da utilização de glicose pelas células (BERGMAN, 2013). Ainda, a utilização da glicose por ovinos em exercício físico é mais rápida do que naqueles sem exercício e com restrição alimentar (YUWONO et al., 2003). De acordo com estes autores, o exercício ultrapassa o estresse nutricional por meio da ativação da depuração da glicose através de rotas independentes da ação da insulina.

Nesse contexto, a presente pesquisa pretende responder as perguntas: qual a relação entre o exercício físico de caminhada e os diferentes níveis nutricionais? Como se dá a mobilização de tecidos como consequência do regime alimentar e do exercício? Quais as mudanças endócrinas, metabólicas e bioquímicas que são observadas ao longo do exercício? Como se dá a recuperação do animal após longo período de exercício?

Assim, foi realizado o projeto intitulado “Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação”, com o apoio da Fundect – MS (Edital Nº 10/2011 UNIVERSAL). O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação durante 50 dias, quantificando as alterações do peso vivo, da composição corporal, dos parâmetros bioquímicos, da expressão gênica do GHR, IGF-1R, IGF-1 e PPAR α , a concentração de hormônios triiodotironina (T_3) e hormônio do crescimento (GH), bem como suas inter-relações, e as implicações no período de recuperação do exercício de 35 dias. Os resultados obtidos neste projeto foram abordados em dois artigos denominados: “Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação” e “Efeito do exercício sobre a expressão dos genes GHR, IGF-1R, IGF-1 e PPAR α nas células brancas do sangue de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação”, redigido de acordo com as normas editoriais do periódico *Livestock Science*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABOUHEIF, M. ; AL-OWAIMER, A. ; KRAIDEES, M. ; METWALLY, H. ; SHAFEY, T. Effect of restricted feeding and realimentation on feed performance and carcass characteristics of growing lambs. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.42, n.2, p.95-101, 2013.
- ABOUHEIF, M. ; AL-SORNOKH, H. ; SWELUM, A. ; YAQOOB, H. ; AL-OWAIMER, A. Effect of different feed restriction regimens on lamb performance and carcass traits. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.44, n.3, p.76-82, 2015.
- AHARONI, Y. ; HENKIN, Z. ; EZRA, A. ; DOLEV, A. ; SHABTAY, A. ; ORLOV, A. ; YEHUDA, Y. ; BROSH, A. Grazing behavior and energy costs of activity : A comparison between two types of cattle. **Journal of Animal Science**, v.87, p.2719-2731, 2009.
- ALMEIDA, T.R.V. ; PEREZ, J.R. ; CHLAD,M. ; FRANÇA, P.M. ; LEITE, R.F. ; NOLLI, C.P. Desempenho e tamanho de vísceras de cordeiros Santa Inês após ganho compensatório. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.40, p.616-621, 2011.
- ASHFIELD, A. ; WALLACE, M. ; MCGEE, M. ; CROSSON, P. Bioeconomic modelling of compensatory growth for grass-based dairy calf-to-beef production systems. **Journal of Agricultural Science**, v.152, p.805-816, 2014.
- ASKAR, A. Effect of long-term restricted feeding on digestion and energy utilization in Balady vs. Shami goats. **Livestock Science**, v.185, p.61-67, 2016.
- BELLMANN, O.; WEGNER, J.; REHFELDT, C.; TEUSCHER, F.; SCHNEIDER, F.; VOIGT, J.; DERNO, M.; SAUERWEIN, H.; WEINGARTNER, J.; ENDER, K. Beef versus dairy cattle: a comparison of metabolically relevant hormones, enzymes, and metabolites. **Livestock Production Science**, v.89, p.41-54, 2004.
- BEZERRA, L.,R. ; NETO GONZAGA, S. ; MEDEIROS, A.N. ; MARIZ, T.M.A. ; OLIVEIRA, R.L. ; CÂNDIDO, E.P. ; SILVA, A.M.A. Feed restriction followed by realimentation in prepubescent Zebu females. **Tropical Animal Health and Production**, v.45, p.1161-1169, 2013.
- BERGMAN, Donald. The endocrinology of exercise. **Internal and Emergency Medicine**, v. 8, n. 1, p. 17-21, 2013.
- BLUM, J.W. ; SCHNYDER, W. ; KUNZ, P.L. ; BLOM, A.K. ; BLICKEL, H. ; SCHÜRCH, A. Reduced and compensatory growth : Endocrine and metabolic changes during food restriction and refeeding in steers. **The Journal of Nutrition**, v. 115, n. 4, p. 417-424, 1985.
- BROSH, A. ; HENKIN, Z. ; UNGAR, E.D. ; DOLEV, A. ; ORLOV, A. ; YEHUDA, Y. ; AHARONI, Y. Energy cost of cows' grazing activity : Use of the heart rate method and the global positioning system for direct field estimation. **Journal of Animal Science**, v.84, p.1951-1967, 2006.
- BROSH, A. ; HENKIN, Z. ; UNGAR, E.D. ; DOLEV, A. ; SHABTAY, A. ; ORLOV, A. ; YEHUDA, Y. ; AHARONI, Y. Energy cost of activities and locomotion of grazing cows : A repeated study in larger plots. **Journal of Animal Science**, v.88, p.315-323, 2010.
- CABARAUX, J.F. ; KERROUR, M. ; VAN EENAEME, C. ; DUFRASNE, I. ; ISTASSE, L. ; HORNICK, J.L. Different modes of food restriction and compensatory growth in double-muscle Belgian Blue bulls : plasma metabolites and hormones. **Animal Science**, v.77, p.205-214, 2003.

- CASSAR-MALEK, I. ; KAHL, S. ; JURIE, C. ; PICARD, B. Influence of feeding level during postweaning growth on circulating concentrations of thyroid hormones and extrathyroidal 5'-deiodination in steers. **Journal of Animal Science**, v.79, p.2679-2687, 2001.
- CALDEIRA, R.M. ; BELO, A.T. ; SANTOS, C.C. ; VAZQUES, M.I. ; PORTUGAL, A.V. The effect of long-term feed restriction and over-nutrition on body condition score, blood metabolites and hormonal profiles in ewes. **Small Ruminant Research**, v.68, p.242-255, 2007.
- CAMPANA, L.L. ; MODESTO, E.C. ; BARROS, A.C.C. ; ZANELLA, P.G. ; CARVALHO, C.A.B. ; CAMARGO FILHO, S.T. Ingestive behavior of crossbred heifers in four seasons related to the structure of stargrass passture. **Acta Scientiarum**, v. 37, n.1, p.67-72, 2015.
- CARBONE, J.W. ; MCCLUNG, J.P. ; PASIAKOS, S.M. Skeletal muscle responses to negative energy balance: Effects of dietary protein. **Advances in Nutrition**, v. 3, p.119-126, 2012.
- CHILLIARD, Y.; BOCQUIER, F.; DOREAU, M. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. **Reproduction Nutrition Development**, v.38, n.2, p.131-152, 1998.
- COCKRAM, M.S. ; MURPHY, E. ; RINGROSE, S. ; WEMELSFELDER, F. ; MIEDEMA, H.M. ; SANDERCOCK, D.A. Behavioural and physiological measures following treadmill exercise as potential indicators to evaluate fatigue in sheep. **Animal**, v.6, n.9, p.1491-1502, 2012
- DASHTIZADEH, M.; ZAMIRI, M.J. ; KAMALZADEH, A. ; KAMALI, A. Effect of feed restriction on compensatory growth response of young male goats. **Iranian Journal of Veterinary Research**, v.9, p. 109 – 120, 2008.
- DI MARCO, O.N; AELLO, M.S. Energy cost of cattle walking on the level and on a gradient. **Journal of Range Management**, v.51, n.1, p.9-13, 1998.
- DI MARCO, O.N; AELLO, M.S. Energy expenditure due to forage intake and walking of grazing cattle. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.53, n.1, p.100-105, 2001.
- D'OLIVEIRA, M.C. ; SOUZA, M.I.L. ; FILHO CORRÊA, R.A. ; MORAIS, M.G. ; ÍTAVO, C.C.B.F. ; FRANCO, G.L. Effects of road transportation or droving on the weight and metabolism of young bulls. **Tropical Animal Health and Production**, v.46, n.8, p.1447-1453, 2014.
- DROUILLARD, J.S.; FERRELL, C.L.; KLOPFENSTEIN, T.J.; BRITTON, R.A. Compensatory growth following metabolizable protein or energy restrictions in beef steers. **Journal of Animal Science**, v.69, p.811-818, 1991a.
- DROUILLARD, J.S.; KLOPFENSTEIN, T.J.; BRITTON, R.A.; BAUER, M.L.; GRAMLICH, S.M.; WESTER, T.J.; FERRELL, C.L. Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. **Journal of Animal Science**, v.69, p.3357-3375, 1991b.
- DU, M.; HUANG, Y.; DAS, A.K.; YANG, Q.; DUARTE, M.S.; DODSON, M.V.; ZHU, M.-J. Manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, p.1419-1427, 2013.
- ELLENBERGER, M.A; JOHNSON, D.E.; CARSTENS, G.E.; HOSSNER, K.L.; HOLLAND, D.; NETT, T.M.; NOCKELS, C.F. Endocrine and Metabolic Changes during Altered Growth Rates in Beef Cattle. **Journal of Animal Science**, v.67, p.1446-1454, 1989.

- FENG, J.; GU, Z.; WU, M.; GWAZDAUSKAS, F.C.; JIANG, H. Growth hormone stimulation of serum insulin concentration in cattle: Nutritional dependency and potential mechanisms. **Domestic Animal Endocrinology**, v.37, p.84-92, 2009.
- FIEMS, L.O.; BOEVER, J.L.; VANACKER, J.M.; RENAVILLE, R. Effect of an energy restriction followed by a re-alimentation period on efficiency, blood metabolites and hormones in Belgian Blue double-muscled cows. **Animal Feed Science and Technology**, v.186, p.148-157, 2013.
- FLIER, J.S.; HARRIS, M.; HOLLENBERG, A.N. Leptin, nutrition, and the thyroid: the why, the wherefore, and the wiring. **The Journal of Clinical Investigation**, v.105, n.7, p.859-861, 2000.
- GARDNER, G.E.; MCINTYRE, B.L.; TUDOR, G.D.; PETHICK, D.W. The impact of nutrition on bovine muscle glycogen metabolism following exercise. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.52, n.4, p.461-470, 2001.
- GERRARD, D.E.; GRANT, A.L. Principles of animal growth & development. Iowa: Kendall/hunt publishing company, 264p, 2006.
- GUNDASHEVA, D. Biochemical response to physical exercise in show-jumping horses. **Comparative Exercise Physiology**, v.12, n.1, p.11-16, 2016.
- GÓMEZ-PASTÉN, M.; MORA, O.; PEDRAZA-CHAVERRI, J.; SHIMADA, A. The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goat. **Journal of Agricultural Science**, v.132, p.227-232, 1999.
- HENRY, B.A.; RAO, A.; TILBROOK, A.J.; CLARKE, I.J. Chronic food-restriction alters the expression. Of somatostatin and growth hormone-releasing hormone in the ovariectomised ewe. **Journal of Endocrinology**, v.170, p.R1:R6, 2001.
- HERDT, T.H. Ruminant adaptation to negative energy balance: influences on the etiology of ketosis and fatty liver. **Veterinary Clinic of North American-food Animal Practice**, v.16, n.2, p. 215-230, 2000.
- HERSOM, M.J.; WETTEMANN, R.P.; KREHBIEL, C.R.; HORN, G.W.; KEISLER, D.H. Effect of live weight gain of steers during winter grazing: III. Blood metabolites and hormones during feedlot finishing. **Journal of Animal Science**, v.82, p.2059-2068, 2004.
- HOCQUETTE, J.F. Endocrine and metabolic regulation of muscle growth and body composition in cattle. **Animal**, v.4, p. 1797-1809, 2010.
- HORNICK, J.L.; VAN EENAEME, C.; DIEZ, M.; MINET, V.; ISTASSE, L. Different periods of feed restriction before compensatory growth in Belgian Blue bulls: II. Plasma metabolites and hormones. **Journal of Animal Science**, v.76, p.260-271, 1998.
- HORNICK, J.L.; VAN EANAEME, C.; GÉRARD, O.; DUFRASNE, I.; ISTASSE, L. Mechanisms of reduced and compensatory growth. **Domestic Animal Endocrinology**, v.19, p.121-132, 2000.
- KABBALI, A.; JOHNSON, W.L.; JOHNSON, D.W., GOODRICH, R.D., ALLEN, C.E. Effects of undernutrition and refeeding on weights of body parts and chemical components of growing mococcan Lambs. **Journal of animal Science**, v.70, p.2859-2865, 1992.
- KAMALZADEH, A.; KOOPS, W.J.; VAN BRUCHEM, J. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: Modelling changes in body dimensions. **Livestock Production Science**, v.53, p.57-67, 1998.

