

Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants

Une période de restriction alimentaire ralentit la prise de poids de l'animal en croissance, mais, après retour à une alimentation normale, le retard de croissance est généralement compensé. Cet article étudie les mécanismes liés à ce phénomène de compensation et ses conséquences sur la composition corporelle des animaux et la qualité de leur viande.

L'élevage dans les zones herbagères, plus particulièrement celui des ruminants en croissance, s'appuie sur deux points principaux : la réduction des coûts, qui concerne essentiellement l'alimentation, et la fourniture de produits de qualité. Afin de diminuer les coûts, il est courant d'alimenter un ruminant de manière restreinte en hiver. L'alimentation

estivale au pâturage permet en général à l'animal de compenser au moins partiellement le retard pris pendant la période hivernale. Cette conduite est pratiquée de longue date, mais il convient d'en appréhender les processus à la lumière des résultats récents issus de la recherche. Ceux-ci ont notamment permis d'éclaircir les mécanismes métaboliques et physiologiques à l'origine de la croissance compensatrice. Il s'agit également d'examiner les répercussions de la compensation sur la croissance et la composition corporelle finale des animaux.

Résumé

L'alternance, volontaire ou non, de périodes d'apports alimentaires réduits et élevés engendre chez les animaux un phénomène de croissance compensatrice. Bien que son étude ait fait l'objet de nombreux travaux, les avancées récentes des recherches méritent d'être synthétisées, ce qui fait l'objet du présent article. Plus particulièrement, l'influence de phases de restriction et de réalimentation sur la qualité finale des produits est un aspect novateur des recherches menées dans ce domaine. Par ailleurs, les mécanismes hormonaux liés à la compensation sont dorénavant mieux connus. Ils gouvernent l'orientation des métabolismes énergétique et protéique vers l'accroissement de l'accrétion protéique pendant la croissance compensatrice. L'influence de la compensation sur la composition corporelle finale des animaux est faible, même si certains auteurs décrivent des animaux plus maigres à la fin d'une phase de compensation. En ce qui concerne les caractéristiques des muscles, les changements induits par une restriction alimentaire sont souvent réversibles et annulés par la compensation. Néanmoins, certaines études montrent une amélioration de la qualité sensorielle finale de la viande, plus particulièrement de la tendreté. Ces résultats sont à nuancer, mais justifient l'intérêt porté aux études reliant croissance discontinue et caractéristiques du muscle et de la viande. Des développements futurs et des prolongements de ces recherches sont envisagés et mis en perspective.

La demande sociétale évolue de plus en plus vers la fourniture par l'agriculture en général, et l'élevage en particulier, de produits de bonne qualité sensorielle notamment. Ces produits correspondent à une augmentation de la valeur ajoutée et donc du revenu des éleveurs. La qualité sensorielle de la viande dépend des paramètres de tendreté, de flaveur, de jutosité et de couleur. Elle est également reliée aux caractéristiques du muscle dont elle est issue. Les caractéristiques des fibres musculaires, de la trame conjonctive, ainsi que la teneur en lipides intra-musculaires, vont influencer sur la qualité de la viande. Il est donc intéressant d'étudier l'influence d'alternances de phase de restriction alimentaire et de compensation sur les caractéristiques du muscle et sur les qualités sensorielles ultérieures de la viande.

1 / Définition et caractéristiques de la croissance compensatrice

Les paragraphes suivants s'appuient notamment sur les revues réalisées par O'Donovan (1984) et Ryan (1990).

1.1 / Définition

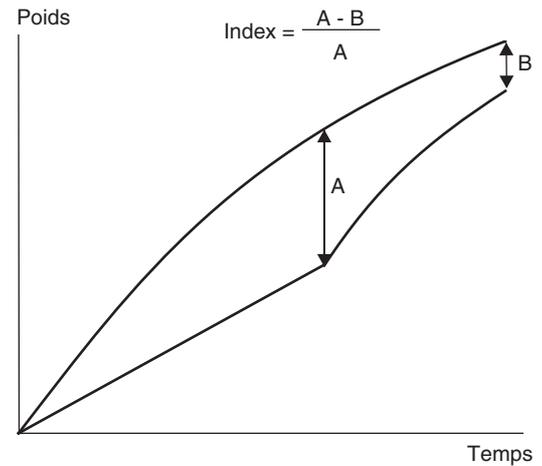
Pour des raisons économiques ou non, l'éleveur peut faire subir à l'animal des périodes de restriction alimentaire qui provoquent un ralentissement de la croissance. Lors du retour à une alimentation non limitée, il peut s'ensuivre une phase de compensation. La croissance compensatrice se définit comme un accroissement de la vitesse de croissance (gain de poids par unité de temps) par rapport à la normale, observé parfois à la suite d'une période de restriction. La restriction doit être telle que le poids de l'animal ait augmenté très lentement, stagné, voire diminué, et ce pendant une durée suffisante pour que l'animal se soit adapté à cet état de faible nutrition (Ryan 1990). Hogg (1991) en donne une définition moins restrictive car il ne conditionne pas la compensation à une adaptation préalable des animaux à une alimentation limitée. La définition de Ryan (1990) nous permet toutefois d'écarter les cas de sous-alimentation transitoire.

1.2 / Caractéristiques

Les animaux peuvent répondre de manière très différente à une réalimentation après une période de restriction alimentaire. Certains peuvent présenter une vitesse de croissance très élevée qui se maintient suffisamment longtemps pour qu'ils atteignent un poids similaire à celui des animaux en croissance continue d'âge identique : c'est la compensation complète ou totale. Celle-ci a été mise en évidence de longue date chez les ovins par Thornton *et al* (1979). Chez les bovins, elle n'a été observée que récemment (Ryan *et al* 1993a, Yambayamba *et al* 1996a). Des compensations partielles ont été mises en évidence, notamment chez les bovins par Fox *et al* (1972) et chez les ovins par Mac Manus *et al* (1972). Soit les animaux ont vu leur vitesse de croissance augmenter mais sans pouvoir atteindre le poids d'animaux non restreints du même âge, soit la vitesse de croissance élevée au début de la compensation n'a pas persisté et finalement ils ont retrouvé une croissance similaire aux animaux témoins. Dans certains cas, les bovins restreints puis réalimentés ne présentent aucune croissance compensatrice. Enfin, une diminution du format adulte et un retard permanent dans le développement ont été mesurés chez des bovins (Taylor *et al* 1981). Cependant, la durée de la restriction était dans ce cas plus élevée que dans des conditions habituelles de restriction.

Wilson et Osbourn (1960), repris par Hornick *et al* (2000), ont proposé un index afin de quantifier l'intensité de la compensation (figure 1). Cet index vaut 100 % dans le

Figure 1. Evolution des poids lors d'une croissance continue ou discontinue. L'index de compensation est calculé à partir de l'écart de poids entre les deux types de croissance avant et après compensation (d'après Hornick et al 2000).



cas d'une compensation totale. Les valeurs rencontrées usuellement se situent entre 50 et 100 %.

2 / Facteurs influençant la croissance compensatrice

De nombreux facteurs peuvent influencer la croissance compensatrice dont les plus importants sont l'âge auquel la restriction est imposée, la sévérité et la durée de celle-ci.

2.1 / Age à la restriction

Lorsque la restriction intervient avant le sevrage, les veaux ont une faible capacité de compensation, quel que soit le niveau de restriction imposé (revue de Berge 1991). Chez les ovins, Alden (1968) a montré que des animaux soumis à une restriction alimentaire au cours des six premiers mois de leur vie rattrapaient leur retard en beaucoup plus de temps (56 mois) que ceux restreints pendant leur second semestre de croissance (11 mois de compensation). Reardon et Lambourne (1966) ont mis en évidence une période butoir au-delà de laquelle les ovins ne compensent plus : ils ont observé une compensation entre 3 et 9 mois, mais plus entre 9 et 13 mois. Quelle que soit l'espèce, les animaux peuvent compenser pendant une large période une fois que l'âge critique initial, situé après le sevrage, est passé. En revanche, une restriction précoce, appliquée lorsque le développement des tissus osseux ou musculaire est prépondérant, peut compromettre la croissance ultérieure des animaux. Par ailleurs, la capacité de compensation des animaux diminue à mesure qu'ils se rapprochent du stade adulte.

