

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE VETERINÁRIA

Luiza Carolina Meira Mendes

**O EFEITO DA NUTRIÇÃO MATERNA SOBRE O DESENVOLVIMENTO FETAL E
O SEU IMPACTO NA CONSTITUIÇÃO DA CARÇA BOVINA**

Porto Alegre

2016/1

Luiza Carolina Meira Mendes

**O EFEITO DA NUTRIÇÃO MATERNA SOBRE O DESENVOLVIMENTO FETAL E
O SEU IMPACTO NA CONSTITUIÇÃO DA CARCAÇA BOVINA**

Trabalho de Conclusão apresentado à Comissão de Graduação do Curso de Medicina Veterinária da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial e obrigatório para a obtenção do título em graduação em Medicina Veterinária.

Orientador: Prof. Dr. José Fernando Piva Lobato

Co-Orientador: Prof. Dra. Liris Kindlein

Porto Alegre

2016/1

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família por todo o incentivo nestes anos e, sobretudo a minha mãe do coração, Carla, por todo apoio incondicional, dedicação e amor.

A todos meus professores pelos seus ensinamentos, colaborando na minha formação profissional, principalmente, ao meu orientador Prof. Dr. Lobato por toda ajuda, não somente neste trabalho, como no estímulo a seguir trilhando o melhor caminho profissional.

A todos que fizeram parte da minha formação acadêmica, aos colegas de turma e de estágio, aos meus amigos que direta ou indiretamente me auxiliaram neste percurso, meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

O ambiente uterino no qual o feto se desenvolve tem efeitos sobre a saúde e composição corporal da progênie em longo prazo. Condições nutritivas intrauterinas pobres alteram o desenvolvimento dos tecidos muscular, adiposo e conjuntivo impactando, posteriormente, na qualidade de carne desta prole. Desta forma, o objetivo deste trabalho é realizar uma revisão de literatura sobre os impactos causados na progênie de vacas gestantes alimentadas inadequadamente durante o período do desenvolvimento fetal. Há evidências científicas mostrando que a nutrição deficiente durante a gestação pode ocasionar consequências negativas sobre o desenvolvimento fetal e posterior da progênie, comprometendo o desenvolvimento muscular devido à redução na formação de fibras musculares, o desenvolvimento do tecido adiposo pelo menor número de adipócitos intramusculares formados, afetando a produção de uma carcaça de boa qualidade; e nas fêmeas, também compromete o desenvolvimento dos ovários, a capacidade reprodutiva, o desenvolvimento da glândula mamária e subsequente produção de leite na maturidade e desenvolvimento da progênie.

Palavras-chave: Programação fetal. Qualidade de carcaça. Período gestacional. Tecidos corpóreos.

ABSTRACT

The uterine environment in which the fetus growth has effects on long-term health and body composition of the progeny. Poor intrauterine nutritional conditions alter the development of muscle, fat and connective tissue, later impacting on the meat quality of this offspring. Thus, the aim of this work is to literature review on the impacts on the improper management on the fetal development of the calves. There is scientific evidence showing that poor nutrition during pregnancy can cause negative effects on both fetal and later development of the offspring, affecting muscle development due to the reduction in the formation of muscle fibers, the development of adipose tissue by the smaller number of trained intramuscular adipocytes, affecting production a carcass of good quality; and in females also affects the ovarian development influencing the reproductive capacity, the development of the mammary gland and subsequent milk production at maturity and offspring development.

Keywords: Body tissues. Carcass quality. Fetal programming. Pregnancy.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3	REVISÃO DE LITERATURA.....	11
3.1	Ambiente materno e crescimento fetal.....	11
3.2	Aspectos reprodutivos.....	13
3.3	Desenvolvimento dos tecidos	15
3.3.1	Músculo esquelético.....	16
3.3.2	Tecido adiposo.....	19
3.3.3	Fibrogênese.....	22
3.3.4	Terço final de gestação.....	23
3.3.5	Programação fetal na produção animal.....	25
3.4	Qualidade da carne.....	27
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	29
	REFERÊNCIAS.....	30

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1-	Células progenitoras mesenquimais divergindo nas linhagens miogênica e fibro-adipogênica durante o desenvolvimento muscular fetal.....	16
Figura 2-	Efeitos da nutrição no desenvolvimento do músculo esquelético fetal bovino.....	18
Figura 3-	Conceito de “janela de marmoreio”, baseado na sequência da formação da deposição de gordura.....	22
Figura 4-	Densidade de células multipotentes e potencial para adipogênese no músculo esquelético de bovinos.....	22

1 INTRODUÇÃO

Segundo o relatório publicado pela Organização das Nações Unidas (ONU) a população mundial deverá chegar a 9,6 bilhões de pessoas em 2050, devendo o consumo mundial de carnes aumentar cerca de 1,6% ao ano, durante o período de 2015-2024 (USDA..., 2015). O crescimento populacional nos países em desenvolvimento, aliado ao aumento da urbanização e expansão da classe média, são fatores particularmente importantes para o crescimento da demanda global por alimentos. Deste modo, o incremento populacional aumentará a demanda mundial por produção de carnes e, se com maior poder aquisitivo, o mercado consumidor exigirá um produto de melhor qualidade.

O Brasil possui o maior rebanho comercial do mundo, com aproximadamente 212,3 milhões de cabeças (IBGE, 2013), tem o maior rebanho comercial do mundo, sendo o maior exportador mundial de carne bovina e tendo a expectativa e oportunidade de atender a previsão da crescente demanda. A produção de bovinos de corte brasileira é baseada em sistemas pastoris, influenciados diretamente pelas condições climáticas. Apesar de ser um país predominantemente tropical, possui grande variabilidade climática, principalmente quanto aos regimes pluviométricos, os quais afetam a quantidade e qualidade de forragem produzida, minimizando a quantidade de alimento disponível para o gado. As vacas em cria têm menores exigências energéticas em comparação aos novilhos em crescimento, o que leva os produtores a manejá-las para os piores solos pastos, causando-lhes uma deficiência nutricional.

Essa deficiência nutricional durante o desenvolvimento fetal pode impactar na produção animal, tendo como algumas conseqüências disfunções respiratórias e intestinais, crescimento neonatal retardado, alterações reprodutivas, redução do número de fibras musculares. Podendo afetar qualitativamente e quantitativamente a produção de carne e o desempenho pós-natal desta progênie.

Na produção animal é fundamental a produção de carne com qualidade e em quantidade. Para isso é importante a formação do tecido muscular, visando aumentar o número de fibras musculares e o teor de gordura entremeada, que confere suculência e maciez ao produto. Nesse contexto, o conhecimento da fisiologia do desenvolvimento fetal é de extrema importância. Por isso, estudos têm sido realizados com o objetivo de compreender os processos envolvidos no crescimento e desenvolvimento dos tecidos, visando à melhoria da qualidade de carne destes animais.

Alterações na dieta materna durante determinados estágios do desenvolvimento fetal podem ter efeitos sobre o desenvolvimento dos tecidos, ocasionando impactos produtivos e reprodutivos na progênie. O termo programação fetal é a expressão utilizada para descrever os impactos que os insultos ao ambiente intra-uterino durante o desenvolvimento fetal podem causar em longo prazo na progênie. O objetivo desta revisão é compilar resultados de estudos de alimentação de vacas prenhes, alimentadas inadequadamente, durante o desenvolvimento fetal e os impactos causados na produção de suas progênies.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo constitui-se de uma revisão da literatura específica, com consulta a livros, periódicos e artigos científicos selecionados através de busca no banco de dados do Scielo e do Pubmed. A busca foi realizada utilizando as palavras-chave programação fetal, qualidade de carcaça, período gestacional, tecidos corpóreos. Os critérios de inclusão para os estudos encontrados foram a sua relação com o tema do presente trabalho.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Ambiente materno e crescimento fetal

O ambiente nutricional no qual o feto e o recém-nascido se desenvolvem tem efeitos em longo prazo sobre a composição corporal e saúde do bezerro (SYMONDS *et al.*, 2010). O sistema útero-placentar possui papel fundamental no processo de desenvolvimento fetal, uma vez que a placenta é o principal órgão responsável pela regulação metabólica e suprimento de nutrientes ao crescimento fetal (SILVA *et al.*, 2012). Em grandes ruminantes, a placenta coliga-se às carúnculas e as membranas placentárias ligam-se às carúnculas através dos cotilédones, formando a unidade carúnculo-cotilédono, chamada de placentoma, que é a área funcional de trocas entre mãe e feto, sendo progressivamente vascularizada para atender ao aumento de demanda fetal (FUNSTON *et al.*, 2010).