- KAMALZADEH, A.; VAN BRUCHEM, J.; KOOPS, W.J.; TAMMINGA, S.; ZWART, D. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: feed intake, digestion, nitrogen balance and modeling changes in feed efficiency. **Livestock Production Science**, v.52, p.209-217, 1997.
- KANEKO, J.J., HARVEY, J.W., BRUSS, M.I. (Eds.), *Clinical Biochemistry of Domestic Animals*. Academic Press, San Diego, 2008.
- KATOH, K.; TAKAHASHI, T.; KOBAYASHI, Y.; OBARA, Y. Somatotropic axis and nutrition in young ruminants around weaning time. **Asian-Australian Journal of Animal Science**, v.20, p.1156-1168, 2007.
- KEOGH, K.; WATERS, S.M.; KELLY, A.K.; KENNY, D.A. Feed restriction and subsequent realimentation in Holstein Friesian bulls: I. Effect on animal performance; muscle, fat, and linear body measurements; and slaughter characteristics. **Journal of Animal Science**, v.93, p. 3578-3589, 2015a.
- KEOGH, K.; WATERS, S.M.; KELLY, A.K.; WYLIE, A.R.G.; SAUERWEIN, H.; SWEENEY, T.; KENNY, D.A. Feed restriction and subsequent realimentation in Holstein Friesian bulls: II. Effect on blood pressure and systemic concentrations of metabolites and metabolic hormones. **Journal of Animal Science**, v.93, p. 3590-3601, 2015b.
- KEOGH, K.; WATERS, S.M.; KELLY, A.K.; WYLIE, A.R.G.; KENNY, D.A. Effect of feed restriction and subsequent re-alimentation on hormones and genes of the somatotropic axis in cattle. **Physiological Genomics**, v. 47, p: 264-273, 2015c.
- KILGOUR, R. In pursuit of “normal”: A review of the behavior of cattle at pasture. **Applied Animal Behavior Science**, v.138, p.1-11, 2012.
- LACHICA, M.; PRIETRO, C.; AGUILERA, J.F. The energy costs of walking on the level and on negative and positive slopes in the Granadine goat (*Capra hircus*). **British Journal of Nutrition**, v.77, p.73-81, 1997.
- LÉRIAS, J.R.; PEÑA, R.; HERNÁNDEZ-CASTELLANO, L.E.; CAPOTE, J.; CASTRO, N.; ARGÜELLO, A.; ARAÚJO, S.S.; SACO, Y.; BASSOLS, A.; ALMEIDA, A.M. Establishment of the biochemical and endocrine blood profiles in the Majorera and Palmera dairy goat breeds: the effect of feed restriction. **Journal of Dairy Research**, v.82, p.416-425, 2015.
- LI, D.B.; LIU, X.G.; ZHANG, C.Z.; KAO, G.L.; HOU, X.Z. Effects of nutrient restriction followed by realimentation on growth, visceral organ mass, cellularity, and jejunal morphology in lambs. **Livestock Science**, v.173, p.24-31, 2015.
- MANZANO, R.P.; NUSSIO, L.G.; CAMPOS, F.P.; ANDREUCCI, M.P.; COSTA, R.Z.M. Comportamento ingestivo de novilhos sob suplementação em pastagens de capim-tanzânia sob diferentes intensidades de desfolhação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.36, n.3, p.550-557, 2007.
- MCCGRAHAM, N. Energy costs of feeding activities and energy expenditure of grazing sheep (Abstract). **Australian Journal of Agricultural Research**, v.15, n.6, p. 969 – 973, 1964.
- MCGUIRE, M.A.; VICINI, J.L.; BAUMAN, D.E.; VEENHUIZEN, J.J. Insulin-like growth factors and binding proteins in ruminants and their nutritional regulation. **Journal of Animal Science**, v.70, p.2901-2910, 1992.
- MULLUR, R.; LIU, Y.; BRENT, G. A. Thyroid hormone regulation of metabolism. **Physiological Reviews**, v. 94, p. 355-382, 2014.

- OWENS, F.N.; DUBESKI, P.; HANSON, C.F. Factors that alter the growth and development of ruminants. **Journal of Animal Science**, v. 71.,p. 3138-3150, 1993.
- PAQUAY, R.; DE BAERE, R.; LOUSSE, A. The capacity of the mature cow to lose and recover nitrogen and the significance of protein reserves. **British Journal of Nutrition**, v.27, p.27-37, 1972.
- PETHICK, D.W.; HARPER, G.S.; ODDY, V.H. Growth, development and nutritional manipulation of marbling in cattle: a review. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v.44, p.705-715, 2004.
- PEIXOTO, L.A.O.; OSÓRIO, M.T.M. Perfil metabólico proteico e energético na avaliação do desempenho reprodutivo em ruminantes. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.13, p.299-304, 2007.
- RENAVILLE, R.; VAN EENAEME, C.; BREIER, B.H.; VLEURICK, L.; BERTOZZI, C.; GENGLER, N.; HORNICK, J.-L.; PARMENTIER, I.; ISTASSE, L.; HAEZEBROECK, V.; MASSART, S.; PORTETELLE, D. Feed restriction in young bulls alters the onset of puberty in relationship with plasma insulin-like growth factor-I (IGF-I) and IGF-binding proteins. **Domestic Animal Endocrinology**, v.18, p.165-176, 2000.
- RIBEIRO, J.M.C.R.; BROCKWAY, J.M.; WEBSTER, A.J.F. A note on the energy cost of walking in cattle. **Animal Production**, v. 25; p.107-110, 1977.
- RHIND, S.M.; KYLE, C.E.; RIACH, D.J.; DUFF, E.L. Effects of nutrition on hormone profiles and patterns of deiodinase activity in the skin and associated patterns of hair follicle and moult in cashmere goats. **Animal Science**, v.82, p.723-730, 2006.
- SAHOO, A.; PATTANAIK, A.K.; GOSWAMI, T.K. Immunobiochemical status of sheep exposed to periods of experimental protein deficit and realimentation. **Journal of Animal Science**, v.87, p.2664-2673, 2009.
- SAMI, A.; SHAFEY, T.; ABOUHEIF, M. Growth rate of carcass, non-carcass and chemical components of restricted fed and realimented growing lambs. **International Journal of Agriculture & Biology**, v. 15, p.307-312, 2013.
- SCHWARTZKOPF-GENSWEIN, K.S.; FAUCITANO, L.; DADGAR, S.; SHAND, P.; GONZÁLEZ, L.A.; GROWE, T.G. Road transport of cattle, swine and poultry in North American and its impact on animal welfare, carcass and meat quality: A review. **Meat Science**, v.92, p.227-243, 2012.
- SEJIAN, V.; MAURYA, V.P.; NAQVI, S.M.K. Effect of walking stress on growth, physiological adaptability and endocrine responses in Malpura ewes in a semi-arid tropical environment. **International Journal of Biometeorology**, v. 56, p. 243-252, 2012.
- SEJIAN, V.; MAURYA, V.P.; KUMAR, K.; NAQVI, S.M.K. Effect of multiple stresses on growth and adaptive capability of Malpura ewes under semi-arid tropical environment. **Tropical Animal Health and Production**, v.45, n.1, p.107-116, 2013.
- SELEMANI, I.S.; EIK, L.O.; HOLAND, Ø.; ÅDNØY, T.; MTENGETI, E.; MUSHI, D. Variation in quality and quality of native forages and grazing behavior of cattle and goats in Tanzania. **Livestock Science**, v.157, p.173-183, 2013.
- TODINI, L. Thyroid hormones in small ruminants: effects of endogenous, environmental and nutritional factors. **Animal**, v.1, p.997-1008, 2007.

- TOVAR-LUNA, I.; GOETSCH, A.L.; PUCHALA, R.; SAHLU, T.; CARSTENS, G.E.; FREETLY, H.C.; JOHNSON, Z.B. Effects of moderate feed restriction on energy expenditure by 2-years-old crossbred Boer goats. **Small Ruminant Research**, v.72, p.25-32, 2007.
- VALENTE, E.E.L.; PAULINO, M.F.; DETMANN, E.; VALADARES FILHO, S.C.; CHIZZOTTI, M.L.; SILVA, A.G.; MACIEL, I.E.S. Grazing behavior and locomotion of young bulls receiving different nutritional plans in a tropical pasture. **Asian Australasian Journal Animal Science**, v.26, p.1717-1725, 2013.
- VAN EENAEME, C.; EVRARD, M.; HORNICK, J.L.; BALDWIN, P.; DIEZ, M.; ISTASSE, L. Nitrogen balance and myofibrillar protein turnover in double muscled Belgian Blue bulls in relation to compensatory growth after different periods of restricted feeding. **Canadian Journal of Animal Science**, v. 78, p.549-559, 1998.
- WERTZ-LUTZ, A.E.; DANIEL, J.A.; CLAPPER, J.A.; TRENKLE, A.; BEITZ, D.C. Prolonged, moderate nutrient restriction in beef cattle results in persistently elevated circulating ghrelin concentrations. **Journal of Animal Science**, v.86, p.564-575, 2008.
- WESTER, T.L.; BRITTON, R.A.; KLOPFENSTEIN, T.J., HAM, G.S.; HICKOK, D.T.; KREHBIEL, C.R. Differential effects of plane of protein or energy nutrition on visceral organs and hormones in lambs. **Journal of Animal Science**, v.73, n.6, p.1674-88, 1995.
- WILSON, P.N.; OSBOURN, D.F. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. **Biological Reviews**, v.35, p.324-363, 1960.
- WU, M.; WANG, A.; BERNARD, G.C.; HALL, J.B.; BEAL, W.E.; AKERS, R.M.; BOISCLAIR, Y.R.; JIANG, H. Increased degradation of insulin-like growth factor-I in serum from feed-deprived steers. **Domestic Animal Endocrinology**, v.35, p.343-351, 2008.
- YAMBAYAMBA, E.S.K.; PRICE, M.A.; JONES, S.D.M. Compensatory growth of carcass tissues and visceral organs in beef heifers. **Livestock Animal Science**, v.46, n.1, p. 19-32, 1996a.
- YAMBAYAMBA, E.S.K.; PRICE, M.A.; FOXCROFT, G.R. Hormonal status, metabolic changes, and resting metabolic rate in beef heifers undergoing compensatory growth. **Journal of Animal Science**, v.74, p.74-57, 1996b.
- YANG, J.; HOU, X.; GAO, A.; WANG, H. Effect of dietary energy and protein restriction followed by realimentation on pituitary mRNA expression of growth hormone and related genes in lambs. **Small Ruminant Research**, v.119, p.39-44, 2014.
- YUWONO, P.; TELANI, E.; HARYOKO, I. Effects of feed restriction and exercise on glucose tolerance in sheep. **Animal Production**, v.5, p.63-68, 2003.

Efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes planos nutricionais

Resumo: Animais criados a pasto ou transportados a pé apresentam um gasto extra de energia em decorrência da caminhada a que são submetidos. Além disso, o fato dos animais passarem por períodos de estiagem e restrição alimentar acarreta em perda de peso, o qual pode levar a consequências negativas no crescimento e metabolismo animal, com mudança na composição corporal. Objetivou-se com este trabalho avaliar o efeito do exercício de caminhada de $7,5 \pm 0,4$ km sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes planos nutricionais durante 50 dias e as suas implicações no período de 35 dias de recuperação do exercício e da restrição alimentar. O experimento foi dividido em duas fases. Na 1ª fase os tratamentos foram: EX+REST - animais com exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); S/EX+REST - animais sem exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); EX+AD - animais com exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9); S/EX+AD - animais sem exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9). Na 2ª fase (recuperação), todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/dia, por 35 dias, sem exercício físico. Durante a fase de caminhada o peso corporal, área de olho de lombo (AOL) e espessura de gordura subcutânea (EGS) não foram afetados pelo exercício, porém nos grupos com restrição alimentar foi observada redução nestas variáveis. O mesmo comportamento foi observado para a concentração plasmática de T_3 e ureia nos animais pertencentes ao EX+REST e S/EX+REST na fase de caminhada. Não houve alteração nos parâmetros HDL, LDL, triglicerídeos, Alanina Amino Transferase (ALT), Aspartato Amino Transferase (AST), proteína total, albumina e creatinina K (CK). Já durante a fase de recuperação os animais dos grupos com restrição alimentar permaneceram com peso corporal e AOL inferiores aos observados nos grupos EX+AD e S/EX+AD. Da mesma forma, os níveis plasmáticos de T_3 e ureia retornaram a valores semelhantes ao observados nos EX+AD e S/EX+AD. Assim, conclui-se que apesar dos animais terem sido submetidos à restrição alimentar no nível de manutenção e acarretar em redução no desempenho dos caprinos, não ocorreu ganho compensatório nestes animais.

Palavras-chave: desempenho, ganho compensatório, parâmetros bioquímicos, pequenos ruminantes, metabólitos, restrição alimentar

Effect of exercise on growth and metabolism of goats under different nutritional plans

Abstract: Grazing animals or animals moved in drives show extra energy expenditure due to these drives. Still, the fact that the animals go through some periods of drought and of feed restriction lead them to weight loss, which can bring negative consequences on their growth and metabolism, with changes in body composition. The objective was to assess the effect of a 7.5 ± 0.4 km exercise on growth and metabolism of goats under different nutritional plans during 50 days and its implications during the recovery period and the feed restriction period of 35 days. The experiment was split in two phases. On the first phase, the treatments were EX+REST – animals in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); S/EX+REST - animals not in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); EX+AD - animals in exercise and fed with prospect of weight gain (n=9); S/EX+AD - animals not in exercise and prospect of weight gain (n=9). At the second phase, all the animals were fed to meet their requirement for gain of 150g/d during 35 days, without exercise. During the walk phase, body weight, LEA and SFT were not affected by exercise, however in the feed restricted groups a decrease in these parameters was observed. This was followed by a decrease in the plasmatic concentration of T_3 and urea for the animals on EX+REST and S/EX+REST during the walk phase. There was not, however, a change on HDL, LDL, triglycerides, ALT, AST, total protein, albumin and CK parameters. As for the recovery phase the animals in the feed restriction groups preserved a lower body weight and LEA of those observed in EX+AD and S/EX+AD groups. Also, plasmatic levels of T_3 and urea return to values similar to those observed in EX+AD and S/EX+AD groups. Therefore, it can be concluded that despite animals being placed under feed restriction at maintenance level and that it led to a decrease in performance of the goats, no compensatory growth was observed for these animals

Keywords: biochemical parameters, compensatory gain, feed restriction, metabolites, performance, production, ruminants

INTRODUÇÃO

Em países de clima tropical nos quais há sazonalidade na produção forrageira, o crescimento compensatório tem sido utilizado como uma possibilidade para contornar as perdas de peso observadas durante este período de restrição alimentar, buscando maximizar os ganhos durante a fase de crescimento acelerado, quando os animais são realimentados (Abouheif et al., 2013; Almeida et al., 2011) e, desta forma, reduzindo o custo de produção (Ashfield et al., 2014).

Quando as taxas de crescimento são reduzidas, como consequência de uma limitação nutricional, são observadas diminuição no ganho de peso (Abouheif et al., 2013; Abouheif et al., 2015), na eficiência alimentar (Abouheif et al., 2013) e parada no crescimento em dimensões do corpo (Kamalzadeh et al., 1998), assim como mudanças na prioridade de crescimento, pois alguns tecidos passam a crescer menos, como por exemplo, as vísceras e o tecido adiposo (Abouheif et al., 2013; Wester et al., 1995).

No transcorrer da restrição alimentar o metabolismo basal é reduzido, principalmente por uma diminuição no volume e atividade das vísceras (Yambayamba et al., 1996a), além de desencadear, como resposta, a redução das concentrações de triiodotironina (T_3), tiroxina (T_4), insulina, glicose e fator de crescimento semelhante a insulina-I (IGF-I), enquanto o hormônio do crescimento (GH) e a concentração de ácidos graxos não esterificados (AGNES) aumentam (Yambayamba et al., 1996b).