2.2 / Nature de la restriction

La croissance compensatrice se produit aussi bien après une restriction énergétique que protéique. Il est souvent difficile de découpler les apports énergétiques et pro-

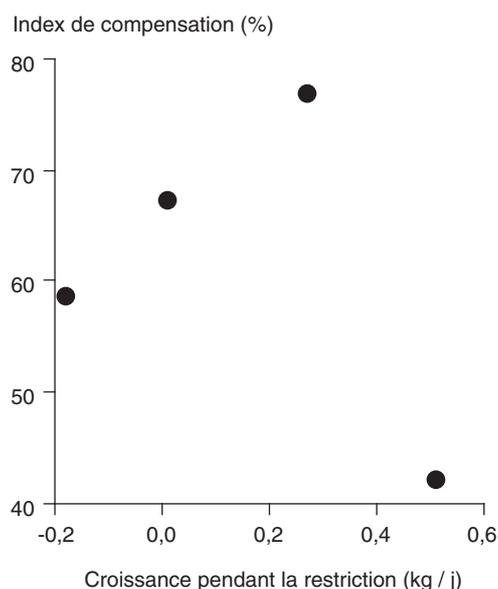
Les animaux compensent généralement mieux un retard de croissance au-delà d'un âge critique et si la restriction alimentaire n'est pas trop sévère.

téique chez les ruminants, même si Drouillard *et al* (1991) ont comparé l'effet de la nature de la restriction sur la croissance ultérieure de bœufs. Ils n'ont pu mesurer aucune différence significative dans les performances pendant la période de finition entre deux lots d'animaux ayant subi une restriction de sévérité identique mais de nature différente. La compensation était toutefois influencée plus fortement par la sévérité et la longueur de la restriction lorsque celle-ci concernait l'énergie apportée.

2.3 / Sévérité de la restriction

Le tableau 1 regroupe des valeurs de vitesse de croissance de bovins pendant les phases de restriction et de réalimentation. D'une manière générale, la réponse compensatrice des animaux est d'autant plus importante que la restriction imposée est forte, pour un même type d'animal. Il semble cependant exister un optimum pour l'index de compensation en fonction de la sévérité de la res-

Figure 2. Evolution de l'index de compensation pour différentes croissances pendant la phase de restriction. Données de Saubidet et Verde (1976) pour des boeufs Angus. L'index a été calculé lorsque les animaux du lot témoin ont atteint l'objectif de poids fixé (450 kg).



triction. Les données mesurées chez des bœufs Angus par Saubidet et Verde (1976) (figure 2) montrent en effet que l'index de compensation est maximal pour une croissance de l'ordre de 250 g/j pendant la phase de restriction. L'index de compensation est notamment plus faible qu'à l'optimum lorsque la croissance de ces animaux devient négative, ce qui traduit une capacité de compensation plus faible.

2.4 / Durée de la restriction

L'augmentation de la durée de la restriction, sans en modifier la sévérité, augmente la vitesse de croissance durant la phase de compensation. Graham et Searle (1975) ont montré que des moutons maintenus au même poids pendant 6 mois avaient une croissance plus forte après réalimentation que ceux dont le poids ne restait constant que pendant 4 mois. Cependant, d'après Drouillard *et al* (1991), la sévérité de la restriction a plus d'effet que sa durée sur la vitesse de croissance pendant la compensation. Des bœufs ayant subi une restriction énergétique sévère montrent peu d'écart de croissance pendant la réalimentation si la durée de restriction est longue ou courte (1,60 vs 1,46 kg/j). Après une restriction peu sévère et courte, la vitesse de croissance compensatrice des animaux est significativement plus faible (1,09 kg/j).

2.5 / Mode de réalimentation

La croissance compensatrice se réalise souvent au pâturage. Le niveau d'alimentation est particulièrement élevé au printemps car il coïncide avec la forte poussée de l'herbe. Assez logiquement, la croissance compensatrice est d'autant plus forte que le niveau de réalimentation est élevé. Lors de la réalimentation, la nourriture doit donc être fournie *ad libitum* pour que le maximum de croissance ait lieu.

3 / Mécanismes de la croissance compensatrice

3.1 / Modification de l'ingestion

Il est connu qu'à la suite d'une période de restriction alimentaire, les animaux augmentent leur ingestion pendant la phase de réali-

Tableau 1. Durée de restriction et de réalimentation et gain moyen quotidien mesurés chez des bovins.

Type d'animal	Durée (j)		Gain moyen quotidien (kg / j)		Référence
	Restriction	Réalimentation	Restriction	Réalimentation	
Boeufs Aberdeen Angus	112	240	0,51	0,83	Saubidet et Verde (1976)
	112	224	0,27	1,03	
	112	238	0,01	1,06	
	112	257	-0,18	1,13	
Boeufs Angus x Hereford	189	110	0,40	1,59	Carstens <i>et al</i> (1989)
Génisses Hereford croisées	62	136	0,50	1,24	Yambayamba et Price (1991)
	62 puis 57	88	0,49 puis 0,00	1,91	
Bœufs Hereford	89	330	-0,46	1,14	Ryan <i>et al</i> (1993a)
Taurillons Blanc Bleu Belge	135	260	1,10	1,37	Hornick <i>et al</i> (1998a)
	135	275	0,52	1,50	

Lors de la restriction, le métabolisme énergétique basal diminue et reste faible quand la réalimentation commence. La croissance est alors accélérée car le métabolisme est plus efficace pour permettre une augmentation de l'accrétion protéique.

mentation. Ainsi, Micol et Béranger (1981) ont estimé, sur la base d'une analyse de données de la littérature, que les quantités de matière sèche ingérées par des bovins restreints puis réalimentés, rapportées à leur poids métabolique (poids vif^{0,75}), étaient accrues d'en moyenne 10 % pendant la phase de réalimentation par rapport à des animaux en croissance continue. L'analyse des résultats fait cependant apparaître de fortes variations autour de la valeur moyenne : l'augmentation varie de 3 à 24 % suivant les expérimentations. Ces variations sont en partie liées à la sévérité de la restriction alimentaire, mais résultent aussi de différences de développement du tractus digestif pendant la phase de sous-alimentation. Ryan *et al* (1993a) ont constaté que l'écart de quantités ingérées, entre des bœufs en compensation et des témoins, ne s'établissait que 100 jours après la réalimentation et le passage à une alimentation à volonté. Ce délai dans l'augmentation des quantités ingérées pendant la compensation est attribuable au temps nécessaire à la restauration des capacités du tractus digestif, à la suite d'une restriction relativement sévère ayant entraîné une perte de poids. L'augmentation des quantités ingérées est due principalement à un état d'engraissement plus faible des animaux en compensation (Forbes 1986).

3.2 / Modification des métabolismes énergétique et protéique

a / Conséquences d'une restriction alimentaire

Dépenses énergétiques à l'échelle de l'animal entier, des tissus et des organes

La restriction alimentaire se traduit par une baisse des dépenses énergétiques associée à une diminution du métabolisme de base et de l'activité physique. Cette diminution des dépenses énergétiques dépend de la sévérité de la restriction alimentaire, de sa durée et d'autres facteurs comme la race, le sexe et la composition corporelle. Des études ont montré chez les animaux restreints une économie d'énergie exprimée par unité de poids de l'ordre de 13 à 20 % par rapport à des animaux alimentés au-dessus de l'entretien (Ortigue et Durand 1995). Les mêmes tendances sont retrouvées dans d'autres études, mais les résultats restent extrêmement variables.