A relação entre os tecidos fetal e materno no local de intercâmbio permite a classificação da placenta nos ruminantes como sinepiteliocorial, antigamente denominada sindesmocorial, a qual possui seis camadas celulares, protegendo o feto. Durante a gestação, o útero passa por intensas alterações, a fim de acomodar o crescimento do concepto. Nesse período, qualquer comprometimento na formação e desenvolvimento placentário prejudica o desenvolvimento fetal e o sucesso da gestação (REDMER *et al.*, 2004). O estabelecimento da arquitetura vascular é essencial para suportar a taxa exponencial do crescimento fetal durante o último trimestre gestacional.

A restrição nutricional durante o estabelecimento do sistema vascular materno-fetal pode afetar a habilidade do feto em adquirir quantidades apropriadas de nutrientes e oxigênio. Assim sendo, existe uma forte correlação entre a redução do crescimento do sistema vascular útero-placenta durante a primeira metade da gestação e o crescimento do feto no terço final da gestação (REYNOLDS; REDMER, 1995).

Desta forma, condições nutritivas intrauterinas pobres podem ocorrer na vaca devido à competição por nutrientes entre o feto e as exigências metabólicas da mãe, principalmente na primeira cria, pois as novilhas ainda estão em crescimento; pela seleção para maior produção leiteira em gado de leite, o que demanda maior energia para a lactação ocorrendo concomitantemente com o desenvolvimento fetal; gestação em períodos de alta temperatura ambiental ou pela nutrição deficiente da vaca durante a gestação (SCHOONMAKER *et al.*, 2004).

A primeira metade da gestação é o período em que ocorrem o crescimento, desenvolvimento e vascularização máximos da placenta. O aumento progressivo do fluxo sanguíneo para o útero grávido e, mais especificadamente, para o local das trocas materno-fetal durante a gestação, é vital para o crescimento e desenvolvimento do feto (HESS *et al.*, 2008).

Apesar da exigência de nutrientes durante o período inicial da gestação ser baixa, para o desenvolvimento fetal normal é necessário a ocorrência de alguns eventos críticos como o estabelecimento da circulação fetal funcional e uteroplacentária, organogênese, miogênese (DU *et al.*, 2010). O primeiro trimestre gestacional, geralmente, coincide com o período lactacional de uma vaca adulta, ocorrendo competição por nutrientes entre a lactação e o desenvolvimento fetal. O desfavorecimento do ambiente uterino nesta fase inicial pode ter um impacto significativo também no desenvolvimento de mecanismos homeostáticos no fígado e pâncreas, influenciando a capacidade da progênie em metabolizar nutrientes (SYMONDS; SEBERT; BUDGE, 2010).

Portanto, um ambiente uterino empobrecido terá efeitos sobre todo o desenvolvimento dos tecidos fetais, podendo comprometer o desenvolvimento dos ovários e testículos, comprometendo a capacidade reprodutiva, o desenvolvimento da glândula mamária, e o desenvolvimento do tecido muscular e adiposo, afetando a qualidade da carcaça da progênie (SCHOONMAKER *et al.*, 2004).

3.2 Aspectos reprodutivos

A nutrição interfere no desenvolvimento do aparelho reprodutivo, mesmo antes do nascimento, a restrição nutricional materna durante a gestação induz mudanças fisiológicas permanentes no desenvolvimento e metabolismo das crias quando adultas (GAO *et al.*, 2014). Em torno dos 45 dias de gestação, ocorre o desenvolvimento dos testículos, enquanto os ovários se desenvolvem dos 50 a 60 dias (FUNSTON *et al.*, 2010). Portanto, a deficiência energética durante o período fetal também afeta o desenvolvimento dos tecidos reprodutivos.

O controle endócrino da reprodução começa na fase inicial do desenvolvimento fetal. A subnutrição na vida intrauterina e no período pós-nascimento imediato tem consequências, principalmente, sobre a função endócrina a nível eixo hipotalâmico-hipofisário-gonadal, havendo redução nas concentrações do hormônio Folículo Estimulante (FSH) na fase de pré-puberdade, quando ocorre a fixação do número de células de Sertoli por testículo, sob estímulo do FSH. O FSH é considerado o principal responsável pela divisão das células de Sertoli. A menor concentração deste hormônio promove a redução do desenvolvimento testicular (menor volume testicular e diâmetro dos túbulos seminíferos) (MARTIN *et al.*, 2010).

No estudo realizado por Bielli *et al.* (2002), cordeiros nascidos de ovelhas sob restrição energética durante a segunda metade do período gestacional tiveram menor número de células de Sertoli em seus testículos ao nascimento, desta forma o retardo no crescimento intra-uterino pode atrasar o início da puberdade, reduzindo a capacidade espermatogênica na vida adulta dos machos.

Os efeitos da restrição alimentar das vacas gestantes em fêmeas foram demonstrados em estudo realizado por Long *et al.* (2012), no qual novilhas filhas de vacas que sofreram restrição nutricional (70% das exigências nutricionais do NRC, 2000) entre 45 a 180 dias de gestação, apresentaram menor peso dos ovários e do corpo lúteo quando comparadas a novilhas filhas de vacas sem restrição alimentar durante a gestação.

Em estudo realizado por Mossa *et al.* (2013) foi detectado aumento na concentração de testosterona na circulação sanguínea de vacas com restrição alimentar no primeiro terço de gestação, resultando na redução das reservas ovarianas, redução na contagem de folículos antrais, menor concentração de hormônio anti-mulleriano e maior concentração de hormônio folículo estimulante em suas progênes fêmeas.

A puberdade e a eficiência produtiva também podem ser alteradas pela disponibilidade de energia materna. Cushman, McNeel e Freetly (2012) demonstraram que novilhas filhas de vacas adultas, alimentadas com 125% das exigências nutricionais durante o terceiro trimestre de gestação, concebem primeiro durante a estação de monta em relação às novilhas filhas de vacas alimentadas com 75% das exigências nutricionais.

Assim sendo, a capacidade de metabolizar os nutrientes e o plano nutricional adequado tem o potencial de afetar diretamente o desempenho reprodutivo da futura progênie e o desempenho das vacas na estação de monta subsequente. Além disso, modificações epigenéticas no genoma são hereditárias e, portanto, alterações na capacidade reprodutiva não podem ser relegadas apenas para a primeira geração (SCHOONMAKER, 2014).

Ainda, a ingestão de nutrientes antes e após o parto influencia o intervalo do parto a primeira ovulação (SPITZER *et al.*, 1995). O crescimento dos folículos é maior com a maior ingestão de energia, ou seja, o reduzido aporte energético diminuiu o tamanho dos folículos dominantes e aumentou a persistência de pequenos folículos subordinados, conforme pesquisa de Perry *et al.* (1999).

A nutrição adequada das matrizes não afeta somente o desenvolvimento dos tecidos reprodutivos da progênie, mas também a prenhez das vacas na estação de monta seguinte. A performance reprodutiva varia conforme o estado de condição corporal e reservas energéticas da vaca. Esta tendo um aporte energético adequado durante a gestação estará em condições adequadas para reconceber no período inicial da próxima estação de monta, aumentando a eficácia do sistema e melhorando a qualidade da progênie.