Se a restrição alimentar resulta em redução do peso e/ou proporção dos órgãos e/ou tecidos metabolicamente mais ativos, a realimentação está associada com a rápida recuperação dos mesmos (Drouillard et al., 1991; Keogh et al., 2015a; Yambayamba et al., 1996a). Durante a restrição alimentar o crescimento é limitado com redução nas exigências de manutenção até próximo da taxa metabólica basal e, durante a realimentação, estes animais apresentam maior eficiência alimentar (Kamalzadeh et al., 1997).

Outro fator importante que interfere no desempenho dos animais é o sistema de criação, pois o custo energético de manutenção de animais em pastejo pode ser de 8,0 a 30,0% maior que o de animais em confinamento, e essa variação depende, fundamentalmente, das características da pastagem e topografia (Di Marco & Aello, 2001), que pode aumentar a exigência energética necessária para execução das atividades relacionadas com o pastejo.

Em estudo com ovinos submetidos à caminhada de 14 km/dia houve redução nos níveis plasmáticos dos hormônios da tireoide e aumento nos níveis de cortisol (Sejian et al.,

2012). O mesmo foi verificado em animais submetidos a estresse múltiplo (térmico, nutricional e físico; Sejian et al., 2013). Já, em bovinos transportados a pé, submetidos à caminhada de 700 km em 60 dias, não ocorreu aumento nos níveis de cortisol, porém houve aumento nos níveis de T₄ (D'Oliveira et al., 2014).

As informações disponíveis sobre os efeitos da restrição alimentar associada ao exercício físico de caminhada em ruminantes ainda são muito limitadas. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do exercício sobre o crescimento e metabolismo de caprinos submetidos a diferentes planos nutricionais durante 50 dias, quantificando a alteração do peso vivo, da composição corporal, dos parâmetros bioquímicos, do hormônio triiodotironina (T₃), bem como suas inter-relações, e se há a ocorrência de ganho compensatório após 35 dias de realimentação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Todos os procedimentos relacionados com animais neste estudo foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CEUA 480/2012). O experimento foi realizado no laboratório de metabolismo animal da UFMS campus de Campo Grande, MS. Foram utilizados 36 caprinos machos inteiros (1/2 sangue Boer, 1/2 SRD), de aproximadamente oito meses, com peso corporal (PC) médio inicial de $21 \pm 0,3$ kg, alojados em galpão coberto, com piso de concreto coberto com maravalha, em baias individuais equipadas com bebedouro e cochos. A água foi fornecida *ad libitum*.

Antes do primeiro período experimental foi realizado o controle de endoparasitas. Após a confirmação de que todos os animais encontravam-se saudáveis e livres de endoparasitas deu-se início ao experimento, o qual consistiu em duas fases, sendo a primeira a fase de exercício e a segunda, a fase de recuperação. Na primeira fase, após a pesagem inicial, os animais foram distribuídos de forma aleatória nos seguintes tratamentos: animais com exercício de caminhada e alimentados com 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007) (**EX+REST**); animais sem exercício de caminhada e alimentados 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007) (**S/EX+REST**); animais com exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (*ad libitum*) de acordo com o NRC (2007) (**EX+AD**); e animais sem exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (**S/EX+AD**).

Durante 50 dias, os animais pertencentes aos grupos com exercício de caminhada (**EX+REST** e **EX+AD**), percorreram um trajeto diário de $7,5 \pm 0,4$ km, com velocidade

média de $4,61 \pm 0,6$ km/h durante o período da manhã, antes da alimentação. O percurso foi realizado em um piquete de 17 ha, com terreno plano, acompanhado com o uso do GPS para averiguação da distância percorrida diariamente. Foram utilizadas máscaras faciais para impedir o consumo de forragem ao longo do trajeto da caminhada em todos os animais pertencentes aos grupos **EX+REST** e **EX+AD**. Após este período de 50 dias iniciou-se a segunda fase (recuperação), de 35 dias, na qual todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d predita pelo NRC (2007). Neste período os animais não foram submetidos ao exercício físico de caminhada em nenhum dos grupos experimentais, para a avaliação do efeito residual do exercício sobre o crescimento dos animais em diferentes níveis de alimentação (Figura 1).

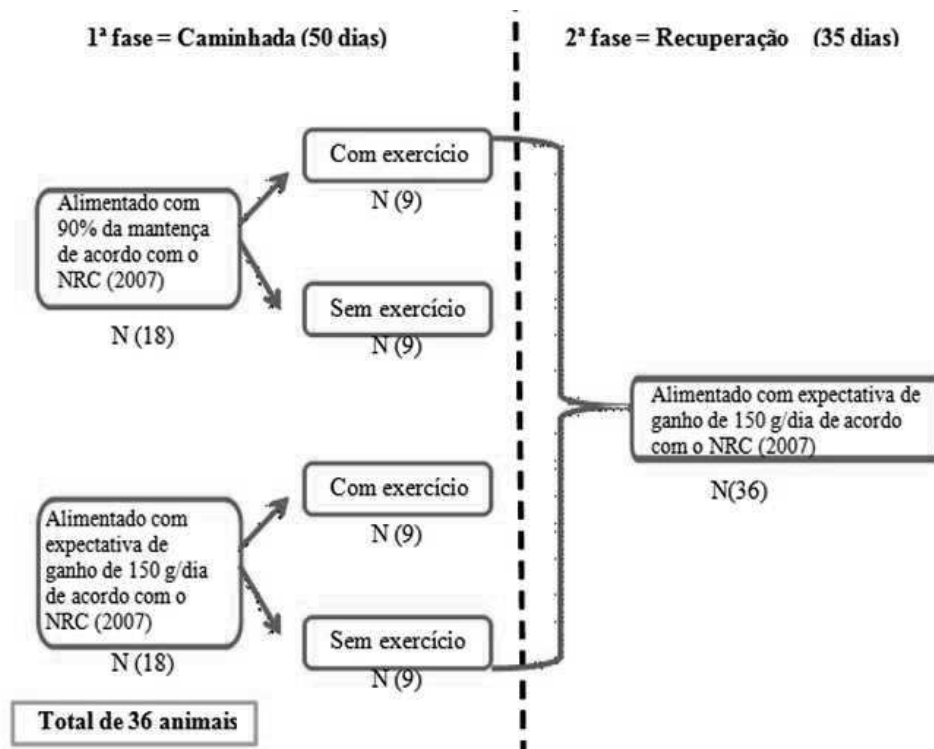


Figura 1. Esquema experimental. Os caprinos foram aleatoriamente distribuídos nos seguintes tratamentos experimentais: nove animais com exercício de caminhada e alimentados com 90% da exigência de, (EX+REST); nove animais sem exercício de caminhada e alimentados 90% da exigência de manutenção (S/EX+REST); nove animais com exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (EX+AD); e nove animais sem exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia (S/EX+AD). Por 50 dias, os animais pertencentes aos grupos com exercício de caminhada (EX+REST e EX+AD), percorreram um trajeto de $7,5 \pm 0,4$ km. Após 50 dias deu-se início ao 2º período experimental que constituiu na fase de recuperação, cuja duração foi de 35 dias, na qual todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d.

Os dados climáticos foram obtidos da estação meteorológica localizada a altitude de 530m, latitude 20°27'S e longitude 54°36'W pertencente ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Durante o período de caminhada a temperatura média foi de 21,4°C (20,7°C e 22°C, mínima e máxima média, respectivamente) e umidade relativa do ar média de 64,9% (62,3% e 67,5%, mínima e máxima média, respectivamente). No período de recuperação a temperatura média foi de 25°C (24,2°C e 25,9°C, mínima e máxima média, respectivamente) e umidade relativa do ar média de 46,4% (43,6% e 49,2%, mínima e máxima média, respectivamente).

Todos os animais receberam feno de capim Massai (*Panicum maximum cv. Massai*), e suplemento proteico-energético, ofertados diariamente às 10h e às 17h (Tabela 1). O consumo foi ajustado quinzenalmente ao peso corporal dos animais para manter a proporção de volumoso: concentrado de 1,0% e 2,3% do PC em base de matéria seca (MS) de feno de capim *Massai* e 3,0% a 0,7% do PC em base de MS de suplemento proteico-energético, respectivamente para os tratamentos sem restrição alimentar (*ad libitum*) e com restrição alimentar (restrição). As pesagens ocorreram após jejum de sólidos de 16 horas a cada 15 dias. A suplementação proteico-energética foi constituída dos seguintes ingredientes: 62,1% de milho, 30,9% de farelo de soja, 5,2% carbonato de cálcio e 1,8% núcleo mineral (FE suplemaster caprinos). O núcleo mineral (FE suplemaster caprinos) continha 2,9% carbonato de cálcio, 49,6% fosfato 20%, 22,07% sal branco, 21,79% enxofre 70, 1% sulfato de cobre, 0,66% sulfato de manganês, 0,0056% sulfato de cobalto, 1,67 % sulfato de ferro, 0,23% óxido de zinco, 0,0056% iodato de cálcio, 0,02% selenito de sódio, 0,03% vitamina A, 0,005% vitamina E.

Tabela 1- Composição química dos constituintes da dieta experimental¹ em g kg⁻¹ de MS.

Itens	Suplemento proteico-energético	Feno de capim <i>Massai</i>
Matéria seca (MS)	924,2	879,7
Matéria orgânica (MO)	905,1	922,6
Proteína total	177,1	27,6
FDN	124,3	806,9
EE	28	12,8
Carboidratos não fibrosos (CNF)	600,9	75,33

¹ Caprinos receberam dieta na proporção de volumoso: concentrado de 1,0% e 2,3% do PC de feno de capim *Massai* e 3,0% a 0,7% do PC de suplemento proteico-energético, respectivamente para os tratamentos sem restrição alimentar (*ad libitum*) e com restrição alimentar (restrição).

As amostras do alimento fornecido foram pré-secas em estufa de ventilação forçada, a 55°C por 96 horas, e trituradas em moinho de facas dotado de peneira com crivos de 1 mm. A determinação dos teores de matéria seca (MS), matéria orgânica (MO), proteína bruta (PB) e extrato etéreo (EE), foram realizados de acordo com AOAC (2000), pelos métodos 930.15, 932.05, 976.05 e 920.39, respectivamente. Os teores de fibra em detergente neutro (FDN) e fibra em detergente ácido (FDA) foram determinados segundo Goering e Van Soest (1970), sem o uso de sulfito e amilase termoestável.

A avaliação da composição corporal foi realizada por meio do uso de ultrassonografia ao início e final da primeira fase e ao final da segunda fase, após serem submetidos a jejum de sólidos de 16 horas. As medidas ultrassonográficas dos animais foram obtidas utilizando-se o equipamento Aloka SSD 500 Micrus (Aloka Co. Ltd), com transdutor linear de 3,5 MHz e de 12 mm de comprimento.

Para a realização da técnica de ultrassonografia, primeiramente, fez-se a limpeza do local, entre a 12ª e 13ª costelas (*Longissimus dorsi*) do lado esquerdo do animal e, então, realizou-se a tricotomia das áreas selecionadas. Em seguida, aplicou-se óleo vegetal no dorso do animal para perfeito contato do transdutor com o corpo. O transdutor foi disposto de maneira perpendicular ao comprimento do contrafilé (músculo *Longissimus dorsi*), entre a 12ª e 13ª costelas, local onde foi realizada a tomada da imagem ultrassonográfica para mensuração da área de olho de lombo (AOL) e para coleta de imagem para avaliação da espessura de gordura subcutânea (EGS). Todas as imagens foram armazenadas em computador e, posteriormente, analisadas utilizando o programa Lince[®].

Ao início (dia 0, 0d), final da fase de caminhada (dia 50, 50d) e final da fase de recuperação (dia 35 após o final da caminhada, 85d) foram realizadas colheitas de sangue antes da alimentação e do exercício dos animais, para a determinação dos parâmetros hormonais e bioquímicos. Utilizou-se venopunção jugular, de cada um dos 36 animais, de 5 mL em tubos heparinizados e 5 mL em tubos contendo gel separador e ativador de coágulo, que após homogeneização foram mantidos em gelo. As amostras de sangue foram centrifugadas a 3000 rpm, durante 15 minutos para obtenção do plasma e soro, respectivamente, e em seguida armazenados em tubos eppendorf a -80°C até o momento da análise.

Foi mensurada triiodotironina (T₃) plasmática através de *kits* imunoenzimáticos (*Diagnostic Systems Laboratory Inc*), no Laboratório de Fisiologia Animal Básica da USP, Campus de Pirassununga. Para tal uma curva padrão foi determinada utilizando-se sete pontos com concentrações conhecidas, sendo a leitura (a 450 nm) feita em leitor do tipo Elisa

(Multiscan MS, Labssystem). Os coeficientes intra e interensaio para o T₃ foram 4,24% e 5,9%, respectivamente. Todas as amostras foram analisadas em duplicatas.

As concentrações séricas de alanina amino transferase (ALT), aspartato amino transferase (AST), albumina, ureia, proteínas totais, creatinina kinase (CK), triglicérides, lipoproteína da baixa densidade (LDL) e lipoproteína de alta densidade (HDL) foram determinadas por analisador automático (Roche Cobas C111 Germany), utilizando-se *kits* comerciais (*Roche Diagnostics Germany*), no Laboratório de Patologia Clínica Veterinária da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (FAMEZ-UFMS).

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizados, em esquema fatorial 2 x 2 (2 tipos de atividade física x 2 níveis de alimentação) com nove repetições. Avaliaram-se os dados quanto a sua normalidade de distribuição e equidade das variâncias com o procedimento UNIVARIATE do SAS. Os dados foram analisados com o procedimento PROC MIXED do SAS para medidas repetidas no tempo, sendo a data de colheita utilizada como efeito repetido, e as matrizes de covariância escolhidas de acordo com os critérios de informação de Akaika (AIC) e Bayesiano (BIC). Desta forma, foi utilizada a estrutura de matriz simétrica composta (GMD, AOL, albumina, proteína total, triglicérides, ureia, LDL, T₃), não estruturada (peso corporal no período de caminhada, CK) e autorregressiva (peso corporal na fase de recuperação, EGS, ALT, AST, HDL). Quando cabível, as médias de quadrados mínimos foram comparadas por meio do teste tipo Tukey, em nível de 5% de probabilidade.

RESULTADOS

Houve interação entre os tratamentos e as datas de colheita ($p < 0,05$) para o peso corporal dos caprinos. Durante a fase de caminhada (15, 30 e 50 dias), as médias de peso corporal dos grupos EX+AD e S/EX+AD foram superiores aos grupos EX+REST e S/EX+REST (Tabela 2). Os animais pertencentes aos grupos EX+REST e S/EX+REST mantiveram seu peso estável durante a fase de caminhada, enquanto nos dois grupos EX+AD e S/EX+AD foi observado ganho progressivo em seu peso corporal. Na fase de recuperação (65d e 85d), também não houve diferença significativa entre o peso corporal dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD e S/EX+AD, os quais foram superiores aos do tratamento EX+REST e S/EX+REST (Tabela 2).