La diminution des dépenses énergétiques globales peut s'expliquer par une diminution de la taille et du poids des tissus et/ou une diminution de l'activité métabolique par unité de poids pour tout ou partie des tissus. Malgré leur faible importance pondérale, le tube digestif, le foie et la peau participent pour environ 60 % des dépenses énergétiques de l'organisme. Lors de la restriction alimentaire, les dépenses énergétiques, les débits sanguins et le poids des tissus splanchniques diminuent fortement. L'impact de la restriction alimentaire sur les dépenses énergétiques musculaires apparaît à plus long terme et ce sont les tissus splanchniques qui sont

essentiellement responsables des modifications des dépenses énergétiques de l'animal entier.

Métabolismes énergétique et protéique

Ces altérations des dépenses énergétiques nécessitent des adaptations des métabolismes énergétique et protéique. Le compartiment protéique est préservé dans un premier temps au détriment des réserves adipeuses. Les flux de nutriments entre tissus et organes sont également altérés avec une augmentation du relargage des acides gras libres et des corps cétoniques par les tissus adipeux et le foie vers les tissus périphériques comme le muscle (Yambayamba *et al* 1996b). En contrepartie, le muscle relargue des composés glucoformateurs (alanine, glutamine, lactate) nécessaires au métabolisme splanchnique (Lapierre *et al* 2000). La diminution des apports de propionate aux tissus splanchniques se traduit en effet par une réorientation de la néoglucogénèse vers l'utilisation de glycérol, lactate, glutamine et alanine et une diminution globale de la glycémie chez les animaux. A ce stade, les acides gras peuvent devenir la source énergétique majeure de l'organisme (Yambayamba *et al* 1996b).

La synthèse et la dégradation protéiques, qui représentent à elles seules environ 45 % des dépenses énergétiques de l'organisme (Lobley 1993), sont fortement modifiées par le niveau alimentaire. La synthèse, le gain protéique et, dans une moindre mesure, la dégradation sont diminués lors de la restriction alimentaire à l'échelle du muscle comme du corps entier (Van Eenaeme *et al* 1998, Lobley *et al* 2000). Chez le bovin adulte, dans le tube digestif et le foie, qui représentent une part importante du métabolisme protéique du corps entier (4 % pour le foie et 35 % pour le tube digestif), la synthèse protéique est altérée mais moins que dans le muscle (Lobley 1998).

b / Conséquences d'une croissance compensatrice

Dépenses énergétiques

Pendant la phase de croissance compensatrice, le métabolisme de l'animal reste adapté à un faible apport alimentaire alors que les animaux ne sont pas (ou peu) restreints. Le métabolisme énergétique basal de l'animal reste bas et augmente lentement par la suite, lors de l'adaptation au nouveau régime. Au cours de cette période, l'efficacité de l'utilisation de l'énergie et la proportion de protéines du régime retenue sont accrues, alors que les besoins énergétiques pour la croissance restent faibles (Carstens *et al* 1991), ce qui explique le gain de poids important de l'animal.

Métabolismes énergétique et protéique

Les concentrations des métabolites sanguins (glucose et acides gras non estérifiés), altérées à la suite de la restriction alimentaire, sont rétablies en huit jours environ, ce qui montre une réorientation de la néoglucogéné-

se vers l'utilisation des composés glucoformateurs comme le propionate (Yambayamba *et al* 1996b). La réalimentation se traduit également par une forte augmentation de la synthèse, de la dégradation et du gain protéique dans le corps entier et dans les protéines myofibrillaires musculaires, surtout dans les premiers temps (2 à 3 mois) (Van Eenaeme *et al* 1998, Rossi *et al* 2001). Cette augmentation de l'accrétion protéique peut être de 50 % supérieure chez les animaux réalimentés par rapport à des animaux témoins nourris *ad libitum* (Van Eenaeme *et al* 1998). L'augmentation de la protéolyse musculaire constatée lors de la réalimentation peut s'expliquer par une augmentation de l'activité de la m-calpaïne (Shackelford *et al* 1994, Van Eenaeme *et al* 1994). Selon les résultats de Muir *et al* (2001), celle-ci est associée à une diminution de la quantité de calpastatine (inhibiteur des calpaïnes). Cassar-Malek *et al* (2001b) ont observé que dans le muscle *Triceps brachii* (oxydatif), la quantité de la sous-unité 20S du protéasome ainsi que son activité PGPH (Peptidylglutamyl Peptide Hydrolase) sont augmentées après compensation. Selon la même logique, la quantité de serpine (un inhibiteur des sérines protéinases) est diminuée. L'importance d'autres systèmes protéolytiques tels que les cathepsines reste à démontrer. Les altérations de la protéolyse *in vivo* constatées lors de phases de restrictions alimentaires suivies de réalimentation, pourraient être impliquées dans les processus de maturation de la viande *post mortem* et expliquer en partie les variations de tendreté de la viande.

Plusieurs études ont montré que plus la restriction est longue, moins la réponse anabolique (en particulier l'accrétion protéique) est importante lors de la réalimentation (Van Eenaeme *et al* 1998). Cependant, dans ces études, les animaux restreints plus longtemps étaient également plus âgés et il est connu que l'âge (en interaction avec les hormones sexuelles) induit une réduction progressive du turnover protéique (Lobley *et al* 1993).

L'ensemble des adaptations des métabolismes énergétiques et protéiques (tableau 2) permet à l'animal d'utiliser au mieux une alimentation qui se fait plus rare et de garder ces capacités au début de la phase de réalimentation, ce qui rend l'organisme particulièrement efficace pour utiliser les nutriments. Ces processus, dépendants des apports alimentaires, sont par ailleurs très finement régulés par des hormones.

3.3 / Modifications hormonales

Chez les ruminants, des modifications du niveau nutritionnel s'accompagnent de variations des taux d'hormones circulantes (tableau 2, pour revues : Hogg 1991, Hornick *et al* 2000). Chez les bovins, Yambayamba *et al* (1996b) ont montré qu'une restriction alimentaire induit une chute rapide des concentrations circulantes d'insuline et d'insulin-like growth factor (IGF-1, dès 20 jours de restriction) et plus tardive pour les hormones thyroïdiennes, ce qu'ont confirmé nos travaux (Cassar-Malek *et al* 2001a). La restriction alimentaire induit également une augmentation des taux circulants de glucocorticoïdes et, à plus long terme, de ceux de l'hormone de croissance (GH, après 48 jours de restriction). Le découplage apparent entre les taux de GH et ceux d'IGF-1 peut s'expliquer par une résistance à la GH au niveau hépatique (réduction du nombre de récepteurs de haute affinité). De plus, les taux de leptine, hormone lipostatique sécrétée par les adipocytes, sont diminués chez les bovins et les ovins au cours de la restriction (Chilliard *et al* 1999). L'ensemble de ces modifications hormonales a pour conséquence de modifier la distribution de l'énergie, en favorisant en particulier la mobilisation des réserves corporelles.

Pendant la réalimentation, phase génératrice de croissance compensatrice, les modifications inverses sont observées (Yambayamba *et al* 1996b, Hornick *et al* 2000). L'insulinémie et les taux circulants d'IGF-1 sont rétablis en

Tableau 2. Adaptations métaboliques et endocriniennes à la restriction alimentaire et à la réalimentation consécutive (croissance compensatrice) chez les ruminants.