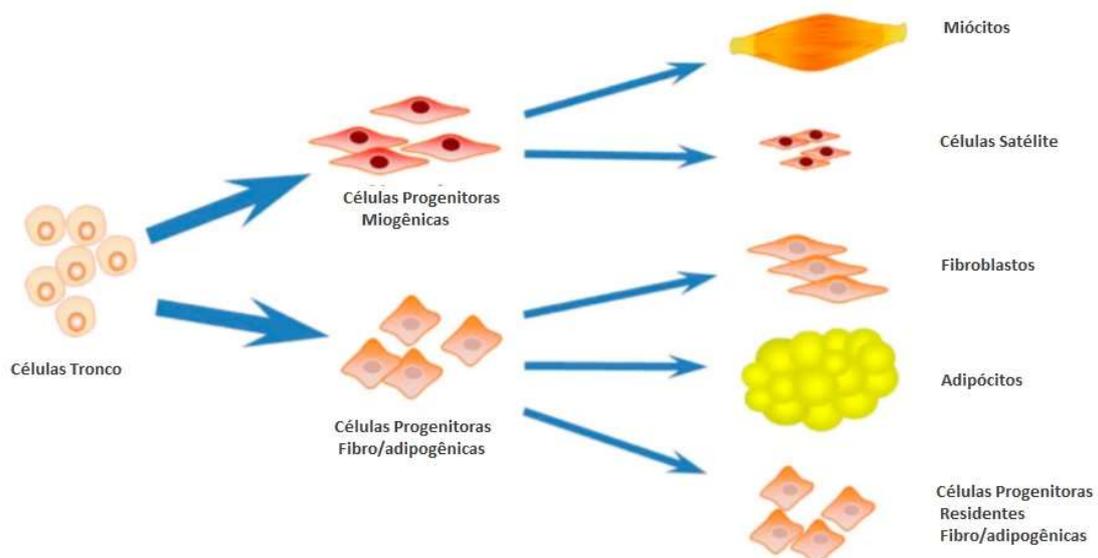
Na fase fetal também inicia o crescimento da glândula mamária, principal determinante da capacidade de produção de leite, pois o número de células alveolares mamárias influencia diretamente o rendimento do leite. Sendo assim, novilhas ao sofrerem restrição energética no período fetal poderão ter menor habilidade materna, comprometendo a produção láctea e, conseqüentemente, desmamar terneiros mais leves. Segundo Odde (1998), a maior incidência de mortalidade neonatal pode estar ligada a um crescimento menos vigoroso no período fetal e a redução da transferência de imunidade pelo colostro para os bezerros nascidos de vacas subnutridas durante a gestação.

Portanto, a má nutrição da vaca gestante pode prejudicar o desenvolvimento testicular e ovariano, tendo conseqüências na fertilidade da progênie. Também há menor crescimento da glândula mamária num ambiente intra-uterino empobrecido, levando a uma menor habilidade materna da futura progênie.

3.3 Desenvolvimento dos tecidos

Miócitos, adipócitos e fibroblastos são todos derivados do mesmo *pool* de células progenitoras durante o desenvolvimento embrionário. Na embriogênese precoce de células multipotentes mesenquimais, primeiro divergem em linhagens progenitora miogênica e progenitora adipogênica–fibrogênica. As células miogênicas progenitoras fetais desenvolvem-se em fibras musculares e células satélites, enquanto as células fetais progenitoras adipogênicas-fibrogênicas desenvolvem-se em fração do estroma vascular do músculo esquelético em que residem adipócitos, fibroblastos e células progenitoras residentes (Figura 1) (DU *et al.*, 2013).

Figura 1 - Células progenitoras mesenquimais divergindo nas linhagens miogênica e fibro-adipogênica durante o desenvolvimento muscular fetal.



Fonte: Adaptado de Du *et al.* (2013).

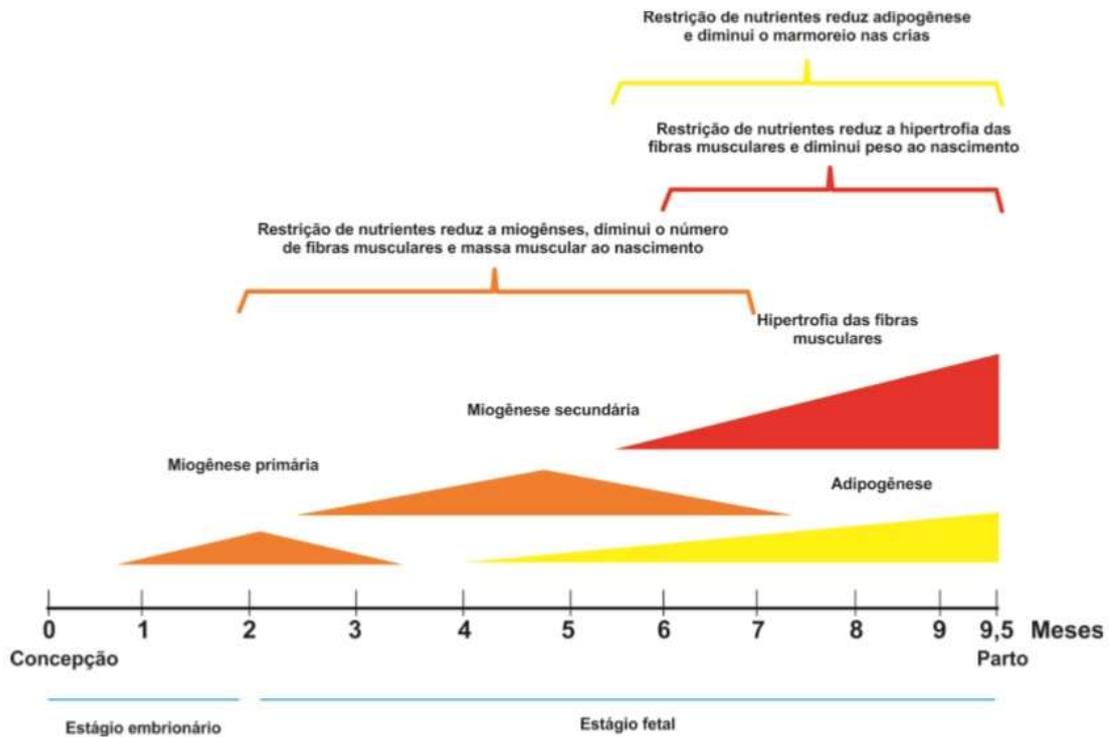
Durante a fase pre-natal, ocorre o desenvolvimento do músculo esquelético, através da formação das fibras musculares (i.e. miogênese) e também a formação dos adipócitos (i.e. adipogênese) e dos fibroblastos (i.e. fibrogênese). O aperfeiçoamento de diferenciação adipogênica destas células progenitoras aumenta o número de adipócitos intramusculares, enquanto a diferenciação fibrogênica promove a síntese do tecido conjuntivo no músculo .

3.3.1 Músculo esquelético

A miogênese é o processo de formação das fibras musculares e está sob controle de proteínas reguladoras, incluindo Wingless e Int (Wnt), Pax 3 e Pax 7 (HYAT *et al.*, 2008; MAROTO *et al.*, 1997). A sinalização Wnt é importante para a ativação da miogênese (COSSU; BORELLO, 1999). A expressão da Pax 3 e Pax 7 em células tronco mesenquimais induz a expressão de fatores miogênicos regulatórios, conhecidos como MRFs, estes incluem a miogenina, MRF -4, Mio- D e Myf - 5 (STEWART; RITTWEGGER, 2006). A regulação do processo envolve a ativação, proliferação e diferenciação de várias linhagens de células miogênicas e depende da expressão e atividade destes fatores transcricionais. Ou seja, as células-tronco mesenquimais comprometem-se em linhagem miogênica após receber sinais dos tecidos vizinhos (KOLLIAS; McDERMOTT, 2008). Tais fatores são responsáveis pela ativação de genes capazes de transformar células não musculares em células com fenótipo muscular.