Tabela 2- Peso corporal dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d, 15d, 30d e 50d) e posteriormente submetidos a alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007), sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 65d e 85d) durante 35 dias

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EPM	Valor-p		
						T	D	TxD
Fase de caminhada								
0d	20,97 ^{Da}	20,50 ^{Aa}	21,17 ^{Da}	21,28 ^{Aa}	±0,26			
15d	23,00 ^{Ca}	20,65 ^{Ab}	23,93 ^{Ca}	21,69 ^{Ab}	±0,37	<0,0001	<0,0001	<0,0001
30d	24,78 ^{Ba}	20,73 ^{Ab}	25,71 ^{Ba}	21,73 ^{Ab}	±0,49			
50d	27,17 ^{Aa}	20,81 ^{Ab}	28,13 ^{Aa}	21,41 ^{Ab}	±0,53			
Fase de recuperação								
65d	30,38 ^{Ba}	22,46 ^{Bb}	31,15 ^{Ba}	23,86 ^{Bb}	±0,58	0,03	<0,0001	0,02
85d	32,17 ^{Aa}	24,42 ^{Ac}	33,19 ^{Aa}	27,00 ^{Ab}	±0,58			

Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento (coluna) e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos (linha).

Não houve interação entre a data de coleta e os tratamentos para o ganho médio diário (GMD) durante a fase de caminhada, porém foi observado efeito de tratamento. Os animais pertencentes aos tratamentos EX+AD e S/EX+AD apresentaram maior GMD ($121,69 \pm 7,89$ e $139,55 \pm 7,89$ g/dia, respectivamente) do que aos pertencentes ao EX+REST e S/EX+REST ($6,27 \pm 7,89$ e $4,18 \pm 7,89$ g/dia, respectivamente). Já na fase de recuperação, houve interação entre tratamento e data de coleta, sendo que após 15 dias de realimentação (65d) foram observados os maiores GMD (Tabela 3).

Tabela 3- Ganho médio diário dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada, 50d) e posteriormente submetidos à alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia, sem exercício de caminhada (fase de recuperação) durante 35 dias.

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EPM	Valor - P		
						T	D	TxD
65d	201,41 ^{Aa}	103,47 ^{Ac}	188,92 ^{Aab}	153,49 ^{Ab}	±15,41	<0,0001	<0,0001	<0,0001
85d	94,14 ^{Bb}	102,91 ^{Ab}	107,02 ^{Bb}	164,91 ^{Aa}				

Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento (coluna) e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos (linha)

Os animais submetidos ao EX+AD aumentaram a AOL apenas no final do período de recuperação (85d), quando os mesmos não foram submetidos mais ao exercício de caminhada; porém, não houve mudança na EGS entre o início (0d), final da caminhada (50d) e final da recuperação (85d). No entanto, os caprinos submetidos ao S/EX+AD elevaram a AOL ao longo do tempo, demonstrando uma constante deposição proteica, e mantendo a EGS durante ambas as fases (Tabela 4). Ambos os tratamentos EX+AD e S/EX+AD apresentaram maior AOL e EGS do que os animais submetidos ao EX+REST e S/EX+REST após 50 dias de caminhada e após 35 dias de recuperação (85d). Os animais submetidos ao EX+REST e

S/EX+REST reduziram a AOL e EGS após 50 dias de caminhada, porém aumentaram após 35 dias de recuperação (85d). No entanto, os animais pertencentes ao grupo EX+REST e EX+AD não diferiram entre si ($p>0,05$) quanto a EGS após 50 dias de caminhada e após 35 dias de recuperação (85d).

Houve interação entre os tratamentos e as datas de colheita ($p<0,0001$) para a concentração plasmática de T_3 . Não houve diferença entre os tratamentos durante os dias 0 e o 85; no entanto, ao final da caminhada (50d), os tratamentos sem restrição alimentar (EX+AD e S/EX+AD) apresentaram as maiores concentrações plasmáticas quando comparadas aos EX+REST e S/EX+REST (Figura 2).

Tabela 4 – AOL e EGS dos caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia, sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EMP	Valor -p		
						T	D	TxD
AOL (cm ²)								
0d	4,74 ^{Ba}	4,69 ^{Ba}	4,64 ^{Ca}	4,62 ^{Aba}				
50d	5,13 ^{Ba}	3,20 ^{Cb}	5,91 ^{Ba}	3,94 ^{Bb}	±0,31	<0,0001	<0,0001	<0,0001
85d	7,33 ^{Aa}	5,52 ^{Ab}	7,98 ^{Aa}	5,34 ^{Ab}				
EGS (mm)								
0d	0,52 ^{Aa}	0,78 ^{Aa}	0,83 ^{Aa}	0,91 ^{Aa}				
50d	0,62 ^{Aab}	0,13 ^{Bbc}	0,92 ^{Aa}	0,02 ^{Bc}	±0,18	0,08	0,01	0,02
85d	0,60 ^{Aa}	0,42 ^{Aa}	0,91 ^{Aa}	0,65 ^{Aa}				

Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento (coluna) e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos (linha).

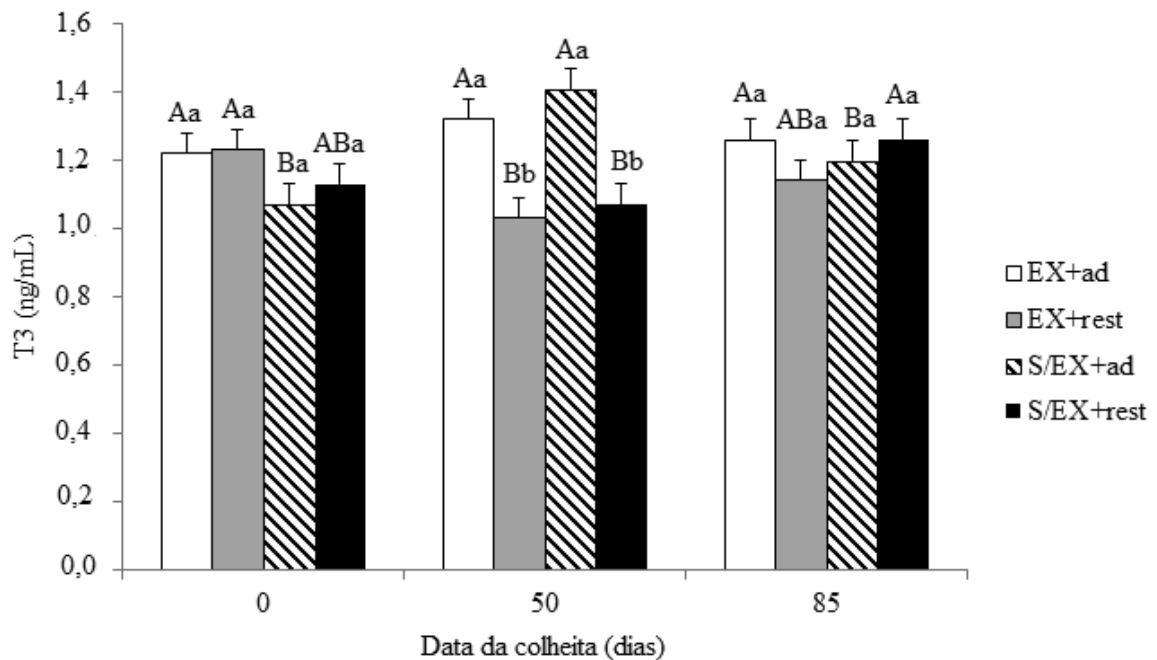


Figura 2- Efeito do tratamento sobre as concentrações plasmáticas de triiodotironina (T_3) em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente submetidos a alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias. Sendo que letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos.

As concentrações séricas de HDL, LDL e triglicerídeos não foram afetadas pelos tratamentos (Tabela 5). Entretanto, houve efeito significativo para data de coleta para HDL e triglicerídeos. As maiores concentrações séricas de HDL foram observadas ao final do período de caminhada ($37,67 \pm 2,05$ mg/dL), quando comparadas ao 0 d e 85 d ($30,87 \pm 2,05$ mg/dL e $30,83 \pm 2,05$ mg/dL, respectivamente). O inverso foi observado para triglicerídeos, nos quais a menor concentração sérica foi observada aos 50 d ($23,81 \pm 2,02$ mg/dL) quando comparado aos dias 0 e 85 ($29,19 \pm 2,02$ mg/dL e $29,93 \pm 2,02$ mg/dL, respectivamente).

Não houve interação entre tratamento e data de colheita para a concentração sérica dos metabólitos bioquímicos (Tabela 6). Porém, semelhante aos metabólitos do metabolismo energético a data de colheita afetou os valores de ALT, AST e CK. A maior concentração sérica de ALT foi observada no final da fase de caminhada (50d; $21,62 \pm 1,26$ U/L), seguida pelo final da recuperação (85d; $18,72 \pm 1,26$ U/L) e início do experimento (0d; $16,94 \pm 1,26$ U/L), os quais não diferiram entre si. Já as maiores concentrações séricas de AST foram verificadas ao final do período de caminhada (50d; $69,58 \pm 3,05$ U/L) quando comparadas ao 0 d e 85 d ($61,11 \pm 3,05$ U/L e $58,37 \pm 3,05$ U/L, respectivamente). O inverso foi observado para a CK, na qual a menor concentração sérica foi encontrada aos 85d ($210,14 \pm 27,47$ U/L)

quando comparado aos dias 0d e 50d ($132,30 \pm 9,53$ U/L e $186,11 \pm 19,17$ U/L, respectivamente).

Tabela 5 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão dos parâmetros bioquímicos em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EPM	Valor -P		
						T	D	TxD
HDL (mg/dL)								
0d	36,65	24,89	35,08	26,88				
50d	37,38	41,39	35,81	36,12	$\pm 4,1$	0,27	0,01	0,24
85d	37,07	25,98	32,20	28,05				
LDL (mg/dL)								
0d	19,62	11,47	19,78	15,56				
50d	18,33	18,23	22,12	19,62	$\pm 3,3$	0,34	0,23	0,62
85d	21,94	12,81	19,70	17,41				
Triglicerídeos (mg/dL)								
0d	34,35	22,44	31,18	28,80				
50d	24,95	20,34	27,92	22,04	$\pm 4,0$	0,36	0,03	0,20
85d	26,45	26,42	29,52	37,31				

Tabela 6 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão das concentrações séricas dos parâmetros bioquímicos em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EPM	Valor -P		
						T	D	TxD
ALT (U/L)								
0d	18,82	15,72	19,72	13,51				
50d	24,23	25,30	20,01	16,95	$\pm 2,5$	0,11	0,05	0,53
85d	20,31	18,15	18,01	18,41				
AST (U/L)								
0d	65,80	56,52	65,89	56,24				
50d	66,99	79,08	71,72	60,57	$\pm 6,1$	0,55	0,03	0,41
85d	62,43	53,18	58,04	59,84				
Proteína Total (g/L)								
0d	50,11	43,51	56,09	46,71				
50d	49,89	47,94	60,14	54,88	$\pm 5,2$	0,07	0,45	0,95
85d	52,47	46,84	56,24	57,52				
Albumina (g/L)								
0d	22,67	19,89	25,33	20,33				
50d	21,44	22,33	24,44	21,67	$\pm 2,5$	0,19	0,65	0,97
85d	23,78	21,11	25,78	24,11				
CK (U/L)								
0d	219,62	126,94	278,02	215,96				
50d	205,34	116,78	221,22	201,09	$\pm 54,9$	0,10	0,01	0,27
85d	138,04	132,08	124,76	134,33				

Houve interação entre os tratamentos e as datas de colheita ($p < 0,0001$) para a concentração sérica de ureia (Figura 3), com diferença apenas ao final da fase de caminhada (50d), na qual foi verificou-se as menores concentrações de ureia em todos os tratamentos, com exceção do S/EX+AD. Os animais submetidos à restrição alimentar apresentaram as menores concentrações séricas de ureia (EX+REST e S/EX+REST), enquanto os animais pertencentes ao grupo EX+AD apresentaram concentração sérica de ureia inferior ao observado no S/EX+AD.

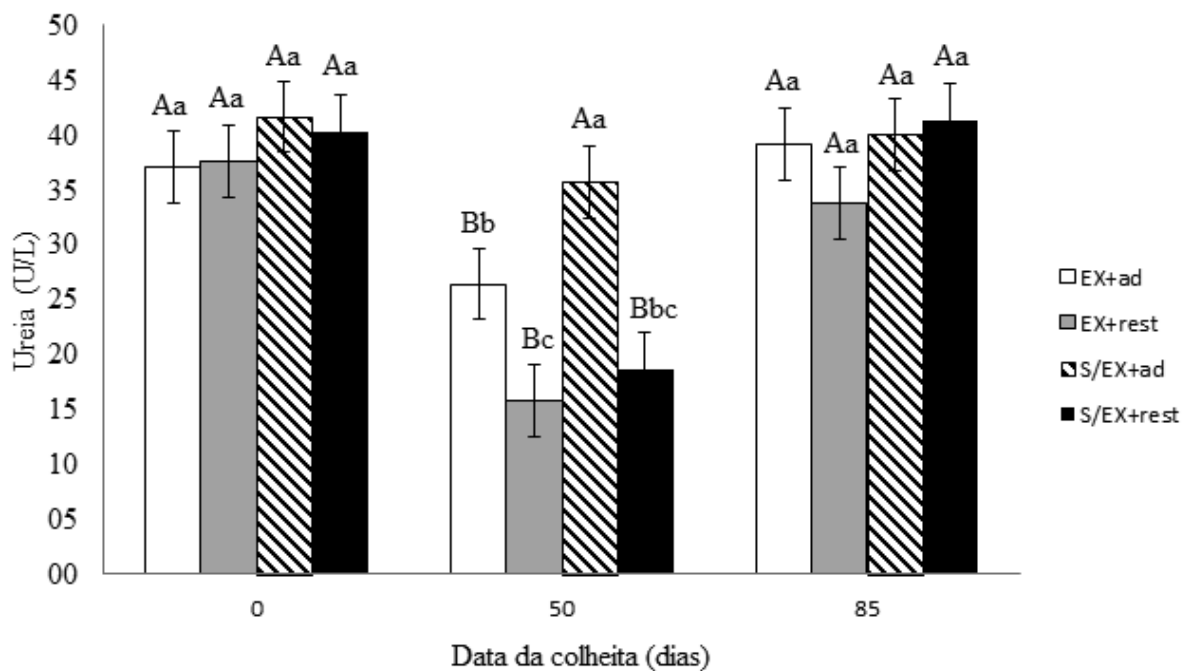


Figura 3- Efeito do tratamento sobre as concentrações séricas de ureia em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias. Letras maiúsculas diferem significativamente entre as datas de um mesmo tratamento e letras minúsculas diferem significativamente entre os tratamentos.