Métabolites / Hormones	Restriction	Réalimentation	Durée d'adaptation
Acides gras libres	↗	↘	Quelques jours
Corps cétoniques	↗	↘	Quelques jours
Glucose	↘	↗	Quelques jours
Urée	↘	↗	Quelques jours à quelques semaines
Insuline	↘	↗	Quelques jours
Insulin-Growth factor (IGF-1)	↘	↗	Quelques jours
Growth hormone (GH)	↗	↘	Quelques semaines
Glucocorticoïdes	↗	↘	Quelques jours
Hormones thyroïdiennes (T3-T4)	↘	↗	1 à 2 semaines
Métabolismes			
Dépenses énergétiques	↘	↗	Quelques jours à quelques semaines
Synthèse protéique musculaire	↘	↗	Quelques jours à quelques semaines
Protéolyse musculaire	↘	↗	Quelques jours à quelques semaines

quelques jours après le début de la réalimentation, avant ceux de la GH. Les taux d'hormones thyroïdiennes (T4 et T3) sont rétablis dans le mois qui suit (Blum *et al* 1985) ou restent inférieurs à ceux des animaux témoins. Nous avons montré, chez des bouvillons Montbéliards restreints pendant 3 mois avant d'être réalimentés à volonté, que la concentration circulante de T3 était restaurée en 15 jours. A partir de 56 jours de réalimentation, elle était supérieure à celle mesurée chez les bouvillons témoins et demeurait élevée pendant les deux mois restants de l'expérience (Cassar-Malek *et al* 2001a). De plus, l'état nutritionnel régule à la fois la production de T3 thyroïdienne et extra-thyroïdienne (dépendante de l'activité 5'-désiodase hépatique) chez le bovin. Ainsi, la production périphérique de T3 est vraisemblablement impliquée dans la croissance compensatrice. L'ensemble de ces phénomènes est favorable à l'utilisation des nutriments pour l'anabolisme et la croissance.

L'ensemble de ces réponses endocriniennes concourt à maintenir l'homéostasie des animaux, en permettant une redistribution des nutriments et de l'énergie entre les tissus et en régulant le métabolisme énergéto-protéique des tissus périphériques (foie, tissu adipeux et muscle). Elles traduisent la capacité des ruminants à s'adapter aux variations du niveau alimentaire, à moyen et à long terme, par des mécanismes hormonaux et métaboliques, avec pour répercussion une modification du rythme de croissance des animaux.

4 / Influence de la croissance compensatrice sur la composition corporelle des animaux et leurs caractéristiques musculaires

Le phénomène de compensation, lié à la restriction alimentaire puis la réalimentation, peut avoir une influence sur la composition corporelle (tissulaire et chimique) des animaux, et sur les caractéristiques de leurs muscles.

4.1 / Composition corporelle

a / Conséquences d'une restriction alimentaire

D'après Hornick *et al* (2000), les tissus réagissent différemment à une restriction alimentaire qui affecte, dans l'ordre, les viscères, les tissus adipeux et les muscles. Parmi les tissus adipeux, certains, tels que le tissu adipeux sous-cutané, peuvent être mobilisés plus facilement que d'autres (Yambayamba *et al* 1996a). Les expériences menées par Ryan *et al* (1993b) aboutissent à une conclusion similaire puisque, pour des bovins, ils ont constaté que la restriction affectait principalement le foie, les poumons et le tube digestif. Chez les ovins, les mêmes expériences ont montré en plus une décroissance du poids de la peau et de la viande. Les variations de composition chimique reflètent ces mêmes ten-

dances. Ainsi, pour Ryan *et al* (1993b), la perte moyenne de 10,4 kg de poids pour les bovins restreints était constituée d'une quantité importante d'eau (65,7 %) et de lipides (18,5 %), et d'une quantité relativement faible de protéines (10,9 %), le reste étant composé par la matière minérale (4,9 %).

Les tissus et composants chimiques les plus affectés par une restriction alimentaire sont les plus sujets à une compensation lors de la réalimentation.

b / Conséquences d'une croissance compensatrice

Composition tissulaire

La croissance compensatrice a un effet variable sur le poids des organes du 5^{ème} quartier. Foot et Tulloh (1977) ont montré que des bœufs Angus restreints pendant 100 jours puis réalimentés possédaient un foie plus lourd que des animaux maintenus à un poids constant pendant la durée de l'expérience (3,5 vs 3,2 kg). Ryan *et al* (1993b) n'ont constaté que peu d'écarts de composition tissulaire entre des bœufs ayant compensé complètement et les témoins. Chez ces derniers, seuls une tête plus lourde et un foie plus léger ont pu être mis en évidence. Ces résultats sont en accord avec ceux de Sainz et Bentley (1997), qui ont travaillé sur des bœufs ayant compensé après une période de restriction imposée soit en limitant une alimentation de bonne qualité, soit en fournissant *ad libitum* une ration de médiocre valeur. Ils ont montré que, quel que soit le mode de restriction, le poids du foie des animaux réalimentés était plus élevé que celui des témoins, et que l'accroissement du poids du foie pendant la compensation était lié à un phénomène d'hypertrophie. A la fin de la restriction, les quantités d'ADN présentes dans le foie sont peu altérées, ce qui permet une croissance rapide lorsque la disponibilité alimentaire augmente. Toutefois, les conclusions tirées d'expérimentations similaires ne sont pas identiques. Ainsi, au cours d'une expérience de croissance compensatrice sur des bœufs croisés Charolais x (Hereford x Frison) abattus à 450 kg, Wright et Russel (1991) ont seulement mis en évidence que les animaux ayant compensé avaient des pieds et un tractus digestif plus lourds. En tout état de cause, le niveau d'alimentation n'a bien souvent pas d'influence sur les proportions respectives de la carcasse et du 5^{ème} quartier (O'Donovan 1984), donc sur le rendement à l'abattage.

Il a été parfois montré que des animaux ayant réalisé une croissance compensatrice étaient plus maigres que des animaux en croissance continue (McManus *et al* 1972). Wright et Russel (1991) ont également constaté que des animaux conduits de manière continue possédaient des dépôts adipeux sous-cutanés plus importants (16,6 vs 10,4 kg) que des individus en croissance compensatrice abattus au même poids (450 kg). Le squelette de ces derniers était en revanche plus lourd. De même, Sainz *et al* (1995) ont trouvé chez des bœufs en fin de compensation une épaisseur de gras sous-cutané dorsal (9,9 et

La croissance compensatrice peut diminuer la proportion de gras dans la carcasse, mais les résultats varient largement selon les conditions de la restriction puis de la réalimentation.

11,6 mm pour deux lots différents) plus faible que chez les témoins (12,6 mm). Ces résultats doivent toutefois être nuancés. Certains auteurs n'ont pas mis en évidence un effet de la compensation sur la composition de la carcasse (Ryan *et al* 1993b, Yambayamba *et al* 1996a). Hornick *et al* (1998b) ont trouvé une proportion de dépôts adipeux plus forte, mais une teneur en gras intramusculaire plus faible, chez des taurillons Blanc Bleu Belge restreints puis en compensation, par rapport à des animaux en croissance continue.

Kamalzadeh *et al* (1998a) ont étudié l'influence d'une restriction plus ou moins longue sur le développement et l'évolution de mensurations chez des agneaux. Ils ont montré que les animaux restreints compensaient ultérieurement leur retard de développement, même si la durée de compensation était d'autant plus importante que la restriction était prolongée. Par ailleurs, Kamalzadeh *et al* (1998b) ont ajusté des équations d'allométrie afin de modéliser le développement des agneaux en fonction du niveau d'alimentation. Ils sont arrivés à la conclusion que les mensurations liées au squelette (longueur et hauteur du corps, longueur du cubitus, profondeur de poitrine) étaient moins sensibles à l'alternance de phases de restriction et de réalimentation que les mensurations en lien avec le dépôt de muscle ou de gras (mesures de largeur ou de circonférence, poids du corps).