O desenvolvimento do músculo esquelético é dividido em três estágios: embriogênico, fetal e adulto, sendo os dois primeiros referidos como o desenvolvimento pré natal. Durante o desenvolvimento muscular pré-natal, a formação das fibras musculares ocorre a partir de dois eventos distintos, as miofibras primárias são formadas na fase inicial, seguidas da formação das miofibras secundárias, que ocorre na segunda onda miogênica na fase fetal (BEERMANN; CASSENS; HAUSMAN, 1978). As fibras primárias são utilizadas como suporte para posterior formação das fibras secundárias (Figura 2) que ocorre entre segundo e oitavo mês de gestação e contribuem de forma majoritária para o aumento da massa muscular pré-natal (BEERMANN; CASSENS; HAUSMAN, 1978). A formação das miofibras secundárias se sobrepõe parcialmente à formação de adipócitos intramusculares e os fibroblastos. Juntos, esses três tipos celulares – miócitos, adipócitos e fibroblastos - produzem a estruturação básica do músculo esquelético (DU *et al.*, 2010). Uma terceira população de mioblastos não forma fibras musculares, mas ficam localizadas próximas as miofibras, e são chamadas de células satélites, as quais são responsáveis pelo crescimento das fibras musculares.

Figura 2 - Efeitos da nutrição no desenvolvimento do músculo esquelético fetal bovino.



Fonte: Adaptado de Du *et al.* (2009).

A compreensão do desenvolvimento pré-natal do músculo esquelético é de suma importância, pois os eventos que ocorrem nesta fase terão um impacto sobre o desenvolvimento pós-natal e crescimento muscular. O músculo esquelético tem menor prioridade na partição de nutrientes durante o desenvolvimento fetal comparado a outros órgãos como cérebro, coração e fígado, sendo particularmente vulnerável à restrição de nutrientes (ZHU *et al.*, 2006). Uma redução na formação do número de fibras musculares durante a fase inicial e média da gestação tem efeitos fisiológicos negativos irreversíveis para a prole, devido à menor formação de fibras musculares. (ZHU *et al.*, 2006). O período fetal é crítico, pois não existe aumento no número de fibras musculares após o nascimento (GREENWOOD *et al.*, 2000).

Conforme Du *et al.* (2010) durante a fase pós natal o crescimento muscular ocorre por hipertrofia das células musculares já existentes, sem a formação de novas fibras musculares, e este processo é dependente das células satélites. As células satélites são mioblastos indiferenciados que permanecem quiescentes entre a membrana plasmática da fibra muscular

e a lâmina basal (CHARGER; RUDINI, 2004) que quando estimulada, a célula satélite é ativada, prolifera-se e funde-se com a fibra muscular pré-existente. Os núcleos derivados destas células começam a sintetizar proteínas, aumentando o volume muscular através da formação de novos sarcômeros. Entretanto, se houver formação insuficiente de fibras musculares durante a fase fetal, o crescimento pós natal do músculo é limitado, porque o tamanho das fibras musculares não pode exceder limites, que permitem a troca eficiente de nutrientes e metabólitos (DU *et al.*, 2013).

Segundo experimento realizado por Zhu *et al.*, (2006) no qual ovelhas foram submetidas a restrição alimentar de 50% do requerimento de nutrientes sugeridos pelo NRC, no período de 28 a 78 dias de gestação, mostrou uma redução no número total de fibras musculares secundárias, assim como a proporção de fibras secundárias e primárias. O grupo sob restrição energética também apresentou um maior diâmetro das fibras musculares podendo causar redução na maciez da carne. Em estudo realizado com suínos, Dwyer, Stickland e Fletcher (1994) constataram que o ambiente uterino pobre em nutrientes resultou em baixo peso ao nascer e diminuição no número de fibras musculares. Estes resultados mostram claramente que a deficiência de nutrientes do início até metade da gestação reduz o número de fibras musculares e a massa muscular, afetando o desempenho do crescimento da progênie (DU *et al.*, 2010).

Além do número de fibras musculares, o tipo de fibras também afeta o potencial de crescimento da prole. O tecido muscular é composto basicamente por três tipos de fibras musculares: oxidativas de contração lenta (Tipo I, vermelhas e aeróbicas), intermediárias de contração rápida (Tipo II B, oxidativas glicolíticas) e as glicolíticas de contração rápida (Tipo II A, brancas, anaeróbicas). As características fisiológicas, metabólicas e o tamanho final do tecido muscular, uma vez cessado o crescimento, dependem grandemente da proporção dos tipos de fibras. A frequência de ocorrência de cada tipo de fibras no músculo é influenciada pela genética, nutrição e manejo dos animais.

As fibras primárias, em mamíferos, dão origem a células oxidativas de contração lenta (fibras vermelhas) enquanto que as secundárias originam células glicolíticas de contração rápida (fibras brancas). A composição do tipo de fibra muscular afeta a capacidade oxidativa do músculo, que segue a ordem do tipo I \geq tipo IIa \geq tipo IIb. Também afeta a sensibilidade a insulina, GLUT 4 é encontrado em maior quantidade nas fibras do tipo I e IIa que nas fibras do tipo IIb (HE; WATKINS; KELLEY, 2001).

Conforme estudo realizado por Zhu et al. (2006), os resultados mostraram além de menor número de miofibras na carcaça da progênie, o aumento da proporção de miosina do tipo IIb em relação as outras isoformas de 17,6 +/- 4,5% ($p < 0.05$) comparado com a carcaça da progênie das ovelhas alimentadas *ad libitum* durante o mesmo período. A quantidade de GLUT 4 foi menor nos cordeiros filhos das ovelhas sob restrição alimentar, evidenciando que o conceito tem prejuízo no desenvolvimento do músculo esquelético fetal como um resultado da restrição alimentar materna precoce, o que predispõe a resistência à insulina na progênie.

A composição das fibras de um músculo está diretamente relacionada com a qualidade final e as propriedades tecnológicas da carne. Estudos têm demonstrado que o crescimento dos músculos com predomínio de fibras brancas, glicolíticas, é mais acelerado do que os músculos vermelhos porque as fibras brancas possuem taxas geométricas de crescimento superior às fibras vermelhas, oxidativas, que possuem menor área e velocidade de crescimento. No entanto, as fibras glicolíticas possuem menor conteúdo de lipídios, mais tecido conectivo e apresenta carne mais dura que as fibras oxidativas. Existe uma correlação positiva entre o número de fibras vermelhas e a taxa de marmoreio de um músculo, indicando que o marmoreio é maior em músculos oxidativos.

3.3.2 Tecido adiposo

Adipogênese é o desenvolvimento das células de gordura, os adipócitos, e pode ser brevemente dividida em duas etapas: determinação e diferenciação. Os adipócitos provêm de células-tronco mesenquimais multipotentes, que se tornam pré-adipócitos quando perdem a habilidade de se diferenciar em outras linhagens mesenquimais e ficam “comprometidas” com a linhagem adipocitária. Essa fase inicial da diferenciação do adipócito é chamada de determinação ou comprometimento. A segunda fase da adipogênese é a diferenciação terminal. Os pré-adipócitos adquirem as características de adipócitos maduros, acumulando gotas lipídicas (DU *et al.*, 2013).

São quatro os depósitos principais de gordura nos ruminantes, sendo estes a gordura subcutânea, a gordura visceral, gordura intermuscular e a gordura intramuscular. A gordura subcutânea ou de acabamento, é responsável principalmente por proteger a carcaça da queda brusca de temperatura durante o resfriamento, comportando-se como isolante térmico, evitando o encurtamento das fibras musculares devido ao frio, chamado de “*cold shortening*”, que podem causar enrijecimento e escurecimento da carne (GOMIDE; RAMOS; FONTES, 2013), sendo necessário ter uma espessura de gordura subcutânea mínima de 3 milímetros.