DISCUSSÃO

Animais criados a pasto dispõem grande parte do dia com a atividade de pastar, a qual apresenta um gasto extra de energia como consequência do ato de caminhar em busca do alimento e de colher a forragem. Diariamente, bovinos a pasto gastam de seis (Campana et al., 2015) a quase 10 horas por dia (Valente et al., 2013) pastando e podem caminhar entre 1,7 e 12,6 km (como revisado por Kilgour, 2012). A literatura tem demonstrado que o aumento da

exigência energética de animais submetidos ao exercício físico de caminhada está associado também à redução no peso corporal e ganho médio diário (Sejian et al., 2012 e 2013). Porém, no presente experimento não houve efeito do exercício físico de caminhada para os parâmetros de peso corporal, AOL e EGS, indicando que o gasto energético com esta atividade não foi elevado o suficiente para que afetasse de forma significativa o desempenho dos animais. Possivelmente, os animais foram capazes de adaptar sua demanda energética para suprir este gasto extra de energia em decorrência da caminhada.

Os animais pertencentes aos grupos EX+REST e S/EX+REST mantiveram seu peso durante a fase de caminhada, sendo o mesmo acompanhado de redução da AOL e EGS (Tabelas 2 a 4) o que indica redução da massa muscular e tecido adiposo dos animais em restrição alimentar. Keogh et al. (2015a) também observaram, em bovinos, redução da profundidade do *Longissimus dorsi* e da gordura subcutânea quando os animais foram submetidos à restrição alimentar. Possivelmente, isto está relacionado ao fato de que, em animais sob regime de restrição alimentar, há mobilização da reserva energética, assim como do tecido muscular para manter os processos de homeotermia e homeorrese. Segundo Chilliard et al. (1998), animais submetidos à restrição alimentar podem mobilizar até 75-80% dos lipídeos do corpo, enquanto apenas 15-20% da proteína corporal pode ser mobilizada. Logo, como a prioridade para síntese e deposição de gordura é menor do que a do músculo, durante o período de restrição alimentar, os nutrientes são particionados prioritariamente para os tecidos vitais. Tal fato parece estar relacionado à redução na expressão dos genes lipogênicos (Acetil-coenzima A carboxilase alfa, sintetase de ácido graxo, Receptor ativado por proliferadores de peroxissoma gama e proteínas de ligação do elemento de regulação do estero) nos depósitos de gordura, assim como redução na expressão de perilipinas (como barreira a lipólise) no tecido adiposo, indicando aumento da mobilização de lipídeos (Yang et al., 2016).

O crescimento compensatório é o processo fisiológico no qual os animais apresentam crescimento acelerado, após serem submetidos ao período de restrição alimentar, através da melhora da eficiência alimentar, além das alterações endócrinas e metabólicas observadas quando os mesmos são realimentados (Hornick et al., 2000). Seu estudo demonstrou que o mesmo pode ser utilizado como uma técnica para redução no custo de produção, principalmente em animais sob regime de pastejo, os quais passam por períodos de sazonalidade na produção de forrageiras (Ashfield et al., 2014).

Durante a fase de recuperação, na qual todos os animais receberam dieta para ganho de 150 g/dia, sendo obtido ganho próximo ao esperado (Tabela 3), não foi verificado ganho

compensatório. Possivelmente, o grau de restrição alimentar não foi suficiente para proporcionar o crescimento acelerado. Dashtizadeh et al. (2008) não observaram ganho compensatório no período de realimentação após 45 dias de restrição alimentar; no entanto, encontraram ganho compensatório após 60 e 75 dias de restrição alimentar em caprinos. Em ovinos realimentados por 90 dias após restrição nutricional severa de proteína e energia (perda de peso de 16 g/dia) durante 60 dias, observou-se ganho compensatório de 153 g/dia (Li et al., 2015).

Os caprinos submetidos ao EX+REST apresentaram o menor peso corporal no final da fase de recuperação, quando comparados aos demais tratamentos; isto indica que o exercício de caminhada, juntamente com a restrição alimentar, levou ao comprometimento da recuperação destes animais nesta fase na qual foram realimentados. D' Oliveira et al. (2014), estudando bovinos da raça Nelore submetidos ao transporte a pé por comitiva, observaram perda de peso durante o período de caminhada, com baixo ganho de peso durante a fase de recuperação em que os animais permaneceram em piquete com forrageira. Os autores associaram esta resposta ao exercício de caminhada, uma vez que a diferença entre os grupos experimentais foi mantida até o final do período de recuperação.

No presente experimento houve aumento da AOL durante o período de recuperação; no entanto, a diferença entre os grupos que sofreram restrição alimentar e os sem restrição alimentar permaneceu. Isto é mais um indicativo de que não houve crescimento compensatório, haja vista que Dashtizadeh et al. (2008) encontraram redução da área do *Longissimus dorsi* de caprinos submetidos à restrição alimentar em nível de manutenção durante 45, 60 e 75 dias, porém, durante a realimentação, os autores também não verificaram diferença entre os grupos que sofreram restrição alimentar e o grupo controle.

Os hormônios tireoidianos são secretados em resposta à ação do hormônio estimulador da tireoide (TSH), o qual atua em seus receptores na tireoide para estimular a síntese e liberação do T₃ e T₄ (Flier et al., 2000). Os hormônios tireoidianos são responsáveis por modular o consumo de oxigênio, a taxa metabólica basal, o metabolismo de carboidratos, lipídeos e proteínas, controle da termogênese e peso corporal (revisado por Mullur et al., 2014). Assim, a literatura tem demonstrado que, em bovinos (Cassar-Malek et al., 2001; Keogh et al., 2015b; Yambayamba et al., 1996b), caprinos (Gómez-Pastén et al., 1999; Lérias et al., 2015) e ovinos (Wester et al., 1995) submetidos à restrição alimentar há redução das concentrações plasmáticas dos hormônios tireoidianos. No presente experimento na fase de caminhada os grupos com restrição alimentar (EX+REST e S/EX+REST) apresentaram concentração plasmática de T₃ menor do que aqueles dos grupos EX+AD e S/EX+AD.

Segundo Yambayamba et al. (1996b) a redução na concentração de T_3 pode ser responsável pela diminuição dos gastos energéticos por meio da diminuição da produção de calor, e conseqüentemente, do exigência de manutenção.

Ao final do período de recuperação, os níveis plasmáticos de T_3 foram semelhantes em todos os tratamentos. A literatura relata que os níveis plasmáticos dos hormônios tireoidianos retornam aos níveis similares àqueles observados nos animais que não foram submetidos à restrição alimentar ainda nas primeiras semanas do período de realimentação (Yambayamba et al., 1996b; Keogh et al., 2015b). Logo, a menor concentração plasmática de T_3 e T_4 em animais sob restrição alimentar, é mantida durante os primeiros dias da realimentação, conseqüentemente as menores taxas metabólicas persistem durante o início do crescimento compensatório (Keogh et al., 2015b).

Para Gundasheva (2016), o exercício ocasiona o aumento na concentração plasmática de AST e ALT e sérica de CK em equinos, sendo estas alterações associadas com injúrias à célula muscular. Da mesma forma, Sejian et al. (2012) observaram que, em ovinos submetidos ao estresse de caminhada, também ocorreu elevação na concentração plasmática de AST e ALT. No entanto, no presente experimento não foi observada elevação na concentração sérica de AST e ALT, indicando que o exercício físico de caminhada não foi o suficiente para causar injúrias musculares.

Os produtos relacionados com metabolismo energético (HDL, LDL e triglicerídeos) não foram afetados pelos tratamentos. Estes resultados divergem dos encontrados por Keogh et al. (2015b), que verificaram redução dos níveis de triglicerídeos nos primeiros 25 dias do período de restrição alimentar, seguido por elevação dos níveis de beta-hidroxibutirato (BHB) e ácidos graxos não esterificados (AGNES). Segundo Hornick et al. (1998), animais submetidos à restrição alimentar apresentaram déficit energético, com menor relação insulina:GH, o que resulta em aumento na mobilização das reservas energéticas do animal. Como consequência da menor concentração plasmática de glicose e insulina, quando o animal encontra-se em balanço energético negativo, há o aumento nas concentrações séricas dos produtos da lipólise dos triglicerídeos no tecido adiposo (AGNES e glicerol; Herdt, 2000). Entretanto, como no presente experimento a EGS era pequena, associada ao fato de que não houve elevação na concentração sérica de GH, conseqüentemente não houve uma elevada mobilização do tecido adiposo, que resultaria em elevação dos níveis séricos de triglicerídeos.

O metabolismo dos compostos nitrogenados é amplamente influenciado pelo balanço energético do animal. Os níveis plasmáticos de albumina podem detectar e quantificar a subnutrição proteica em longo prazo (Caldeira et al., 2007). Já a CK participa do metabolismo

energético, principalmente do músculo, sendo a CK responsável por catalisar a reação reversível de troca do fosfato da fosfocreatina e liberação de creatinina e ATP (Kaneko et al., 2008). Desta forma, a CK é utilizada para detectar injúrias ou catabolismo muscular (Kaneko et al., 2008). No entanto, não houve diferença significativa entre os tratamentos para a concentração sérica de albumina, proteína total e CK nos caprinos. Possivelmente, apesar da redução de massa muscular observada pela menor AOL durante a fase de caminhada, isto não foi o suficiente para apresentar alteração sérica dos metabólitos do metabolismo proteico. Keogh et al. (2015a,b) observaram que em bovinos Belgian Blue submetidos à restrição alimentar (GMD de 0,6 kg/dia) houve catabolismo proteico, com consequente redução de massa corporal e aumento na concentração plasmática de creatinina e albumina. Bezerra et al. (2013) também encontraram redução na concentração sérica de albumina em bovinos submetidos à restrição alimentar de 20 e 40% da exigência de manutenção.

Os níveis séricos de ureia foram menores ao final da fase de caminhada (Figura 3), com exceção do tratamento S/EX+AD. Segundo Ellenberger et al. (1989), a concentração de nitrogênio ureico no sangue (BUN) indica o catabolismo/anabolismo da proteína e consumo de proteína da dieta. Quando há restrição alimentar, verifica-se redução nas concentrações de ureia plasmática (Hornick et al., 1998, Keogh et al., 2015b, Lérias et al., 2015), e esta resposta tem sido apontada como consequência do menor aporte de nitrogênio da dieta (Lérias et al., 2015).

Durante a fase de recuperação (85d) não houve diferença significativa para nenhum dos metabólitos séricos. De acordo com Bezerra et al. (2013) e Askar (2016), durante o período de restrição alimentar há redução na ingestão e excreção de N (urina e fezes) e balanço de N. No entanto, quando os animais são realimentados com dieta *ad libitum* há aumento da ingestão, além da retenção de N como consequência da melhora na sua digestibilidade e eficiência de metabolização (Van Eenaeme et al., 1998). Logo, os níveis plasmáticos de ureia (Yambayamba et al., 1996b; Keogh et al., 2015b; Bezerra et al., 2013) e creatinina (Keogh et al., 2015b) durante a realimentação normalizam-se e tornam-se similares ao grupo controle nos primeiros dias.

CONCLUSÕES

A caminhada diária de 7,5 km não reduz o desempenho dos caprinos, tanto no peso corporal como nas características de AOL e EGS. Já, a restrição alimentar leva à redução do

desempenho, como diminuição do peso corporal, menor AOL e EGS. Aliadas a estas alterações no desempenho dos caprinos, há redução na concentração plasmática de T₃ e ureia.

Ainda, apesar dos animais terem sido submetidos à restrição alimentar no nível de manutenção e acarretar em redução no desempenho dos caprinos, não ocorreu ganho compensatório nestes animais.

LITERATURA CITADA

- Abouheif, M., Al-Owaimer, A., Kraidees, M., Metwally, H., Shafey, T., 2013. Effect of restricted feeding and realimentation on feed performance and carcass characteristics of growing lambs. *Rev. Bras. Zootec.* 42, 95–101. doi:10.1590/S1516-35982013000200003
- Abouheif, M., Al-Sornokh, H., Swelum, A., Yaqoob, H., Al-Owaimer, A., 2015. Effect of different feed restriction regimens on lamb performance and carcass traits. *Rev. Bras. Zootec.* 44, 76–82. doi:10.1590/S1806-92902015000300001
- Almeida, T.R.V, Perez, J.R.O., Chlad, M., França, P.M., Leite, R.F., Nolli, C.P., 2011. Desempenho e tamanho de vísceras de cordeiros Santa Inês após ganho compensatório. *Rev. Bras. Zootec.* 40, 616-621. doi: 10.1590/S1516-35982011000300021
- Ashfield, a., Wallace, M., Mcgee, M., Crosson, P., 2014. Bioeconomic modelling of compensatory growth for grass-based dairy calf-to-beef production systems. *J. Agric. Sci.* 1–12. doi:10.1017/S0021859613000531
- Askar, A.R., 2016. Effects of long-term restricted feeding on digestion and energy utilization in Balady vs. Shami goats. *Livest. Sci.* 185, 61–67. doi:10.1016/j.livsci.2016.01.015
- Association of Official Analytical Chemists, 2000. *Official Methods of Analysis of AOAC International*. 17th., Gaithersburg, MD, USA.
- Bezerra, L.R., Neto, S.G., de Medeiros, A.N., Mariz, T.M. de A., Oliveira, R.L., Cândido, E.P., Silva, A.M. de A., 2013. Feed restriction followed by realimentation in prepubescent Zebu females. *Trop. Anim. Health Prod.* 45, 1161–1169. doi:10.1007/s11250-012-0341-8
- Caldeira, R.M., Belo, A.T., Santos, C.C., Vazques, M.I., Portugal, A. V., 2007. The effect of long-term feed restriction and over-nutrition on body condition score, blood metabolites and hormonal profiles in ewes. *Small Rumin. Res.* 68, 242–255. doi:10.1016/j.smallrumres.2005.08.026
- Campana, L.L., Modesto, E.C., Barros, A.C.C. de, Zanella, P.G., Carvalho, C.A.B. de, Camargo Filho, S.T., 2015. Ingestive behavior of crossbred heifers in four seasons related to the structure of stargrass pasture. *Acta Sci. Anim. Sci.* 37, 67-72. doi:10.4025/actascianimsci.v37i1.24787
- Cassar-Malek, I., Kahl, S., Jurie, C., Picard, B., 2001. Influence of feeding level during postweaning growth on circulating concentrations of thyroid hormones and