Composition chimique

De nombreux auteurs ayant décrit l'évolution de la composition tissulaire au cours de phases de restriction/réalimentation ont également étudié l'influence du mode de conduite sur la composition chimique. Leurs conclusions vont en règle générale dans le même sens, à savoir que les teneurs en protéines et en lipides sont fortement reliées aux proportions respectives de muscles ou masse maigre, et de dépôts adipeux. Ainsi, Wright et Russel (1991) ont trouvé que les animaux ayant compensé avaient des teneurs en matière minérale plus fortes dans la carcasse et dans le 5^{ème} quartier, des proportions d'eau plus importantes et des teneurs en lipides moindres (117 *vs* 159 g/kg) que des bœufs en croissance continue. Enfin, Carstens *et al* (1991) ont montré que des bœufs croisés Angus x Hereford étaient composés, après compensation, d'une plus faible proportion de lipides (24,2 *vs* 32,4 %), et d'une plus forte proportion de protéines (16,6 *vs* 14,8 %) que des animaux en croissance continue.

Tout comme dans le cas de la composition tissulaire, d'autres auteurs n'ont toutefois pas pu mettre en évidence un effet significatif de la croissance compensatrice sur la composition chimique des animaux (Ryan *et al* 1993b, chez des bovins ayant compensé totalement). Sainz *et al* (1995) n'ont pas retrouvé dans les teneurs en protéines et en lipides du corps entier les petites différences observées en termes de composition tissulaire entre les différents modes de conduite.

Plus récemment, Laborde *et al* (2002) ont abattu à même état d'engraissement (estimé

par ultrason sur la couche de gras dorsal) des animaux issus d'une croissance continue ou discontinue. Le dépôt adipeux intramusculaire et le persillé ne différaient pas entre les deux lots. Ils ont cependant mis en évidence des différences dans la composition en acides gras, avec notamment un pourcentage de CLA (Conjugated Linoleic Acid) plus important chez les bœufs restreints puis réalimentés. Ces auteurs tempèrent toutefois leurs conclusions en qualifiant ces modifications qualitatives et quantitatives de minimes.

En conclusion, l'alternance de phases de restriction et de réalimentation peut engendrer des différences finales de composition, tant tissulaire que chimique, en comparaison avec des animaux en croissance continue. Des observations indiquent que la compensation entraînerait une augmentation du poids de certains viscères, ainsi qu'une diminution de la proportion de gras dans la carcasse. Ces conclusions doivent toutefois être nuancées. L'influence potentielle de la croissance compensatrice sur la composition corporelle finale des animaux est sous la dépendance des caractéristiques de la restriction (sévérité, durée) et de la réalimentation (niveau et qualité de l'alimentation), ainsi que de l'âge auquel les animaux sont restreints (Hornick *et al* 1999). La variabilité des résultats présentés ici reflète la diversité des schémas de conduite possibles.

4.2 / Caractéristiques musculaires

L'ensemble des modifications hormonales observées lors de changements du niveau énergétique de la ration ont des conséquences sur les caractéristiques musculaires.

a / Conséquences d'une restriction alimentaire

Une restriction énergétique importante (conduisant à un écart de poids de 80 kg) diminue fortement le diamètre des fibres musculaires, les fibres lentes oxydatives étant moins touchées que les fibres rapides (Yambayamba et Price 1991, Picard *et al* 1995). Toutefois, une restriction plus modeste (aux alentours de 40 kg d'écart) est sans effet sur la taille des fibres (Brandstetter *et al* 1998, Cassar-Malek *et al* 2001b). Les modifications des propriétés des fibres sont plus tardives. En effet, Yambayamba et Price (1991) ont observé sur des génisses une diminution de la taille des fibres après 2 mois de restriction, alors que des modifications du type de fibres ne sont visibles qu'après 4 mois de restriction.

Concernant le métabolisme énergétique du muscle, plusieurs expérimentations ont montré que la restriction énergétique induit une diminution du contenu en glycogène des muscles et de l'activité de la lactate déshydrogénase (LDH, glycolytique) sans modifier l'activité des enzymes oxydatives (Isocitrate déshydrogénase, ICDH ; Citrate synthase, CS ; Cytochrome oxydase, COX) (Brandstetter *et al* 1998, Cassar-Malek *et al* 2001b). Ceci suggère que le métabolisme glycolytique serait plus sensible aux modifications du niveau

énergétique que le métabolisme oxydatif. Dans les cas de forte restriction, la diminution du métabolisme glycolytique est accompagnée d'une diminution de la proportion de fibres FG (rapides glycolytiques) et d'une augmentation de la proportion de fibres SO (lentes oxydatives) (Seideman et Crouse 1986, Payne *et al* 1992, Brandstetter *et al* 1998). Ces différents effets sont plus marqués chez des taurillons que chez des bouvillons (Brandstetter *et al* 1998).

Les effets sur le collagène dépendent du muscle considéré. En effet, Damergi *et al* (1998) observent un collagène plus soluble dans le muscle *Semitendinosus* (ST) d'animaux restreints et, au contraire, un collagène moins soluble dans le *Triceps Brachii* (TB) des mêmes animaux.

Des effets différents selon le type de muscle sont également observés pour la teneur en ADN qui est augmentée dans le *Longissimus thoracis* (LT), alors qu'elle est diminuée dans le TB et n'est pas modifiée dans le ST. La teneur en protéines du muscle est diminuée uniquement dans les cas de fortes restrictions (Picard *et al* 1995).

b / Conséquences d'une croissance compensatrice

Le diamètre des fibres, diminué par la restriction énergétique, est rapidement restauré au cours de la croissance compensatrice. En particulier, Picard *et al* (1995) ont montré que la taille des fibres est restaurée dès 47 jours quelle que soit l'intensité de la compensation. Cependant, dans certains cas, la surface des fibres, en particulier oxydatives, reste inférieure après croissance compensatrice (Jurie *et al* 2000). Payne *et al* (1992) ont au contraire observé une hypertrophie des fibres de muscles de bovins conduits sur un rythme de croissance discontinu par rapport à un rythme continu.

Les conséquences de la croissance compensatrice sur les propriétés contractiles et métaboliques des muscles sont variables selon les expérimentations. En effet, à l'issue de la compensation, soit ces propriétés sont identiques chez les animaux restreints/compensés et témoins (Cassar-Malek *et al* 2001b) soit les muscles des animaux restreints/compensés renferment une proportion supérieure de fibres FG et un métabolisme plus glycolytique (Moody *et al* 1980, Johnston *et al* 1981, Brandstetter *et al* 1998). Si le niveau de compensation n'est pas suffisamment élevé, les muscles des animaux ayant compensé renferment une proportion supérieure de fibres SO (lentes oxydatives) et moins de fibres FG (rapides glycolytiques) (Picard *et al* 1995). Ces résultats différents sont fonction du niveau et de la durée de la compensation. Dans certains cas, des modifications des caractéristiques contractiles (moins de myosine IIa et plus de IIb), sans modifications des caractéristiques métaboliques sont observées (Jurie *et al* 2000), suggérant une sensibilité plus forte du type contractile.

Cependant, les effets diffèrent selon le type de muscle. En effet, l'activité des enzymes du

métabolisme oxydatif (CS et COX) est supérieure dans le muscle TB des animaux (bouvillons) ayant compensé, alors qu'elle a tendance à être inférieure dans le LT et n'est pas modifiée dans le ST des mêmes animaux (Cassar-Malek *et al* 2001b). Le TB étant de type plus oxydatif, il semble que la croissance compensatrice renforce le métabolisme oxydatif des muscles oxydatifs. Certains auteurs ont suggéré une néosynthèse de collagène au cours de la phase de croissance compensatrice (Kopp et Bonnet 1982, Crouse *et al* 1986). Ceci est en accord avec une diminution de la dureté conjonctive après croissance compensatrice décrite par Allingham *et al* (1998) et Harper *et al* (1999). Toutefois, les effets sur le collagène semblent différents selon le sexe des animaux et le type de muscle. Damergi *et al* (1999) ont montré que la solubilité du collagène est augmentée et la teneur en pyridinoline diminuée dans le muscle TB (muscle de l'épaule) de taurillons Montbéliards après croissance compensatrice, alors qu'elles ne sont pas modifiées dans les muscles de la cuisse (*Semitendinosus*, ST et *Biceps femoris*, BF). Au contraire, chez des bouvillons Montbéliards de même âge, après croissance compensatrice, la solubilité du collagène est augmentée dans les muscle BF et ST et n'est pas modifiée dans le TB.