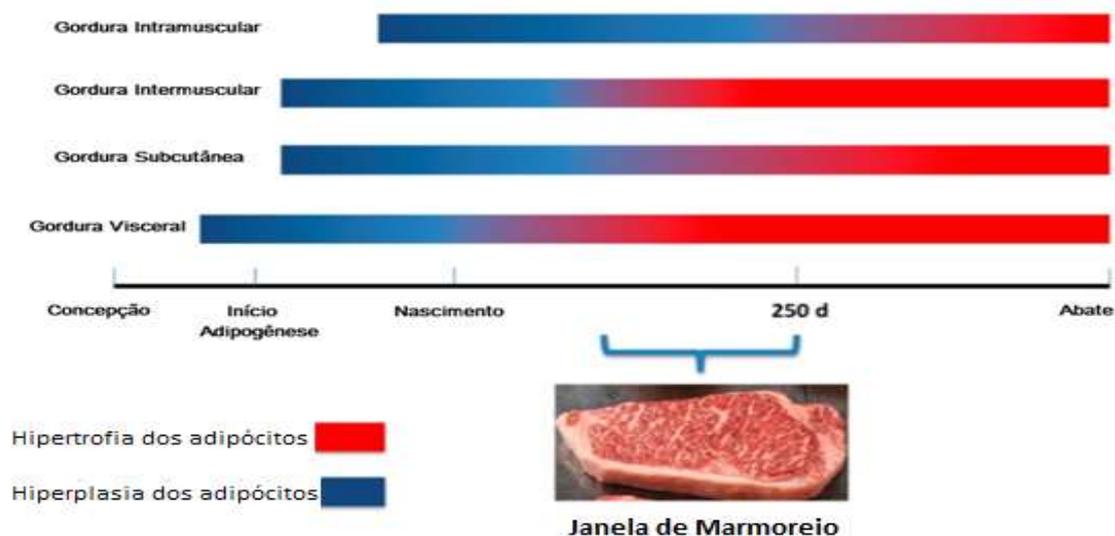
A gordura intramuscular ou gordura de marmoreio é determinada pelo número e tamanho de adipócitos intramusculares, depositados entre as bandas de fibras musculares. O marmoreio apresenta-se como pontos brancos ou manchas de gordura em diferentes graus e está relacionado ao conteúdo de gordura do músculo (ALBRECHT *et al.*, 2006). Este confere sabor e suculência para a carne, aumentando sua palatabilidade e sendo desejável sua presença para a qualidade final do produto.

A formação do tecido adiposo em bovinos de corte começa antes da metade da gestação (BONNET *et al.*, 2010) com a primeira detecção de adipócitos nos depósitos de gordura visceral. Estima-se que a formação da gordura intramuscular ocorre, principalmente, durante o final da gestação ao período neonatal, até cerca dos 250 dias de idade. (Figura 3).

Sendo assim, o manejo nutricional para aumentar o marmoreio será mais eficaz nos estágios iniciais do desenvolvimento devido ao maior número de células multipotentes no músculo esquelético (DU *et al.*, 2010). Portanto, a eficácia da gestão nutricional em aumentar gordura de marmoreio é maior na fase fetal, diminuindo na fase neonatal e no desmame precoce sucessivamente, devido à diminuição gradual das células multipotentes.

A janela de marmoreio, entre o fim da fase fetal e o início da fase pós natal até aproximadamente 250 dias, é o período mais indicado para aumentar a gordura de marmoreio, sem um grande aumento da deposição de gordura visceral e intermuscular, que, em excesso, causam prejuízos ao produtor pois, são retiradas no toailete da carcaça, diminuindo o rendimento da carcaça. Desta forma, deve-se priorizar a deposição da gordura de interesse, a subcutânea e intramuscular, que agregam qualidade ao produto final.

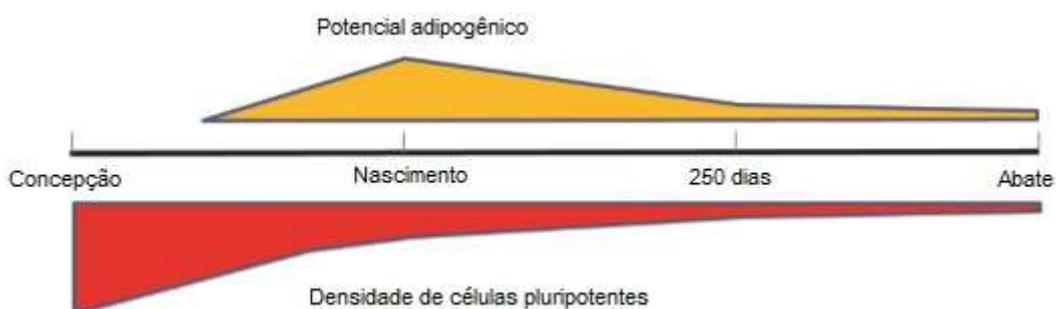
Figura 3- Conceito de “Janela de marmoreio”, baseado na sequência da formação da deposição de gordura.



Fonte: Adaptado de Du *et al.* (2013)

Na fase de terminação o aumento da gordura intramuscular ocorre pela hipertrofia dos adipócitos já existentes, se durante o desenvolvimento fetal a vaca sofrer restrições energéticas, estes não serão formados, podendo ser ineficaz a formação da gordura de marmoreio pelo número baixo de adipócitos. Portanto, o estágio fetal proporciona a melhor “janela” para o manejo nutricional, pois tem um abundante número de células multipotentes, que diminuem gradativamente após o nascimento (Figura 4).

Figura 4 - Densidade de células multipotentes e potencial para adipogênese no músculo esquelético de bovinos.



Fonte: Adaptado de Du *et al.* (2010)

Após os 250 dias de idade, a suplementação nutricional torna-se menos eficaz em aumentar o número de adipócitos intramusculares devido à depleção de células multipotentes (DU *et al.*, 2013). Ocorrendo apenas a hipertrofia dos adipócitos formados anteriormente.

Underwood *et al.* (2010) avaliando a qualidade da carne de novilhos oriundos de matrizes mantidas em pastagens cultivadas durante sessenta dias do terço médio da gestação, verificaram maior número de adipócitos, maior espessura de gordura na 12^o costela, possivelmente devido ao manejo nutricional, e menores valores de força de cisalhamento, ou seja, a força necessária para se cortar um pedaço de carne, na carcaça de novilhos filhos de vacas manejadas em pastagem melhorada, *Thinopyrum spp.*, *Elymus spp.* e *Psathyrostachus spp.*, quando comparado a novilhos provenientes de matrizes manejadas em pastagem nativa, *Bouteloua spp.*, *Hesperostipa spp.* e *Pascopyron spp.*

3.3.3 Fibrogênese

Estudos recentes mostram que os adipócitos intramusculares e os fibroblastos se desenvolvem a partir de células progenitoras comuns (UEZUMI *et al.*, 2011). Os fibroblastos desenvolvem-se e sintetizam o tecido conjuntivo que forma o endomísio, perimísio e epimísio no final da gestação (DU *et al.*, 2010). O epimísio caracteriza-se como tecido conectivo localizado na região externa do músculo e pode ser facilmente removido do tecido muscular. O perimísio circunda o feixe de fibras musculares, enquanto o endomísio circunda individualmente as fibras musculares. Dentre os dois últimos, o perimísio é apontado como o principal tecido conectivo que se apresenta associado à maciez da carne (WHITE, 2012).

O colágeno, substância polipeptídica, que compreende 5% das proteínas musculares, é o principal componente do tecido conjuntivo e a unidade estrutural da matriz extracelular, relaciona-se com propriedades qualitativas e quantitativas da carne, uma vez que envolve as fibras musculares e o músculo como um todo. Por ser naturalmente resistente, devido sua função de conexão entre músculos e ossos, possui importância intrínseca, especialmente, na maciez, sendo quanto mais resistente e em maior quantidade, maior dureza terá a carne. Pode-se inferir que a quantidade de colágeno diferencie os músculos com relação à maciez, enquanto alterações relacionadas à idade estejam associadas a solubilidade deste com a quantidade de ligações cruzadas existentes (DUARTE *et al.*, 2011). No músculo, o colágeno

tipo I e o tipo III são os mais abundantes na matriz extracelular (HUANG *et al.*, 2012), sendo assim, estes influenciam diretamente na maciez da carne.

Embora as ligações cruzadas presentes no colágeno interfiram na qualidade da carne, estas são fundamentais para manutenção da resistência muscular, são dois tipos de ligações com propriedades diferentes, as ligações intra e intermoleculares. Com o avanço na idade, há formação de ligações cruzadas intra e intermoleculares no colágeno, as quais dificultam a desnaturação, e logo a digestão enzimática e os tratamentos térmicos. O acúmulo e maturação do tecido conjuntivo são influenciados, ainda, pela genética, classe sexual e regime alimentar (SAINZ; ARAÚJO, 2001).