- extrathyroidal 5'-deiodination in steers. *J. Anim. Sci.* 79, 2679–2687. doi:/2001.79102679x
- Chilliard, Y., Bocquier, F., Doreau, M., 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.* 38, 131–152. doi:10.1051/rnd:19980201
- D'Oliveira, M.C., Souza, M.I.L., Corrêa Filho, R.A.C., Morais, M. da G., Ítavo, C.C.B.F., Franco, G.L., 2014. Effects of road transportation or driving on the weight and metabolism of young bulls. *Trop. Anim. Health Prod.* 46, 1447–1453. doi:10.1007/s11250-014-0663-9
- Dashtizadeh, M.; Zamiri, M.J. ; Kamalzadeh, A. ; Kamali, A., 2008. Effect of feed restriction on compensatory growth response of young male goats. *Iran. J. Vet. Res.* 9, 109 – 120.
- Di Marco, O.N, Aello, M.S., 2001 Energy expenditure due to forage intake and walking of grazing cattle. *Arq. Bras. Med. Vet Zootec.* 53, 100-105. doi : 10.1590/S0102-09352001000100017
- Drouillard, J.S., Klopfenstein, T.J., Britton, R.A., Bauer, M.L., Gramlich, S.M., Wester, T.J., Ferrell, C.L., 1991. Growth, body composition, and visceral organ mass and metabolism in lambs during and after metabolizable protein or net energy restrictions. *J. Anim. Sci.* 69, 3357–3375. doi:/1991.6983357x
- Ellenberger, M. a, Johnson, D.E., Carstens, G.E., Hossner, K.L., Holland, D., Nett, T.M., Nockels, C.F., 1989. Endocrine and Metabolic Changes during Altered Growth Rates in Beef Cattle. *J. Anim. Sci.* 67, 1446-1454. doi: 10.2134/jas1989.6761446x
- Flier, J.S., Harris, M., Hollenberg, A.N., 2000. Leptin, nutrition, and the thyroid: The why, the wherefore, and the wiring. *J. Clin. Invest.* 105, 859–861. doi:10.1172/JCI9725
- Goering, H.K., Van Soest, P.J., 1970. Forage fiber analysis. *Agric. Handb.* 1–19.
- Gómez-Pastén, M., Mora, O., Pedraza-Chaverri, J., Shimada, A. 1999. The effect of a long term feed restriction on metabolism and tissue composition of goat. *J. Agri. Sci.* 132, 227-232.
- Gundasheva, D., 2016. Biochemical response to physical exercise in show-jumping horses. *Comp. Exerc. Physiol.* 12, 11-16. DOI: <http://dx.doi.org/10.3920/CEP150033>
- Herdt, T.H., 2000. Ruminant Adaptation to Negative Energy Balance. *Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract.* 16, 215–230. doi:10.1016/S0749-0720(15)30102-X
- Hornick, J.L., Eenaeme, C. Van, Diez, M., Minet, V., Istasse, L., 1998. Different periods of feed restriction before compensatory growth in Belgian Blue bulls: II . Plasma metabolites and hormones. *J. Anim. Sci.* 76, 260–271. doi:/1998.761260x
- Hornick, J.L., Van Eenaeme, C., Gérard, O., Dufrasne, I., Istasse, L., 2000. Mechanisms of reduced and compensatory growth. *Domest. Anim. Endocrinol.* 19, 121–132. doi:10.1016/S0739-7240(00)00072-2
- Kamalzadeh, A., van Bruchem, J., Koops, W., Tamminga, S., Zwart, D., 1997. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: feed intake, digestion, nitrogen

- balance and modeling changes in feed efficiency. *Livest. Prod. Sci.* 52, 209–217. doi:10.1016/S0301-6226(97)00125-5
- Kamalzadeh, A., Koops, W., van Bruchem, J., 1998. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: Modelling changes in body dimensions. *Livest. Prod. Sci.* 53, 57–67. doi:10.1016/S0301-6226(97)00136-X
- Kaneko, J.J., Harvey, J.W., Bruss, M.I. (Eds.), *Clinical Biochemistry of Domestic Animals*. Academic Press, San Diego, 2008.
- Keogh, K., Waters, S.M., Kelly, A.K., Kenny, D.A., 2015a. Feed restriction and subsequent realimentation in Holstein Friesian bulls : I . Effect on animal performance; muscle, fat, and linear body measurements ; and slaughter characteristics. *J. Anim. Sci.* 93, 3578-3589. doi:10.2527/jas2014-8470
- Keogh K, Waters SM, Kelly AK, Wylie AR, Sauerwein H, Sweeney T, K. DA, 2015b. Feed restriction and realimentation in Holstein – Friesian bulls : II . Effect on blood pressure and systemic concentrations of metabolites and metabolic hormones 1. *J Anim Sci* 93, 3590–3601. doi:10.2527/jas2014-8471
- Kilgour, R., 2012. In pursuit of “normal”: A review of the behavior of cattle at pasture. *Appl. Anim. Behav. Sci* 138, 1-11. doi: 10.1016/j.applanim.2011.12.002
- Lérias, J.R., Peña, R., Hernández-Castellano, L.E., Capote, J., Castro, N., Argüello, A., Araújo, S.S., Saco, Y., Bassols, A., Almeida, A.M., 2015. Establishment of the biochemical and endocrine blood profiles in the Majorera and Palmera dairy goat breeds: the effect of feed restriction. *J. Dairy Res.* 1–10. doi:10.1017/S0022029915000412
- Li, D.B., Liu, X.G., Zhang, C.Z., Kao, G.L., Hou, X.Z., 2015. Effects of nutrient restriction followed by realimentation on growth, visceral organ mass, cellularity, and jejunal morphology in lambs. *Livest. Sci.* 173, 24–31. doi:10.1016/j.livsci.2014.12.011
- Mullur, R., Liu, Y.; Brent, G. A., 2014. Thyroid hormone regulation of metabolism. *Physiol. Rev.* 94, 355-382. doi: 10.1152/physrev.00030.20130031-9333/
- NRC. *Nutrient Requirements of Small Ruminants: Sheep, Goats, Cervids, and New World Camelids*. National Academy of Science, Washington, D.C. 2007. 347p.
- Sejian, V., Maurya, V.P., Naqvi, S.M.K., 2012. Effect of walking stress on growth, physiological adaptability and endocrine responses in Malpura ewes in a semi-arid tropical environment. *Int. J. Biometeorol.* 56, 243–252. doi:10.1007/s00484-011-0420-y
- Sejian, V., Maurya, V.P., Kumar, K., Naqvi, S.M.K., 2013. Effect of multiple stresses on growth and adaptive capability of Malpura ewes under semi-arid tropical environment. *Trop. Anim. Health Prod.* 45, 107–116. doi:10.1007/s11250-012-0180-7
- Valente, E.E.L., Paulino, M.F., Detmann, E., Valadares Filho, S.C., Chizzotti, M.L., Silva, A.G., Maciel, I.F.S., 2013. Grazing behavior and locomotion of young bulls receiving different nutritional plans in a tropical pasture. *Asian-Australasian J. Anim. Sci.* 26, 1717–1725. doi:10.5713/ajas.2013.13165
- Van Eenaeme, C., Evrard, M., Hornick, J.L., Baldwin, P., Diez, M., Istasse, L., 1998. Nitrogen balance and myofibrillar protein turnover in double muscled Belgian Blue bulls

in relation to compensatory growth after different periods of restricted feeding. *Can. J. Anim. Sci.* 78, 549–559. doi:10.4141/A97-065

Wester, T.J., Britton, R.A., Klopfenstein, T.J., Ham, G.A., Hickok, D.T., Krehbiel, C.R., 1995. Differential effects of Plane of Protein or Energy Nutrition on Visceral Organs and Hormones in lambs. *J. Anim. Sci.* 73, 1674–1688. doi: /1995.7361674x

Yambayamba, E.S.K., Price, M.A., Jones, S.D.M., 1996a. Compensatory growth of carcass tissues and visceral organs in beef heifers. *Livest. Prod. Sci.* 46, 19–32. doi:10.1016/0301-6226(96)00014-0

Yambayamba, E.S., Price, M. a, Foxcroft, G.R., 1996b. Hormonal status, metabolic changes, and resting metabolic rate in beef heifers undergoing compensatory growth. *J. Anim. Sci.* 74, 57-69. doi: /1996.74157x

Yang, J., Lu, X., Hou, X., Wang, H., Shi, C., Wang, G., Wu, S., Gao, A., 2016. Feed restriction alters lipogenic and adipokine gene expression in visceral and subcutaneous fat depots in lamb. *Livest. Sci.* 188, 48–54. doi:10.1016/j.livsci.2016.04.007

Efeito do exercício sobre a expressão dos genes GHR, IGF-1R, IGF-1 e PPAR α nas células brancas do sangue de caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação

Resumo: A sazonalidade das forrageiras associada ao sistema de criação extensivo dos animais ruminantes nos países de clima tropical, acarreta num cenário que há um gasto extra de energia dos animais em busca de alimento. Isto leva a perda de peso dos mesmos, com mudança em seu metabolismo, o que inclui alterações hormonais, e na expressão de alguns genes relacionados ao metabolismo proteico e lipídico. Objetivou-se avaliar o efeito do exercício de $7,5 \pm 0,4$ km sobre a concentração plasmática de hormônio do crescimento (GH) e a expressão gênica dos receptores de hormônio do crescimento (GHR), de fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-IR) e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α) e fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-1), em caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação durante 50 dias. O experimento foi dividido em duas fases. Na primeira fase os tratamentos foram: EX+REST - animais com exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); S/EX+REST - animais sem exercício e alimentados com 90% da exigência de manutenção (n=9); EX+AD - animais com exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9); S/EX+AD - animais sem exercício e alimentados com expectativa de ganho (n=9). Na segunda fase (recuperação), todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d, por 35 dias, sem exercício físico. Para a mensuração da expressão gênica foram coletadas células sanguíneas brancas. Não houve efeito do nível de alimentação ou do exercício sobre a concentração plasmática do GH, assim como da expressão gênica do GHR, IGF-IR, IGF-I e PPAR α . A restrição alimentar e o exercício físico de caminhada de 7,5 km diário não ocasionam elevação do GH plasmático ou alteração na expressão gênica dos receptores de GHR, IGF1R e PPAR α , assim como do IGF-1 nas células sanguíneas brancas de caprinos.

Palavras chave: ganho compensatório, gene, restrição alimentar, ruminante.

**Effect of exercise on expression of GHR, IGF-1R, IGF-1 and PPAR α gene in White
blood cells of goat under different nutritional plans**

Abstract: Seasonality of forage associated to extensive livestock production systems of ruminants in tropical climate lead to a setting where animals have an extra energy expenditure in search of food. This leads to weight loss of the animals, with changes in their metabolism, including hormonal changes and expression of protein and lipid metabolism genes associated. The objective was to assess the effect of a 7.5 ± 0.4 km exercise on plasma concentration of growth hormone (GH) and gene expression of growth hormone receptor (GHR), hormone-like growth insulin 1 receptor (IGF-IR), proliferator activated receptor alpha peroxisome (PPAR α) and hormone-like growth insulin 1 of goats under different nutritional plans during 50 days. The experiment was split in two phases. On the first phase, the treatments were EX+REST – animals in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); S/EX+REST - animals not in exercise and fed 90% of energy requirement for maintenance (n=9); EX+AD - animals in exercise and fed with prospect of weight gain (n=9); S/EX+AD - animals not in exercise and prospect of weight gain (n=9). At the second phase, all the animals were fed to meet their requirement for gain of 150g/d during 35 days, without exercise. There were no effects of feeding level or exercise on the plasma concentration of GH, as well as gene expression. of GHR, IGF-IR, IGF-I and PPAR α . In conclusion, the feed restriction and walking exercise of 7.5 km daily doesn't result in elevation of plasmatic GH or altered the gene expression of GHR, IGF-IR and PPAR α receptors, as well as IGF-I in white blood cell in goats.

Keywords: compensatory growth, feed restriction, gene, ruminant

INTRODUÇÃO

Para atingir o maior potencial de crescimento do animal é necessário o suprimento adequado dos nutrientes para que as taxas de crescimento sejam mantidas. Logo, quando as taxas de crescimento são reduzidas como consequência da restrição alimentar são observadas na literatura redução no ganho de peso, na eficiência alimentar (Abouheif et al., 2013) e no crescimento em dimensões do corpo (peso corporal, comprimento de ulna e tronco, altura de cernelha, altura de garupa, largura de paleta e profundidade do peito; Kamalzadeh et al., 1998), assim como mudanças na prioridade de crescimento, em que alguns tecidos passam a crescer menos, como por exemplo, as vísceras e o tecido adiposo (Abouheif et al., 2013). Ainda associado a estas alterações há a redução das concentrações de triiodotironina (T_3), tiroxina (T_4), insulina, glicose e fator do crescimento semelhante à insulina tipo I (IGF-I), enquanto o hormônio do crescimento (GH) e a concentração de ácidos graxos não esterificados (AGNES) aumentam (Yambayamba et al., 1996).

Da mesma forma como há alteração na concentração dos hormônios relacionados ao metabolismo basal, proteico e lipídico, há mudanças na expressão gênica dos receptores e genes relacionados ao crescimento corporal como o GH, IGF-I e seus receptores. Tem sido demonstrado que animais submetidos à restrição alimentar apresentam aumento na expressão gênica de GH (Kang et al., 2015) e PPAR α (Loor et al., 2007), além de redução na expressão gênica de IGF-I (Keogh et al., 2015a). No entanto, pouco se conhece sobre os efeitos do exercício associado à restrição alimentar na expressão gênica dos genes e receptores relacionados ao metabolismo energético em ruminantes.

Desta forma, objetivou-se avaliar o efeito do exercício sobre a concentração sérica de GH e a expressão gênica dos receptores de hormônio do crescimento (GHR), de fator do crescimento semelhante à insulina 1 (IGF-IR) e os receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α) e fator do crescimento semelhante a insulina (IGF-I), em caprinos submetidos a diferentes níveis de alimentação durante 50 dias, e as implicações no período de recuperação do exercício e realimentação de 35 dias.