Enfin, plusieurs auteurs ont suggéré que lors d'une période de forte croissance, l'hyperplasie pouvait aussi contribuer à l'augmentation de la masse musculaire (pour revue voir Maltin *et al* 2001). Ceci est en accord avec les résultats de Bischoff et Heintz (1994) montrant la formation de nouveaux myotubes. Nos propres données (non publiées) révélant la présence de cellules de très petite taille (figure 3) qui expriment des isoformes de chaînes lourdes de myosine développementales (embryonnaire, foetale, alpha cardiaque) dans les muscles d'animaux après une phase de croissance compensatrice, vont dans le même sens. Il semble donc qu'il y ait activation des cellules satellites qui seraient impliquées à la fois dans l'hypertrophie des fibres musculaires et dans une myogénèse de novo lors de la croissance compensatrice.

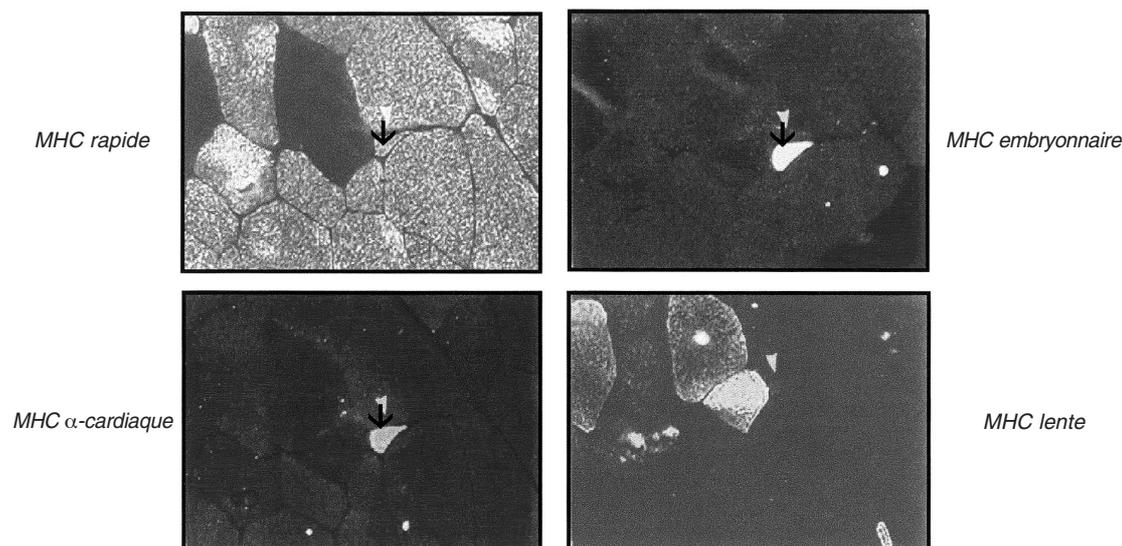
Les caractéristiques musculaires décrites dans le paragraphe précédent étant impliquées dans le déterminisme de la qualité sensorielle de la viande, des modifications du niveau énergétique de la ration vont avoir une influence sur la qualité sensorielle de la viande.

4.3 / Qualité sensorielle de la viande

Selon Tatum (1981), l'augmentation du niveau de croissance en finition obtenu dans le cas de croissance compensatrice, est bénéfique pour les propriétés sensorielles de la viande. Toutefois, d'autres auteurs n'observent pas de modifications de la qualité sensorielle suite à une phase de croissance compensatrice (Sinclair *et al* 2001). Comme il a été précisé dans les paragraphes précédents, les conséquences de modifications du niveau alimentaire sur la qualité sont dépendantes

Par rapport à une croissance continue, l'alternance de phases de restriction puis de réalimentation pourrait améliorer la tendreté de la viande bovine.

Figure 3. Recrutement des cellules satellites. Détection de cellules exprimant des isoformes développementales de chaînes lourdes de myosine (MHC) après croissance compensatrice.



du niveau de restriction et de compensation, du type d'animal et de son âge, expliquant les différences entre les données bibliographiques. En particulier, une amélioration de la tendreté (estimée soit par mesures mécaniques soit par un jury de dégustateurs) a été observée chez des vaches de réforme (Boleman *et al* 1996), chez des bœufs (Fishell *et al* 1985) et chez de jeunes taurillons (Van Eenaeme *et al* 1994). Sur des bœufs de 2 ans d'autres auteurs n'ont pas observé de modifications de la tendreté (Hoving-Bolink *et al* 1999, Sinclair *et al* 2001). Concernant les autres propriétés sensorielles, les données sont peu nombreuses. Boleman *et al* (1996) ont constaté une diminution de la flaveur, et Homer *et al* (1997) ont décrit une augmentation de la jutosité de la viande.

Ainsi, l'ensemble de ces données indique qu'une alternance de phases de restriction et de réalimentation n'a aucune conséquence ou a des conséquences favorables pour une amélioration de la tendreté de la viande bovine.

Conclusion

Il apparaît que la réponse compensatrice des animaux, à la suite d'une restriction alimentaire, varie principalement en fonction de la durée et de la sévérité de cette restriction. La compensation s'effectue par le biais de plusieurs mécanismes qui aboutissent à une augmentation du gain de poids de l'animal, en comparaison d'un organisme en croissance continue. Les dépenses énergétiques réduites pendant la phase de restriction restent relativement basses lorsque les apports sont augmentés. Lorsque le tractus digestif des organismes a retrouvé son potentiel, l'ingestion est accrue en comparaison d'animaux ne

compensant pas. Sous la dépendance de nombreux signaux hormonaux synergiques, l'ensemble du métabolisme s'oriente vers une augmentation de l'accrétion protéique. A la suite de cette croissance compensatrice, la composition corporelle des animaux est variable. A même poids vif, les animaux sont souvent soit plus maigres que des animaux en croissance continue, soit ne présentent pas de différence de composition avec ces mêmes animaux.

Les recherches sur les effets d'une croissance discontinuée sur les caractéristiques musculaires et la qualité ultérieure de la viande montrent des résultats variables suivant les expérimentations. Certaines études montrent que la compensation peut avoir un effet positif sur la tendreté du produit final. Les autres propriétés sensorielles de la viande apparaissent peu affectées par le type de conduite.

Ces travaux méritent d'être poursuivis afin de confirmer ou d'infirmer les premières conclusions. Ils devront être complétés par l'étude de l'influence de la compensation sur les qualités nutritionnelles de la viande. L'étude des mécanismes métaboliques et hormonaux doit être approfondie, afin de mieux comprendre les processus à l'origine des phénomènes observés. L'ensemble de ces pistes et des résultats qui en découleraient pourrait permettre d'associer une amélioration objective de la qualité des produits avec une conduite des animaux couramment répandue dans les élevages de type extensif et qui bénéficie de ce fait d'une image valorisante. Quoiqu'il en soit, l'intérêt économique de ce type de conduite, avec restriction hivernale de l'alimentation et utilisation optimale du pâturage, ne se dément pas.