Desta maneira, a estruturação do colágeno, e não apenas o conteúdo total, pode explicar as diferenças na maciez entre os mesmos músculos de animais de mesma idade, porém criados em diferentes sistemas de produção. Conforme revisão de Lepetit (2008), Kopp e Bonnet (1982) afirmam que a força de cisalhamento da carne é altamente correlacionada com o teor de colágeno presente na carne bovina, $r^2 = 0,81$, sendo importante para a determinação da maciez da carne. Também importante é a solubilidade do colágeno presente e o número de ligações por volume de carne.

As ligações cruzadas intermoleculares presentes no colágeno do músculo de animais jovens estão em menor número e mais instáveis ao calor e à medida que os animais envelhecem, convertem-se em estruturas complexas tornando-se termoestáveis (DUARTE *et al.*, 2012). Essas modificações estão associadas a aumentos substanciais na rigidez e insolubilidade do colágeno, devido à sua alta força de tensão que forma pontes cruzadas intermoleculares e, conseqüentemente, redução na maciez da carne de animais velhos.

A adipogênese intramuscular e a fibrogênese podem ser consideradas um processo competitivo, desde que a densidade total e proliferação de células progenitoras estejam inalteradas; aumentar a diferenciação adipogênica e reduzir a diferenciação fibrogênica a partir de células progenitoras aumentará tanto o marmoreio como a maciez da carne (DU *et al.*, 2013).

Em trabalho realizado por Duarte *et al.* (2013), com o objetivo de avaliar a deposição de gordura intramuscular e colágeno no músculo do gado Wagyu comparado ao Angus, obtiveram os seguintes resultados: a expressão dos marcadores para adipogênese, CEBP α ; PPAR γ e Zfp423 foi maior nos animais Wagyu em relação ao Angus, consistente com o resultado da maior deposição de gordura intramuscular. Além disso, maior número de adipócitos e pré-adipócitos intramusculares foram detectados em animais Wagyu. De forma

semelhante, maior fibrogênese foi observada no músculo destes animais tendo-se maior expressão de FGF2; FGF 1; TGF β ; Collagen I e collagen III. Da mesma forma, o músculo de animais Wagyu apresentou maior teor de colágeno total e menor solubilidade do mesmo.

Além disso, o diâmetro de fibra muscular em animais Wagyu foi maior em relação aos animais Angus. Diversos estudos têm mostrado menor muscularidade em gado Wagyu quando comparado com outras raças, tais como a raça Angus (GOTOH *et al.*, 2009; LUNT *et al.*, 1993). Provavelmente devido ao grande número de células progenitoras mesenquimais se deslocarem para a linhagem fibrogênica/adipogênica, levando a uma maior formação de tecido adiposo e conjuntivo ocorre a formação de menor número de fibras musculares, levando o maior tamanho destas por hipertrofia.

Como a adipogênese e a fibrogênese descendem de células progenitoras comuns, isso possibilita a manipulação da diferenciação. Se a adipogênese for favorecida durante o desenvolvimento muscular ocorrerá maior formação de adipócitos intramusculares, conferindo maior teor de marmoreio a carne. Além disto, uma menor diferenciação fibrogênica reduzirá o conteúdo de tecido conjuntivo intramuscular aumentando a maciez da carne, sendo essa combinação contribuinte para a melhora da qualidade. (DU *et al.*, 2015).

3.3.4 Terço final de gestação

A demanda de energia pelo útero da gestante é maior no último trimestre da gestação (FERREL; GARRETT; HINMAN, 1976) e o fornecimento de glicose e aminoácidos nesta fase é extremamente importante para o crescimento fetal. A deficiência de energia (70% das exigências nutricionais, NRC) em vacas de corte, primíparas, durante os últimos 100 dias de gestação reduz o peso ao nascer das bezerras, o peso a desmama e atrasa a idade à puberdade da progênie em relação às novilhas filhas de vacas que recebem 100% das exigências nutricionais (CORAH; DUNN; KALTENBACH, 1975). Os mesmos autores também observaram que a descendência sob restrição alimentar teve maiores taxas de morbidade e mortalidade.

Um manejo nutricional adequado das vacas de corte no terço final da gestação, possibilitando um escore de condição corporal (ECC) entre 5 e 6, na escala de 1 a 9, ao parto ou no início da estação de monta, pode melhorar o desempenho reprodutivo, diminuindo o intervalo entre o parto e o primeiro cio e aumentando a taxa de concepção ao primeiro serviço (SHORT *et al.*, 1990). Em estudo realizado por Martin *et al.* (2007), novilhas nascidas de

vacas que foram submetidas à suplementação protéica durante o terço final de gestação tiveram maior taxa de prenhez quando comparada as novilhas filhas de vacas não suplementadas.

Sendo assim, em qualquer período gestacional a restrição alimentar as vacas gestantes causará impactos na progênie, sendo nos aspectos reprodutivos, produtivos ou sanitários. O manejo alimentar correto da vaca gestante é de grande importância para a eficiência de todo sistema produtivo de bovinos de corte.

3.3.5 Programação fetal na produção animal

No Brasil, assim como em outros países do mundo, as influências climáticas têm impactos na produção e qualidade forrageira. Considerando as pastagens como a principal fonte de alimento para o rebanho de cria brasileiro, os terços médio e final da gestação ocorrerão desde o início da estação de seca no Brasil central, e meados do outono no Rio Grande do Sul, início de época de déficit nutricional, onde as forrageiras de crescimento estival estão em final de ciclo, com reduzido crescimento e qualidade, e as possíveis pastagens de inverno ainda não se desenvolveram, são períodos críticos pois, ainda que exista oferta forrageira disponível, esta será de baixa qualidade.

A deficiência nutricional durante o período gestacional reduz, potencialmente, o número de fibras musculares, células adipogênicas intramusculares e aumenta a adiposidade geral na progênie (DU *et al.*, 2013). Para evitar estes efeitos negativos da restrição alimentar, a suplementação é uma opção. Esta, no segundo trimestre gestacional em ruminantes, promove o desenvolvimento muscular, o qual aumenta a massa muscular e a eficiência da produção de carne da progênie (DU *et al.*, 2010). Porém, devido ao custo dessa estratégia de manejo muitos pecuaristas ainda não suplementam as vacas em cria.

Uma alternativa de manejo também disponível para minimizar os impactos negativos do déficit forrageiro, e com custo inferior, é o diferimento de pastagens, com o objetivo de acumular forragem, mesmo estas apresentando menor qualidade. Além do diferimento de campo, outra estratégia de manejo é o desmame precoce. Esta prática de manejo consiste em desmamar o bezerro 60-90 dias pós-parto, diferentemente do desmame convencional realizado entre seis a oito meses. Este desmame precoce pode ser realizado afim de a vaca poder acumular reservas corporais para utilizar no período crítico de escassez forrageira.

Alternativa de combinação de menor custo entre acúmulo de reservas corporais, oferta forrageira e formação fetal. Ainda, além da melhora no fornecimento de nutrientes ao feto, também há o aumento expressivo nas taxas de prenhez quando os terneiros são desmamados precocemente (LOBATO; BARCELLOS, 1992).

Some-se a massa de forragem previamente diferida, a possibilidade de suplementação, seja energética ou protéica, de acordo com a condição forrageira de cada propriedade, fará uma ainda melhor resposta nos objetivos propostos. Portanto, a atenção a qualidade da nutrição das vacas gestantes gera ganhos diretos no sistema de produção de bovinos de corte seja por uma melhor composição da carcaça da progênie, seja pela melhora do desempenho reprodutivo das vacas, seja através da diminuição nas taxas de morbidade e mortalidade pós-natal.