MATERIAIS E MÉTODOS

Todos os procedimentos relacionados aos animais neste estudo foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Federal de Mato Grosso do

Sul (CEUA 480/2012). Os detalhes sobre a manutenção dos animais, regime alimentar e composição da dieta são os mesmos descritos no artigo 1. Em resumo, o experimento foi dividido em dois períodos experimentais. No primeiro, período de caminhada, foram utilizados trinta e seis (36) caprinos machos não castrados ($\frac{1}{2}$ Boer, $\frac{1}{2}$ sem raça definida (SRD)), de aproximadamente oito meses de idade, aleatoriamente distribuídos nos seguintes tratamentos experimentais: animais com exercício de caminhada e alimentados com 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007), (**EX+REST**); animais sem exercício de caminhada e alimentados 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007) (**S/EX+REST**); animais com exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007) (**S/EX+AD**); e animais sem exercício de caminhada e alimentados com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007) (**EX+AD**). Por 50 dias, os animais pertencentes aos grupos com exercício de caminhada (**EX+REST** e **EX+AD**), percorreram um trajeto de $7,5 \pm 0,4$ km, com velocidade média de $4,61 \pm 0,6$ km/h durante o período da manhã, antes da alimentação. Após 50 dias deu-se início ao 2º período experimental que constituiu a fase de recuperação, cuja duração foi de 35 dias, na qual todos os animais receberam alimentação para atender a exigência de ganho de 150 g/d predita pelo NRC (2007). Neste período os animais não foram submetidos ao exercício físico de caminhada em nenhum dos grupos experimentais, para avaliação do efeito residual do exercício sobre o crescimento dos animais em diferentes níveis de alimentação.

Ao final da fase de caminhada (dia 50, 50d) e da fase de recuperação (dia 35 após o final da caminhada, 85d) foram realizadas colheita de sangue antes da alimentação e do exercício dos animais. As amostras de sangue foram colhidas por venopunção jugular, de cada um dos 36 animais, sendo colhido 5 mL em tubos Vacutainer® contendo heparina sódica e 5 mL em tubos Vacutainer® contendo EDTA K2, para a obtenção do plasma e das células sanguíneas brancas, respectivamente. As amostras de sangue coletadas com heparina foram centrifugadas a 3000 rpm, durante 15 minutos para obtenção do plasma e armazenados em tubos eppendorf a -80°C até o momento da análise. Foi mensurado hormônio do crescimento (GH) plasmático através de kits imunoenzimáticos (*hGH AccuBind* ELISA Kit, MONOBIND), no Laboratório de Fisiologia Animal Básica da USP, Campus de Pirassununga. Para tal uma curva padrão foi determinada utilizando-se seis pontos com concentrações conhecidas, sendo a leitura feita em leitor do tipo Elisa (Multiscan MS, Labsystem).

As amostras para a análise de expressão gênica foram processadas imediatamente após a colheita do sangue no laboratório de biologia molecular da Universidade Federal de Mato

Grosso do Sul, o procedimento utilizado consistiu na centrifugação das amostras a 2000 rpm, durante 15 minutos em temperatura ambiente. Em seguida removeu-se o plasma, e recuperou-se as células brancas do sangue por asperção, as quais foram acondicionadas em microtubo contendo 1,2 mL de RNAlater (Ambion AM 7020, Life Technologies) e armazenadas a -80°C até o momento da análise.

Os procedimentos para a quantificação da expressão gênica dos GHR, IGF-1R, IGF-1 e PPAR α , assim como a mensuração da concentração plasmática do GH foram realizados no Laboratório de Fisiologia Animal Básica da USP, Campus de Pirassununga. Para a extração do RNA das amostras de sangue armazenadas em RNAlater, inicialmente foi realizada a centrifugação por 5 minutos a 13000 rpm e retirado o sobrenadante, o qual era constituído apenas de RNAlater. Em seguida foi adicionado 1 mL de solução para lisar as hemácias, e as amostras foram homogeneizadas e centrifugadas novamente por 1 minuto a 13000 rpm. O sobrenadante foi retirado e o procedimento de lise das hemácias foi repetido novamente. Ao final deste procedimento de recuperação das células foi realizada a extração e purificação do RNA de acordo com as recomendações do Kit PureLink RNA Mini Kit (Ambion[®], Life Technologies[™]). Após a purificação do RNA foi realizado o tratamento do RNA com DNase, segundo recomendações do manual do fabricante (RQ1 RNA-free DNase, Promega Corporation) antes da reação de transcrição reversa.

Para a reação de transcrição reversa foi adicionado ao tubo com o RNA 1 μL de oligo(dT)₁₅ primer (Promega Corporation) e incubado a 70°C por 5 minutos. Depois, resfriado a 4°C durante 1 minuto e adicionados 9,4 μL da mistura, a qual continha 4 μL de tampão 5X, 2,4 μL MgCl₂ (25mM), 1,0 μL dNTP (10mM; dATP, dCTP, dGTP, dTTP, Promega Corporation), 1,0 μL de inibidor de RNase (40 u/ μL ; RNasin Plus RNase Inhibitor, Promega Corporation) e 1,0 μL de GoScript Reverse Transcription (160 u/ μL ; GoScript TM Reverse Transcription System, Promega Corporation). Em seguida foi incubado a 25°C por 5 minutos para anelamento do primer; 42°C durante 60 minutos para extensão da fita; 70°C durante 15 minutos para inativar a transcriptase reversa; seguido pelo resfriamento a 4°C . Desta forma, foi sintetizado cDNA de cada uma das amostras de RNA, as quais foram utilizadas na reação de PCR (reação em cadeia da polimerase) em tempo real.

Inicialmente, foi realizada a PCR em tempo real para verificar a presença dos genes nos leucócitos e síntese do cDNA. Os primers PPAR α , GHR, IGF-1R, IGF-1 e Gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase (GAPDH) foram desenhados utilizando informações do código no GenBank como pode ser observado na Tabela 1. A reação para cada um dos genes em estudo foi realizada em 20 μL de mistura, a qual foi constituída por 10 μL de Mix Sybr Green; 8,2

μL de água livre de RNA; 0,4 μL de primer direto; 0,4 μL de primer (Tabela 1) e 1 μL do cDNA. As condições de amplificação foram 50°C por 2 minutos, 95°C por 10 minutos, 40 ciclos de 15 segundos a 95°C e 60 segundos a 60°C, sendo cada amostra analisada em duplicata.

O gene GAPDH foi utilizado como controle endógeno. Os dados foram analisados usando o método comparativo Ct, onde a quantidade do gene alvo foi normalizada para o gene GAPDH e comparada em relação a um calibrador (amostra controle) e, então, calculado o $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$, conforme Livak e Schmittgen, 2001. A especificidade da reação foi confirmada pela curva de dissociação de cada fragmento amplificado e o tamanho do fragmento por eletroforese em gel de agarose corado com Sybr® Safe (Invitrogen, Carlsbad, CA) conforme apresentado na figura 1.

Tabela 1- Sequência dos oligonucleotídeos iniciadores (*primers*).

Gene		Sequência dos oligonucleotídeos iniciadores (5' → 3')	Código no GenBank	Fragmento (pb)
GAPDH	Direto	5'-GGTGATGCTGGTGCTGAG-3'	AJ431207	181
	Reverso	5'-TGACAATCTTGAGGGTGTG-3'		
GHR	Direto	5'-CGTCTCTGCTGGTGAAAACA-3'	NM_001285648	148
	Reverso	5'-AACGGGTGGATCTGGTTGTA-3'		
IGF-1R	Direto	5'-TGGAGTGCTGTATGCCTCTGT-3'	XM_005694951	178
	Reverso	5'-GGTCTCGGGCTCATCCTT-3'		
IGF-1	Direto	5'-TGCTCTCCAGTTCGTGTG-3'	FJ716104	142
	Reverso	5'-CATCTCCAGCCTCCTCAG-3'		
PPAR α	Direto	5'-GACAAAGCCTCTGGCTACCACTA-3'	HM600811	80
	Reverso	5'-TTCAGCCGAATCGTTCTCCTA-3'		

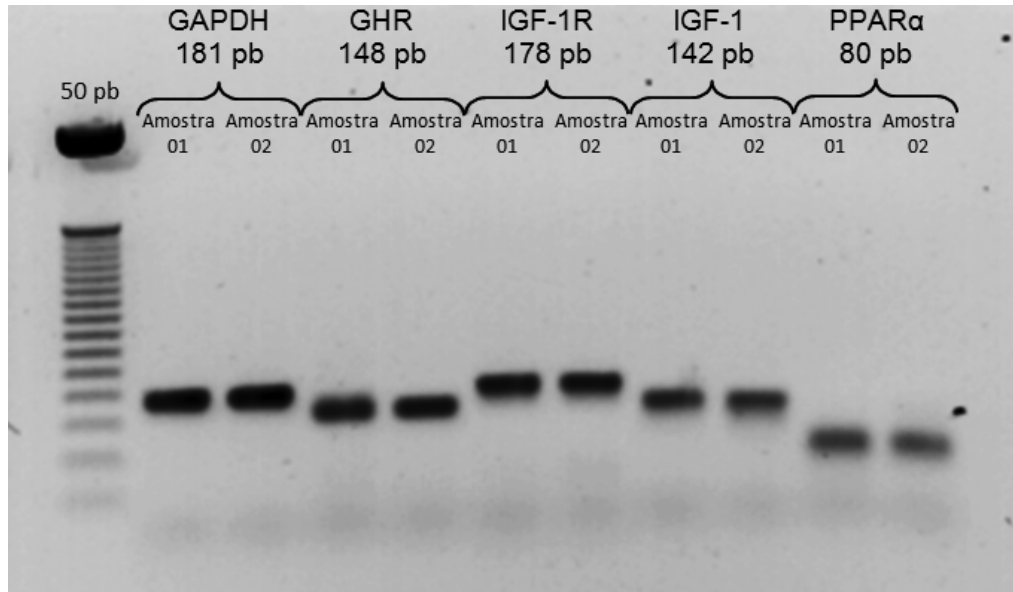


Figura 1. Imagem do gel de agarose com os devidos fragmentos de pares de bases dos genes em estudo. Expressão gênica do Gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase (GAPDH); receptores de hormônio do crescimento (GHR), receptor de fator de crescimento semelhante à insulina 1 (IGF-1R); Fator de crescimento semelhante à insulina (IGF-1) e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α). Pb: par de bases.

O delineamento experimental foi o de blocos casualizados, em esquema fatorial 2 x 2 (2 tipos de atividade física x 2 níveis de alimentação) com nove repetições, e o peso inicial como bloco. Os dados foram analisados utilizando o procedimento PROC MIXED do SAS para medidas repetidas no tempo, sendo a data de coleta utilizada como efeito repetido, e as matrizes de covariância foram escolhidas de acordo com os critérios de informação de Akaike (AIC) e Bayesiano (BIC). Desta forma, foi utilizada a estrutura de matriz não estruturada (UN) para a expressão gênica de GHR e PPAR α ; simétrica composta (CS) para expressão gênica de IGF1R e IGF-I; e Toeplitz (TOEP) para o GH plasmático. Quando cabível, as médias de quadrados mínimos foram comparadas por meio do teste tipo Tukey, em nível de 5% de probabilidade.

RESULTADOS

As concentrações plasmáticas de GH não foram afetadas significativamente pelos tratamentos (Tabela 2). Foi verificado efeito apenas de data de colheita, na qual a menor concentração sérica de GH foi observada no final da recuperação (85d; $0,03 \pm 0,004$ ng/mL), seguido pelo final da caminhada (50d; $0,05 \pm 0,004$ ng/mL) e início do experimento (0d; $0,06 \pm 0,004$ ng/mL).

Tabela 2 – Médias dos quadrados mínimos e erros padrão das concentrações plasmáticas de hormônio do crescimento (GH) em caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada – 0d e 50d) e posteriormente submetidos a alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia, sem exercício de caminhada (fase de recuperação – 85d) durante 35 dias.

Data	EX+AD	EX+REST	S/EX+AD	S/EX+REST	EPM	Valor -P		
						T	D	TxD
	GH (ng/mL)							
0d	0,06	0,06	0,05	0,06				
50d	0,05	0,06	0,03	0,05	± 0,01	0,36	0,01	0,78
85d	0,03	0,03	0,02	0,04				

Da mesma forma, não houve efeito do nível de alimentação ($p=0,79$; $0,77$; $0,63$ e $0,92$); exercício físico de caminhada ($p= 0,85$; $0,87$; $0,55$ e $0,90$) ou interação entre nível de alimentação e exercício físico ($p= 0,10$; $0,54$; $0,89$ e $0,65$) sobre a expressão gênica dos receptores de GHR, IGF-I, IGF1R e PPAR α , respectivamente (Figura 2).