Références

- Alden W.G., 1968. Undernutrition of the Merino sheep and its sequelae. III The effect on lifetime productivity of growth restrictions imposed at two stages of early post-natal life in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research*, 19, 981-996.
- Allingham P.G., Harper G.S., Hunter R.A., 1998. Effect of growth path on the tenderness of the *semitendinosus* muscle of Brahm-cross steers. *Meat Science*, 48, 65-73.
- Berge P., 1991. Long-term effects of feeding during calf-hood on subsequent performance in beef cattle (a review). *Livestock Production Science*, 28, 179-201.
- Bischoff R., Heintz C., 1994. Enhancement of skeletal muscle regeneration. *Developmental Dynamics*, 201, 41-54.
- Blum J.W., Schnyder W., Kunz P.L., Blom A.K., Bickel H., Schürch A., 1985. Reduced and compensatory growth: endocrine and metabolic changes during food restriction and refeeding in steers. *Journal of Nutrition*, 115, 417-424.
- Boleman S.J., Miller R.K., Buyck M.J., Cross H.R., Savell J.W., 1996. Influence of realimentation of mature cows on maturity, color, collagen, solubility and sensory characteristics. *Journal of Animal Science*, 74, 2187-2194.
- Brandstetter A.M., Picard B., Geay Y., 1998. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing male cattle. II. Effect of castration and feeding level. *Livestock Production Science*, 53, 25-26.
- Carstens G.E., Johnson D.E., Ellenberger M.A., Tatum J.D., 1991. Physical and chemical components of the empty body during compensatory growth in beef steers. *Journal of Animal Science*, 69, 3251-3264.
- Cassar-Malek I., Kahl S., Jurie C., Picard B., 2001a. Influence of feeding level during postweaning growth on circulating concentrations of thyroid hormones and extra-thyroidal 5'-deiodination in steers. *Journal of Animal Science*, 79, 2679-2687.
- Cassar-Malek I., Listrat A., Jurie C., Jailler R., Hocquette J.F., Bauchart D., Ouali A., Lamarre M., Picard B., 2001b. Influence de la croissance compensatrice sur les caractéristiques de muscles de bouvillons. *Rencontres Recherches Ruminants*, 8, 111.
- Chilliard Y., Bocquier F., Delavaud C., Faulconnier Y., Bonnet M., Guerre-Millo M., Martin P., Ferlay A., 1999. La leptine chez le ruminant. Facteurs de variation physiologiques et nutritionnels. *INRA Productions Animales*, 12, 225-237.
- Crouse J.D., Calkins C.R., Seideman S.C., 1986. The effects of growth rate of change in body weight on tissue development and meat quality of youthful bulls. *Journal of Animal Science*, 63, 1824-1829.
- Damergi C., Picard B., Geay Y., Robins S.P., 1998. Effets de la modulation de la croissance entre 9 et 16 mois sur les caractéristiques du collagène intramusculaire chez le bovin. In : J.C. Flamant, D. Gabina and M. Espejo Diaz (Eds), *Proceedings of the International Symposium on Basis of the Quality of Typical Mediterranean Animal Products*. Badajoz and Zafra (ESP), 1996-09-29/1996-10-02. EAAP Publication, 465-470.
- Drouillard J.S., Ferrell C.L., Klopfenstein T.J., Britton R.A., 1991. Compensatory growth following metabolizable protein or energy restrictions in beef steers. *Journal of Animal Science*, 69, 811-818.
- Fishell V.K., Aberle E.D., Judge M.D., Perry T.W., 1985. Palatability and muscle properties of beef as influenced by pre-slaughter growth rate. *Journal of Animal Science*, 61, 151-157.
- Foot J.Z., Tulloh N.M., 1977. Effects of two paths of live-weight change on the efficiency of feed use and on body composition of Angus steers. *Journal of Agricultural Science*, 88, 135-142.
- Forbes J.M., 1986. *The voluntary food intake of farm animals*. Butterworth, England, 206 p.
- Fox D.G., Johnson R.R., Preston R.L., Dockerty T.R., Klosterman E.W., 1972. Protein and energy utilization during compensatory growth in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 34, 310-318.
- Graham N.M., Searle T.W., 1975. Studies of weaner sheep during and after a period of weight stasis. I. Energy and nitrogen utilization. *Australian Journal of Agricultural Research*, 30, 513-523.
- Harper G.S., Allingham P.G., LeFevre R.P., 1999. Changes in connective tissue of *M. semitendinosus* as a response to different growth paths in steers. *Meat Science*, 53, 107-114.
- Hogg B.W., 1991. Compensatory growth in ruminants. In: A.M. Pearson and T.R. Dutton (eds), *Growth Regulation in Farm Animals*. Advances in Meat Research, 103-134. Elsevier Applied Science, London and New York.
- Homer D.B., Cuthbertson A., Homer D.L.M., McMenamin P., 1997. Eating quality of beef from different sire breeds. *Animal Science*, 64, 403-408.
- Hornick J.L., Raskin P., Clinquart A., Dufrasne I., Van Eenaeme C., Istasse L., 1998a. Compensatory growth in Belgian Blue bulls previously grazed at two stocking rates: animal performance and meat characteristics. *Animal Science*, 67, 427-434.
- Hornick J.L., Van Eenaeme C., Clinquart A., Diez M., Istasse L., 1998b. Different periods of feed restriction before compensatory growth in Belgian Blue bulls: I. Animal performance, nitrogen balance meat characteristics, and fat composition. *Journal of Animal Science*, 76, 249-259.
- Hornick J.L., Van Eenaeme C., Clinquart A., Gerard O., Istasse L., 1999. Different modes of food restriction and compensatory growth in double-muscling Belgian Blue bulls: animal performance, carcass and meat characteristics. *Animal Science*, 69, 563-572.
- Hornick J.L., Van Eenaeme C., Gerard O., Dufrasne I., Istasse L., 2000. Mechanisms of reduced and compensatory growth. *Domestic Animal Endocrinology*, 19, 121-132.
- Hoving-Bolink A.H., Hanekamp W.J.A., Walstra P., 1999. Effects of sire breed and husbandry system on carcass, meat and eating quality of Piemontese and Limousin cross-bred bulls and heifers. *Livestock Production Science*, 57, 275-278.
- Johnston D.M., Moody W.G., Boling J.A., Bradley N.W., 1981. Influence of breed type, sex, feeding systems and muscle bundle size on bovine fiber type characteristics. *Journal of Food Science*, 46, 1760-1765.
- Jurie C., Bauchart D., Listrat A., Picard B., Giraud X., Dozias D., Jailler R., Geay Y., Hocquette J.F., 2000. Influence du rythme de croissance et de la nature de l'alimentation sur les caractéristiques musculaires de bœufs charolais de 20 mois. *Proceedings des 8ème Journées des Sciences du Muscle et Technologies de la Viande*, Paris 21-22 Novembre 2000.
- Kamalzadeh A., Koops W.J., Van Bruchem J., Bangma G.A., 1998a. Effect of duration of feed quality restriction on body dimensions in lambs. *Journal of Animal Science*, 76, 735-742.
- Kamalzadeh A., Koops W.J., Van Bruchem J., 1998b. Feed quality restriction and compensatory growth in growing sheep: Modelling changes in body dimensions. *Livestock Production Science*, 53, 57-67.
- Kopp J., Bonnet M., 1982. Le tissu conjonctif musculaire. *Bulletin Technique CRZV Theix, INRA*, 48, 34-37.
- Laborde F.L., Mandell I.B., Tosh J.J., Wilton J.W., Buchanan-Smith J.G., 2002. Breed effects on growth performance, carcass characteristics, fatty acid composition, and palatability attributes in finishing steers. *Journal of Animal Science*, 79, 355-365.
- Lapierre H., Bernier J.F., Dubreuil P., Reynolds C.K., Farmer C., Ouellet D.R., Lobley G.E., 2000. The effect of feed intake level on splanchnic metabolism in growing beef steers. *Journal of Animal Science*, 78, 1084-1099.
- Lobley G.E., 1993. Protein metabolism and turnover. In: Forbes J.M., France J (eds), *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism*, 313-339. CAB International.
- Lobley G.E., 1998. Nutritional and hormonal control of muscle and peripheral tissue metabolism in farm species. *Livestock Production Science*, 56, 91-114.
- Lobley G.E., Sinclair K.D., Grant C.M., Miller L., Mantle D., Calder A.G., Warkup C.C., Maltin C.A., 2000. The effects of breed and level of nutrition on whole body and muscle protein metabolism in pure-bred Aberdeen Angus and Charolais beef steers. *British Journal of Nutrition*, 84, 275-284.
- Maltin C.A., Lobley G.E., Grant C.M., Miller L.A., Kyle D.J., Horgan G.W., Matthews K.R., Sinclair K.D., 2001. Factors influencing beef eating quality 2. Effects of nutritional regimen and genotype on muscle fibre characteristics. *Animal Science*, 72, 279-287.
- McManus W.R., Reid J.T., Donaldson L.E., 1972. Studies of compensatory growth in sheep. *Journal of Agricultural Science*, 79, 1-12.
- Micol D., Béranger C., 1981. Variations de la capacité d'ingestion de bovins en croissance et à l'engrais. *Bulletin Technique CRZV Theix, INRA*, 44, 23-31.