3.4 Qualidade da carne

A construção da qualidade da carne não se restringe apenas aos três meses que antecedem ao abate, quando estão confinados ou em pastagens de maior qualidade forrageira e em maior quantidade para terminação. Esta inicia-se ainda na fase intrauterina do animal, onde mudanças específicas durante o desenvolvimento, alteram quantitativamente e/ou qualitativamente a trajetória de desenvolvimento do feto, com resultados que persistem por toda a vida do indivíduo.

O conceito de qualidade de carne varia conforme o consumidor final. Pode ser também definida de acordo com os aspectos sanitários, ou seja, livre de microorganismos patogênicos e outros contaminantes, de acordo com as características organolépticas traduzidas em maciez, sabor, cor, brilho, odor e suculência; e também de acordo com a composição química da carne. Além destes fatores, o manejo dos animais pré-abate, abate e métodos de processamento da carcaça e da carne, como duração e temperatura de estocagem e até mesmo a forma de cozinhar, contribuem para a qualidade do produto. Portanto, produzir carne de qualidade requer correto procedimento em cada elo da cadeia produtiva, a qual possui peculiaridades determinantes na qualidade ou ausência desta no produto final.

O número de miócitos e adipócitos do corpo animal tem grande influência na fase fetal, durante o desenvolvimento do tecidos corpóreos, ainda na fase intra-uterina. Desta forma, o estado nutricional da progenitora é um fator determinante para o desenvolvimento celular do feto.

A nutrição animal está associada à maciez da carne, principalmente com o grau de acabamento da carcaça e com o teor de gordura intramuscular, também chamada de marmoreio, que tem grande influência no sabor, suculência e maciez. Os pontos de marmoreio contribuem para a qualidade da carne, mesmo se em baixa quantidade de gordura intramuscular (ALBRECHT *et al.*, 2006). Em mercados especiais que prezam a qualidade e pagam pela padronização, como no Canadá e Estados Unidos, a maioria dos consumidores considera o grau de marmorização no momento da compra.

O valor econômico da carcaça depende, basicamente, da qualidade e do rendimento da porção comestível dos cortes com maior valor comercial. Sendo assim, é desejável carcaças de bovinos bem acabadas, com espessura de gordura subcutânea entre 3 e 7 milímetros, sem excesso de gordura, apresentando menores perdas no toailete, e com bom grau de marmorização, pois tendem a apresentar carne mais macia. Também é preferível carne de

animais jovens devido ao maior teor de colágeno tipo I termolábil e com menor quantidade de ligações cruzadas intermoleculares.

O terço médio da gestação é um período crítico para o desenvolvimento do tecido adiposo e muscular (DU *et al.*, 2010). A restrição nutricional neste período pode causar alterações nas características de carcaça e na qualidade da carne da progênie. Em pesquisa realizada por Mohrhauser *et al.* (2015), para determinar a influência do *status* energético materno durante o segundo trimestre de gestação nas características de qualidade de carcaça da progênie, as vacas foram divididas em grupos com condição energética positiva e outro com condição energética negativa; durante o período de 102 a 193 ± 10.9 dias de gestação. Na análise dos resultados, as vacas com condição energética desfavorável apresentaram redução ($P \leq 0,05$) no escore de condição corporal e no peso, foi constatada redução na espessura de gordura subcutânea na 12^o costela e na área de olho de lombo, através de análise ultrassonográfica, quando comparada às vacas com condição energética favorável, causando menor rendimento de carcaça e alteração da composição desta.

A nutrição materna inadequada pode influenciar na composição corporal e características da carcaça da progênie devido às alterações no desenvolvimento fetal. No mesmo estudo de Mohrhauser *et al.* (2015), os bezerros nascidos foram manejados de forma similar e abatidos, sendo observado na progênie de vacas sob restrição energética tendência para reduzida deposição de gordura na 12^o costela e menor classificação de rendimento, indicando a influência da nutrição materna na proporção de carne vendável magra gerada pela carcaça.

No estudo de Mohrhauser *et al.* (2015), não foi constatada diferença significativa nos valores de força de cisalhamento, porém em pesquisa de Underwood *et al.*, (2010) foi relatado que a carne de novilhos filhos de vacas em pastagem natural apresentou maiores valores de força de cisalhamento comparada aos animais oriundos de vacas manejadas em pastagem melhorada. As diferenças entre ambos os trabalhos pode ser atribuída às diferenças de nutrientes restringidos. No entanto, os resultados do trabalho de Underwood *et al.*, (2010) indicam a existência de potencial para as alterações no desenvolvimento fetal afetem a maciez da carne.

A qualidade da nutrição materna durante o período gestacional é uma importante estratégia para produzir animais de melhor constituição de carcaça e desta, cortes cárneos para atender nichos de mercados de maior poder aquisitivo, onde valorizam e remuneram por excelência de produto.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A nutrição materna deve ser adequada para que atenda as exigências energéticas da mãe e chegue ao feto a quantidade ideal de nutrientes para seu desenvolvimento. A deficiência nutricional durante o período gestacional afeta a produtividade em longo prazo da progênie, tendo conseqüências na produção e qualidade da carne, e também na eficiência reprodutiva e produtiva do sistema.

Produzir carne macia com adequada cobertura de gordura de acabamento e marmoreio, de maior valor agregado, é um dos desafios da pecuária de corte. Através do manejo nutricional adequado no período gestacional, cria-se a possibilidade da produção de novilhos de boa constituição de carcaça com potencial para serem abatidos precocemente, se houver uma nutrição adequada também no desenvolvimento pós-natal, gerando maior rentabilidade ao sistema de produção.

REFERÊNCIAS

- ALBRECHT, E. F. *et al.* Growth- and breed- related changes of marbling characteristics in cattle. **Journal of Animal Science**. Champaign, v. 84, n.5, p. 1067-1075, May 2006.
- BEERMANN, D. H.; CASSENS, R. G.; HAUSMAN, G. J. A second look at fiber type differentiation in porcine skeletal muscle. **Journal of Animal Science**, v. 46, n.1, p. 125-132, Jan 1978.
- BIELLI A., *et al.* Low maternal nutrition during pregnancy reduces the numbers of Sertoli cells in the newborn lamb. **Reproduction, Fertility and Development**. v. 14, n.5-6, p. 333–337, 2002.
- BONNET, M., *et al.* Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species. **Animal**. v. 4, n.7, p. 1093-1109, Jul 2010.
- CHARGE, S. B. P.; RUDINIKI, M. A. Cellular and molecular regulation of muscle regeneration. **Physiological Reviews**., v. 84, n. 1, p. 209-238, Jan 2004.
- CORAH, L. R; DUNN, T. G.; KALTENBACH, C. C. Influence of prepartum nutrition on the reproductive performance of beef females and the performance of their progeny. **Journal of Animal Science**. v. 41, n.3, p. 819-824, Sep 1975.
- COSSU, G; BORELLO, U. Wnt signaling and the activation of myogenesis in mammals. **The EMBO journal**. v.18, n. 24, p. 6867-6872, Dec 1999.
- CUSHMAN, R. A.; McNEEL, A. K; FREETLY, H. C. The impact of cow nutrient status during the second and third trimester on development of the reproductive axis and fertility of daughters. **Livestock Science**, Amsterdam, v. 162, p. 252-258, Apr. 2014.
- DU, M. *et al.* Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 88, p. E51-E60, Apr. 2010.
- DU, M. *et al.* Developmental Programming of Fetal Skeletal Muscle and Adipose Tissue Development. **Journal of Genomics**. v. 1, p. 29-38, Nov 2013.
- DU, M. *et al.* Manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle. **Journal of Animal Science**. v. 91, n. 3, p. 1419-1427, Mar 2013.
- DU, M. *et al.* Fetal programming in meat production. **Meat Science**, v. 109, p. 40-47, Nov 2015.
- DUARTE, M. S; PAULINO, P. V. R.; DU, M. Fetal programming in beef cattle: how to optimize performance and carcass value in early stages of life. IN: Simpósio de produção de gado de corte, 2012, Viçosa. **Anais...** Viçosa: SIMCORTE, p.124- 139, 2012.