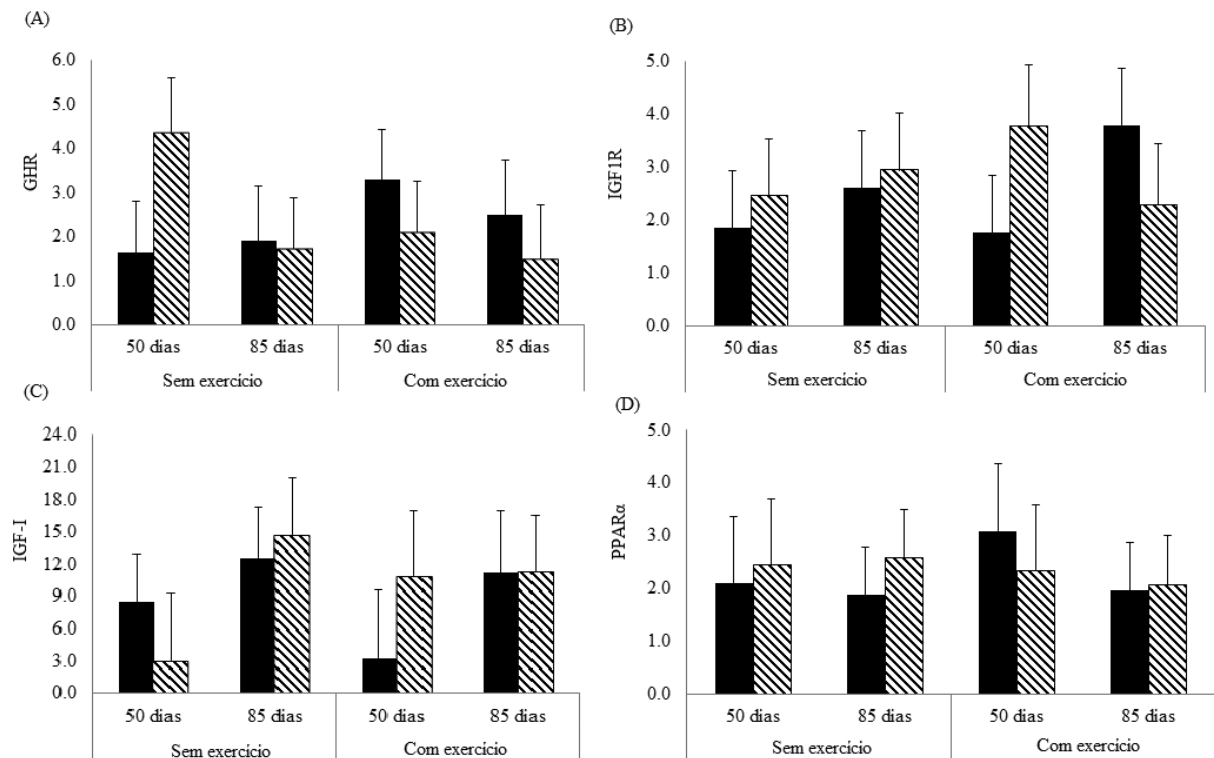


Figura 2. Efeito do tratamento sobre expressão gênica do (A) receptor de hormônio do crescimento (GHR); (B) receptor de fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF1R); (C) fator de crescimento semelhante à insulina tipo 1 (IGF-I) e receptores ativados por proliferador de peroxissoma alfa (PPAR α) nas células sanguíneas brancas de caprinos submetidos aos tratamentos EX+AD, EX+REST, S/EX+AD, S/EX+REST durante 50 dias (fase de caminhada -50d) e, posteriormente submetidos a alimentação com expectativa de ganho de 150 g/dia, sem exercício de caminhada (fase de recuperação - 85d) durante 35 dias. Os dados apresentados são as médias dos quadrados mínimos e erros padrão dos tratamentos, sendo a barra sólida alimentação restrita a 90% da exigência de manutenção de acordo com o NRC (2007), e a barra com listras diagonais dieta com expectativa de ganho de 150 g/dia de acordo com o NRC (2007).

DISCUSSÃO

O GH e seu receptor (GHR) pertencem à família dos peptídeos citoquininas e seus receptores. É sintetizado na hipófise, cérebro, linfócitos, placenta, tecido mamário e glândula pineal (revisado por Butler e Roith, 2001) e, frequentemente, associado ao crescimento pós-natal, porém seus efeitos sobre crescimento e metabolismo ocorrem de forma indireta por meio da síntese de outros fatores do crescimento como o IGF-I (revisado por Butler e Roith, 2001). A literatura tem demonstrado que a restrição alimentar leva ao aumento do GH sanguíneo (Ellenberger et al., 1989; Wertz-Lutz et al., 2008). Este aumento do GH sanguíneo, segundo Henry et al. (2001), pode ser em resposta ao baixo influxo de nutrientes, o qual reduz a síntese de somatotastina (SRIF) e aumenta a liberação de hormônio liberador de hormônio

do crescimento (GHRH) no hipotálamo, com consequente aumento da síntese e liberação de GH. Pode, ainda, ser devido ao fato de que animais em restrição alimentar severa apresentam elevação na expressão dos genes: receptor de secretagogos de GH (GHSR ou grelina), receptor de hormônio liberador de hormônio do crescimento (GHRHR) e GH na hipófise (Yang et al., 2014). Porém, no presente trabalho não houve efeito da alimentação ou do exercício sobre a concentração sérica de GH dos caprinos, assim como na expressão gênica de GHR. Isto indica que a restrição alimentar não foi severa o suficiente para alterar a expressão do gene GHR nas células brancas do sangue, ou ainda, que a falta de resposta deva-se à elevada variação existente entre as amostras, como pode ser observado na barra de erro padrão da figura 1A.

O IGF-I é sintetizado e liberado, principalmente, pelo fígado, estimulado pelo GH (Kato et al., 2007), sendo sintetizado de forma autócrina e/ou parácrina por outras células, como as dos tecidos muscular, adiposo (Mcguire et al., 1992) e leucócitos (Fragala et al., 2014). A literatura demonstra que ruminantes submetidos à restrição alimentar apresentam redução na concentração sanguínea de IGF-I (Cabaraux et al., 2003; Keogh et al., 2015b; Lérias et al., 2015; Wester et al., 1995), a qual é a mesma normalizada em poucos dias quando os animais são realimentados (Cabaraux et al., 2003; Keogh et al., 2015b; Wester et al., 1995). O IGF é sintetizado e liberado, não havendo armazenamento em vesículas, e, para que ocorra a sua ação, o mesmo deve ligar-se ao seu receptor (Jones e Clemmons, 1995). No entanto, o receptor de IGF tipo I liga-se ao IGF-I com igual ou maior afinidade do que o IGF-II e a insulina (Mcguire et al., 1992). Além de possuir um papel central nos processos de anabolismo, tem sido sugerido que o IGF-I participa do mecanismo de recuperação muscular após o exercício em humanos (Fragala et al., 2014). Estes autores encontraram aumento na expressão de IGF-IR em monócitos e granulócitos de humanos submetidos ao exercício de resistência por uma hora diária. Porém, no presente experimento, apesar dos animais terem sido submetidos ao exercício físico da caminhada não houve diferença significativa quanto à expressão gênica de IGF-IR e IGF-I.

Além do exercício, a restrição alimentar é outro fator que pode levar à alteração na expressão gênica de IGF-IR e IGF. Keogh et al. (2015a) observaram redução na expressão gênica de IGF-1, em bovinos submetidos à restrição alimentar (ganho médio diário de 0,6 kg/dia), sendo normalizada no ganho compensatório. No entanto, no presente experimento, não houve diferença significativa entre os animais que sofreram restrição alimentar e durante o período de recuperação (Figura 1B e C); possivelmente, a restrição alimentar não foi severa

o suficiente para alterar a expressão gênica destes genes nas células brancas do sangue, haja vista que os demais experimentos foram mensurados em células do tecido hepático.

O receptor PPAR α possui um papel central no metabolismo dos ácidos graxos, tanto no armazenamento, ativação, transporte e oxidação mitocondrial e peroxissomal, assim como na cetogênese, *turnover* de triglicerídeos, gliconeogênese e síntese/secreção da bile (revisado por Kersten, 2014). Kersten et al. (1999) observaram que, em camundongos geneticamente modificados para não expressar o gene PPAR α , há um baixo nível de β -hidroxibutirato, o que reflete a reduzida taxa de oxidação dos ácidos graxos quando os mesmos encontram-se em jejum por 24 h. Em ruminantes a ativação do PPAR α está associada com o controle do catabolismo dos ácidos graxos, regulando a β -oxidação (Bionaz et al., 2013). A expressão do PPAR α é aumentada em bovinos submetidos à restrição alimentar e contendo sinais clínico de cetose (Loor et al., 2007). No presente experimento não houve efeito de tratamento sobre a expressão gênica de PPAR α ; possivelmente a restrição alimentar não foi suficiente para alterar a expressão do gene nas células brancas, pois, segundo Bionaz et al. (2013), o gene PPAR α nos leucócitos expressa-se de forma moderada a baixa, porém sua expressão é alta nos rins e fígado.

CONCLUSÕES

A restrição alimentar e o exercício físico de caminhada de 7,5 km diário não acarretam em elevação do GH plasmático ou alteração na expressão gênica dos receptores GHR, IGF1R e PPAR α , assim como do IGF-1 nas células sanguíneas brancas de caprinos.

LITERATURA CITADA

- Abouheif, M., Al-Owaimer, A., Kraidees, M., Metwally, H., Shafey, T., 2013. Effect of restricted feeding and realimentation on feed performance and carcass characteristics of growing lambs. *Rev. Bras. Zootec.* 42, 95–101. doi:10.1590/S1516-35982013000200003
- Bionaz, M., Chen, S., Khan, M.J., Loor, J.J., 2013. Functional role of PPARs in ruminants: Potential targets for fine-tuning metabolism during growth and lactation. *PPAR Res.* 2013, 1-28. doi:10.1155/2013/684159
- Butler, A.A., Roith, D. Le, 2001. Control of growth by the somatotropic axis : Growth Hormone and the Insulin-Like growth factors have related and independent roles. *Annu.Rev.Physiol.*, 63, 141-164. doi:10.1146/annurev.physiol.63.1.141
- Cabaraux, J. F., M. Kerrou, C. van Eenaeme, I. Dufrasne, L. Istasse, J. L. Hornick. 2003. Different modes of food restriction and compensatory growth in double-musled Belgian Blue bulls: Plasma metabolites and hormones. *Anim. Sci.* 77:205–214.

- Ellenberger, M. a, Johnson, D.E., Carstens, G.E., Hossner, K.L., Holland, D., Nett, T.M., Nockels, C.F., 1989. Endocrine and Metabolic Changes during Altered Growth Rates in Beef Cattle. *J. Anim. Sci.* 67, 1446-1454. doi: 10.2134/jas1989.6761446x
- Fragala, M.S., Jajtner, A.R., Townsend, J.R., Gonzalez, A.M., Wells, A.J., Oliveira, L.P., Hoffman, J.A.Y.R., Stout, J.R., Fukuda, D.H., 2014. Leukocyte IGF-1 Receptor Expression during Muscle Recovery. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 47, 92–99. doi:10.1249/MSS.0000000000000392
- Henry, B.A., Rao, A., Tilbrook, A.J., Clarke, I.J., 2001. Chronic food-restriction alters the expression of somatostatin and growth hormone-releasing hormone in the ovariectomised ewe. *J. Endocrinol.* 170, R1–R5. doi: 10.1677/joe.0.170R001
- Jones, J.I., Clemmons, D.R., 1995. Insulin-like growth factors and their binding proteins. biological actions. *Endocr. Rev.* 16, 3–34. DOI: 10.1210/edrv-16-1-3
- Kamalzadeh, A., Koops, W., van Bruchem, J., 1998. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: Modelling changes in body dimensions. *Livest. Prod. Sci.* 53, 57–67. doi:10.1016/S0301-6226(97)00136-X
- Kang, H.J., Trang, N.H., Baik, M., 2015. Effects of Dietary Restriction on the Expression of Lipid Metabolism and Growth Hormone Signaling Genes in the Longissimus dorsi Muscle of Korean Cattle Steers. *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 28, 1187–1193. doi:10.5713/ajas.15.0056
- Katoh, K., Takahashi, T., Kobayashi, Y., Obara, Y., 2007. Somatotropic axis and nutrition in young ruminants around weaning time. *Asian-Australasian J. Anim. Sci.* 20, 1156–1168.
- Keogh, K., Waters, S.M., Kelly, A.K., Wylie, A.R.G., Kenny, D.A., 2015a. Effect of feed restriction and subsequent re-alimentation on hormones and genes of the somatotropic axis in cattle. *Physiol. Genomics* 47, 264–73. doi:10.1152/physiolgenomics.00134.2014
- Keogh K, Waters SM, Kelly AK, Wylie AR, Sauerwein H, Sweeney T, K. DA, 2015b. Feed restriction and realimentation in Holstein – Friesian bulls : II . Effect on blood pressure and systemic concentrations of metabolites and metabolic hormones 1. *J. Anim. Sci.* 93, 3590–3601. doi:10.2527/jas2014-8471
- Kersten, S., Seydoux, J., Peters, J.M., Gonzalez, F.J., Desvergne, B., Wahli, W., 1999. Peroxisome proliferator-activated receptor alpha mediates the adaptive response to fasting. *J. Clin. Invest.* 103, 1489–1498. doi: 10.1172/JCI6223
- Kersten, S., 2014. Integrated physiology and systems biology of PPAR α . *Mol. Metab.* 3, 354–371. doi:10.1016/j.molmet.2014.02.002
- Lérias, J.R., Peña, R., Hernández-Castellano, L.E., Capote, J., Castro, N., Argüello, A., Araújo, S.S., Saco, Y., Bassols, A., Almeida, A.M., 2015. Establishment of the biochemical and endocrine blood profiles in the Majorera and Palmera dairy goat breeds: the effect of feed restriction. *J. Dairy Res.* 82, 416–425. doi:10.1017/S0022029915000412
- Livak, K.J., Schmittgen, T.D., 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and. *Methods* 25, 402–408. doi:10.1006/meth.2001.1262

- Loor, J.J., Everts, R.E., Bionaz, M., Dann, H.M., Morin, D.E., Oliveira, R., Rodriguez-Zas, S.L., Drackley, J.K., Lewin, H. a, 2007. Nutrition-induced ketosis alters metabolic and signaling gene networks in liver of periparturient dairy cows. *Physiol. Genomics* 32, 105–116. doi:10.1152/physiolgenomics.00188.2007
- Mcguire, M.A.; Vicini, J.L.; Bauman, D.E.; Veenhuizen, J.J., 1992. Insulin-like growth factors and binding proteins in ruminants and their nutritional regulation. *J. Anim. Sci.* 70, 2901-2910. doi:10.2527/1992.7092901x
- NRC. Nutrient Requirements of Small Ruminants: Sheep, Goats, Cervids, and New World Camelids. National Academy of Science, Washintgton, D.C. 2007. 347p.
- Wertz-Lutz, A.E., Daniel, J.A., Clapper, J.A., Trenkle, A., Beitz, D.C., 2008. Prolonged, moderate nutrient restriction in beef cattle results in persistently elevated circulating ghrelin concentrations. *J. Anim. Sci.* 86, 564–575. doi:10.2527/jas.2007-0556
- Wester, T.J., Britton, R.A., Klopfenstein, T.J., Ham, G.A., Hickok, D.T., Krehbiel, C.R., 1995. Differential effects of Plane of Protein or Energy Nutrition on Visceral Organs and Hormones in lambs. *J. Anim. Sci.* 73, 1674–1688. doi: /1995.7361674x
- Yambayamba, E.S., Price, M. a, Foxcroft, G.R., 1996. Hormonal status, metabolic changes, and resting metabolic rate in beef heifers undergoing compensatory growth. *J. Anim. Sci.* 74, 57-69. doi: /1996.74157x
- Yang, J., Hou, X., Gao, A., Wang, H., 2014. Effect of dietary energy and protein restriction followed by realimentation on pituitary mRNA expression of growth hormone and related genes in lambs. *Small Rumin. Res.* 119, 39–44. doi:10.1016/j.smallrumres.2014.02.016