- Moody W.G., Kemp J.D., Mahyuddin M., Johnston D.M., Ely D.G., 1980. Effect of feeding systems, slaughter weight and sex on histochemical properties of lamb carcasses. *Journal of Animal Science*, 50, 249-256.
- Muir P.D., Smith N.B., Dobbie P.M., Smith D.R., Bown M.D., 2001. Effects of growth pathway on beef quality in 18-month-old Angus and South Devon x Angus pasture-fed steers. *Animal Science*, 72, 297-308.
- O'Donovan P.B., 1984. Compensatory gain in cattle and sheep. *Nutrition Abstracts and Reviews - Series B*, 54, 389-410.
- Ortigue I., Durand D., 1995. Adaptation of energy metabolism to undernutrition in ewes. Contribution of portal-drained viscera, liver and hindquarters. *British Journal of Nutrition*, 73, 209-226.
- Payne C.A., Hunt M.C., Warren K.E., Hayden J.M., Williams J.E., Hedrick H.B., 1992. Histochemical properties of four bovine muscles as influenced by compensatory gain and growth impetus. 38th ICoMST Clermont-Ferrand, France, 2:121-124.
- Picard B., Micol D., Dozias D., Geay Y., 1995. Effects of compensatory growth on muscle characteristics in 2 year-old beef steers. In : 4th International Symposium on the Nutrition of Herbivores, Clermont-Ferrand (FRA), 1995-09/11-15. *Annales de Zootechnie*, 44 (Suppl.), 297.
- Reardon T.F., Lambourne L.J., 1966. Early nutrition and lifetime reproductive performance of ewes. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 6, 106-108.
- Rossi J.E., Loerch S.C., Keller H.L., Willett L.B., 2001. Effects of dietary crude protein concentration during periods of feed restriction on performance, carcass characteristics, and skeletal muscle protein turnover in feedlot steers. *Journal of Animal Science* 79, 3148-3157.
- Ryan W.J., 1990. Compensatory growth in cattle and sheep. *Nutrition Abstracts and Reviews - Series B*, 60, 653-664.
- Ryan W.J., Williams I.H., Moir R.J., 1993a. Compensatory growth in sheep and cattle I Growth pattern and feed intake. *Australian Journal of Agricultural Research*, 44, 1609-1621.
- Ryan W.J., Williams I.H., Moir R.J., 1993b. Compensatory growth in sheep and cattle II Changes in body composition and tissue weights. *Australian Journal of Agricultural Research*, 44, 1623-1633.
- Sainz R.D., Bentley B.E., 1997. Visceral organ mass and cellularity in growth-restricted and refed beef steers. *Journal of Animal Science*, 75, 1229-1236.
- Sainz R.D., Torre F. de la, Oltjen J.W., 1995. Compensatory growth and carcass quality in growth-restricted and refed beef steers. *Journal of Animal Science*, 73, 2971-2979.
- Saubidet C.L., Verde L.S., 1976. Relationship between live weight, age and dry-matter intake for beef cattle after different levels of food restriction. *Animal Production*, 22, 61-69.
- Seideman S.C., Crouse J.D., 1986. The effects of sex condition, genotype and diet on bovine muscle fiber characteristics. *Meat Science* 17, 55-72.
- Shackelford S.D., Koomaraie M., Cundiff L.V., Gregory K.E., Rohrer G.A., Savell J.W., 1994. Heritabilities and phenotypic and genetic correlations for bovine postrigor calpastatin activity, intramuscular content, Warner-Bratzler shear force, retail product yield and growth rate. *Journal of Animal Science*, 72, 857-863.
- Sinclair K.D., Lobleby G.E., Horgan G.W., Kyle D.J., Porter A.D., Matthews K.R., Warkup C.C., Maltin C.A., 2001. Factors influencing beef eating quality. 1. Effects of nutritional regimen and genotype on organoleptic properties and instrumental texture. *Animal Science*, 72, 269-277.
- Tatum J.D. 1981. Is tenderness nutritionally controlled? *Proc. Recip. Meat Conf.*, 34, 65.
- Taylor St.C.S., Turner H.G., Young G.B., 1981. Genetic control of equilibrium maintenance efficiency in cattle. *Animal Production*, 33, 179-194.
- Thornton R.F., Hood R.L., Jones P.N., Re V.M., 1979. Compensatory growth in sheep. *Australian Journal of Agricultural Research*, 30, 135-151.
- Van Eenaeme C., Clinquart A., Uytterhaegen L., Hornick J.L., Demeyer D., Istasse L., 1994. Postmortem protease activity in relation to protein turnover in Belgian blue bulls with different growth rates. *Science des Aliments*, 14, 475-483.
- 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. *Canadian Journal of Animal Science*, 78, 549-559.
- Wilson P.N. Osbourn D.F., 1960. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biological Reviews*, 35, 324-363.
- Wright I.A. Russel A.J.F., 1991. Changes in the body composition of beef cattle during compensatory growth. *Animal Production*, 52, 105-113.
- Yambayamba E.S.K., Price M.A., 1991. Fiber type proportions and diameters in the *longissimus* muscle of beef heifers undergoing catch-up (compensatory) growth. *Canadian Journal of Animal Science*, 71, 1013-1035.
- Yambayamba E.S.K., Price, M.A., Jones, S.D.M., 1996a. Compensatory growth of carcass tissues and visceral organs in beef heifers. *Livestock Production Science*, 46, 19-32.
- Yambayamba E.S.K., Price M.A., Foxcroft G.R., 1996b. Hormonal status, metabolic changes, and resting metabolic rate in beef heifers undergoing compensatory growth. *Journal of Animal Science*, 74, 57-69.

Abstract

Mechanisms and consequences of compensatory growth in ruminants.

An alternation of low and high value diets, voluntary or not, generates a compensatory growth phenomenon. Although this has been studied for a long time, recent research deserves to be synthesized, which is the subject of the present paper. More particularly, the influence of successive phases of restriction and re-feeding on the final quality of the products represents an innovative aspect of the research in this field. Moreover, more is known about the hormonal mechanisms related to compensatory growth. These mechanisms are responsible for the orientation of energy and protein metabolism towards an increase in protein accretion during compensatory growth. The influence of compensation on the final body composition of the

animal is low even though some authors describe leaner animals at the end of a compensation phase. As for muscle characteristics, changes induced by a nutritional restriction are often reversible and cancelled by compensation. However, some studies point out an improvement in the final sensorial meat properties, more particularly tenderness. These results are not clear-cut but justify the interest on studies linking discontinuous growth and muscle and meat characteristics. Further development of the researches in this field is considered.

HOCH T., BEGON C., CASSAR-MALEK I., PICARD B., SAVARY-AUZÉLOUX I., 2003. Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 16, 49-59.