DWYER, C. M.; STICKLAND, N. C.; FLETCHER, J. M. The influence of maternal nutrition on muscle fiber number development in the porcine fetus and subsequent postnatal growth. **Journal of Animal Science**. v. 72, n.4, p. 911-917, Apr 1994.

FERREL, C. L; GARRETT; HINMAN, N. Growth, development and composition of the udder and gravid uterus of beef heifers during pregnancy. **Journal of Animal Science**. v. 42, n.6, p. 1477-1489, Jun 1976.

FUNSTON, R. N *et al.* Effects of maternal nutrition on conceptus growth and offspring performance: Implications for beef cattle production. **Journal of Animal Science**, v. 88, n. 13 supplement, p. E205-E215, Apr 2010.

GAO, F. *et al.* Effects of maternal undernutrition during late pregnancy on the development and function of ovine fetal liver. **Animal Reproduction Science**, v.147, n. 3-4, p. 99-105, Jun 2014.

GREENWOOD, P. L *et al.* Effects of birth weight and postnatal nutrition on neonatal sheep: II. Skeletal muscle growth and development. **Journal of Animal Science**., v. 78, n.1, p. 50-61, Jan 2000.

GOMIDE, L. A. M.; RAMOS, E. M.; FONTES, P. R. Ciência e qualidade da carne: fundamentos. Viçosa: Editora UFV, 2013. P-197*

HE, J.; WATKINS, S.; KELLEY D. E. Skeletal muscle lipid content and oxidative enzyme activity in relation to muscle fiber type in type 2 diabetes and obesity. **Diabetes**. v. 50, n.4, p. 817-823, Apr 2001.

HESS, B. W. Impacto da nutrição materna no desempenho do bezerro. In: XII Curso Novos Enfoques na Produção e Reprodução de Bovinos, 2008, Uberlândia. Resumos: Novos Enfoques na Produção e Reprodução de Bovinos - Corte, 2008. p. 1-14.

HUANG, Y. *et al.* Maternal obesity enhances collagen accumulation and cross-linking in skeletal muscle of ovine offspring. **PLoS One**. v. 7, n. 2, p. e31691, 2012.

IBGE, Produção da pecuária municipal 2013. Disponível em ftp://ftp.ibge.gov.br/Producao_Pecuaria/Producao_da_Pecuaria_Municipal/2013/ppm2013.pdf acesso em 25 de junho de 2016.

KOLLIAS, H. D.; McDERMOTT, J. C. Transforming growth factor- β and myostatin signalling in skeletal muscle. **Journal of Applied Physiology**. v. 104, n.3, p. 579-587, Mar 2008.

LEPETIT, J. Review: Collagen contribution to meat toughness: Theoretical aspects. **Meat Science**. v. 80, n. 4, p. 960-967, Dec, 2008.

LOBATO, J. F. P; BARCELLOS, J. O. J. Efeitos da utilização de pastagem melhorada no pós-parto e do desmame aos 100 ou 180 dias de idade no desempenho reprodutivo de vacas de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 21, n. 3, p. 385-395, 1992.

- LONG, N. M; *et al.* Effects of early to mid gestacional undernutrition on offspring growth, carcass characteristics and histology of adipose tissue in the bovine. **Journal of Animal Science**. v. 90, p. 197-206, 2012.
- MAROTO, M, *et al.* Ectopic Pax-3 activates MyoD and Myf-5 expression in embryonic mesoderm and neural tissue. **Cell**. v. 89, n. 1, p. 139-148, Apr 1997.
- MARTIN, G. B. *et al.* Interactions between nutrition and reproduction in the management of the mature male ruminant. **Animal**. v. 4, n. 7, p. 1214-1226, Jul 2010.
- MARTIN, J. L. *et al.* Effects of dam nutrition on growth and reproductive performance of heifer calves. **Journal of Animal Science**. v. 85, n.3, p. 841-847, Mar 2007.
- MOHRHAUSER, D. A. *et al.* The influence of maternal energy status during midgestation on beef offspring carcass characteristics and meat quality. **Journal of Animal Science**. v. 93, n. 2, p. 786-793, Feb 2015.
- MOSSA, F.; *et al.* Maternal undernutrition in cows impairs ovarian and cardiovascular systems in their offspring. **Biology of Reproduction**. v. 88, n. 4, p. 112-133, Apr 2013.
- ODDE, K. G. Survival of the neonatal calf. **The Veterinary Clinics of North America**, v. 4, n.3, p. 501-508, Nov 1988.
- ONU 2015. Revision of world population prospects. Disponível em <http://esa.un.org/unpd/wpp/> acesso em 20 de maio de 2016.
- PERRY, V. E. A. *et al.* Low dietary protein during early pregnancy alters bovine placental development. **Animal Reproduction Science**, v.55, n.1, p. 13-21, Feb 1999.
- REDMER D.A.; WALLACE J.M.; REYNOLDS L.P. Effect of nutrient intake during pregnancy on fetal and placental growth and vascular development. **Domestic Animal Endocrinology**. v. 27, n. 3, p. 199-217, Oct 2004.
- REYNOLDS, L.P.; REDMER, D.A. Utero-placental vascular development and placental function. **Journal of Animal Science**, v.73, n. 6, p.1839-1851, Jun 1995.
- SAINZ, R. D.; ARAUJO, F. R. C. Tipificação de carcaças de bovinos e suínos. In: Congresso brasileiro de ciência e tecnologia de carnes, 1, 2001, São Pedro. Anais. Campinas, SP: Centro de Tecnologia de Carnes do Instituto de Tecnologia de Alimentos, p.26-55, 2001.
- SCHOONMAKER, J.; LADEIRA, M. M. Reflexos de novas tecnologias empregadas na nutrição materna sobre a saúde e crescimento dos bezerros. In: OLIVEIRA-BARBOSA (Org.) **Bovinicultura de corte, desafios e tecnologias**. Salvador, EDUFBA, 2004. cap. 7 p.193-220.
- SHORT , R. E. *et al.* Physiological mechanisms controlling anestrus and infertility in postpartum beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.68, n.3, p. 799-816, Mar 1990.

SILVA, B.C. et al. Influência da nutrição materna no crescimento da placenta e do feto em vacas Nelore gestantes. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 49., 2012, Brasília. **Anais...** Brasília: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2012.

SPITZER, J. C. *et al.* Reproductive responses and calf births and weaning weight as affected by body condition at parturition and postpartum weight gain in primiparous beef cows. **Journal of Animal Science**. v.73, n. 5, p. 1251-1257, May 1995.

STEWART, C. E; RITTWEGGER, J. Adaptive processes in skeletal muscle: molecular regulators and genetic influences. **Journal of Musculoskeletal and Neuronal Interactions**. v. 6, n. 1, p. 73 - 86, Jan - Mar 2006.

SYMONDS, M. E; SEBERT, S. P; BUDGE, H. Nutritional regulation of fetal growth and implications for productive life in ruminants. **Animal**. v. 4, n. 7, p. 1075-1083, Jul 2010.

UEZUMI, A. *et al.* Fibrosis and adipogenesis originate from a common mesenchymal progenitor in skeletal muscle. **Journal of Cell Science**. v. 124, n. Pt 21, 3654-3664, Nov 2011.

UNDERWOOD, K. R. *et al.* Nutrition during mid to late gestation affects growth, adipose tissue deposition and tenderness in cross-bred beef steers. **Meat Science**. v. 86, n. 3, p. 588-593, Nov 2010.

USDA Agricultural Projections to 2024. 2015. Disponível em <http://www.usda.gov/oce/commodity/projections/USDA_Agricultural_Projections_to_2024.pdf> acesso em 19 de maio de 2016.

ZHU, M. J., *et al.* Maternal nutrient restriction affects properties of skeletal muscle in offspring. **The Journal of Physiology**. v. 575, n. Pt 1, p. 241-250, Aug 2006.

WHITE, M. C. **The role of collagen on meat tenderness in tropically adapted cattle**. 2012. 63 f. Thesis (Master of Science) - University of Florida, Gainesville, 2012. Disponível em <<http://ufdc.ufl.edu/UFE0044674/00001>>. Acesso em: 20 maio 2016.