



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS**  
**DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA**  
**CURSO DE ZOOTECNIA**

**MARTINA DOS SANTOS**

**EFEITOS DA NUTRIÇÃO MATERNA NO DESENVOLVIMENTO E NA**  
**QUALIDADE DE CARÇA DA PROGÊNIE BOVINA**

**FORTALEZA**  
**2022**

MARTINA DOS SANTOS

EFEITOS DA NUTRIÇÃO MATERNA NO DESENVOLVIMENTO E NA QUALIDADE  
DE CARÇA DA PROGENIE BOVINA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Curso de Zootecnia do Departamento de  
Zootecnia da Universidade Federal do Ceará,  
como requisito parcial para obtenção do título  
de Bacharel em Zootecnia.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Patrícia Guimarães  
Pimentel.

FORTALEZA

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Sistema de Bibliotecas  
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- S236e Santos, Martina dos.  
Efeitos da nutrição materna no desenvolvimento e na qualidade de carcaça da progênie bovina / Martina dos Santos. – 2022.  
30 f. : il. color.
- Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Curso de Zootecnia, Fortaleza, 2022.  
Orientação: Profa. Dra. Patrícia Guimarães Pimentel.
1. Desenvolvimento dos tecidos. 2. Grandes ruminantes. 3. Programação fetal. 4. Qualidade da carne. I.  
Título.

CDD 636.08

---

MARTINA DOS SANTOS

EFEITOS DA NUTRIÇÃO MATERNA NO DESENVOLVIMENTO E NA QUALIDADE  
DE CARCAÇA DA PROGENIE BOVINA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Curso de Zootecnia do Departamento de  
Zootecnia da Universidade Federal do Ceará,  
como requisito parcial para obtenção do título  
de Bacharel em Zootecnia.  
Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Patrícia Guimarães  
Pimentel.

Aprovada em: \_\_/\_\_/\_\_\_\_.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Patrícia Guimarães Pimentel (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Gabrimar Araújo Martins  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Lays Débora Silva Mariz  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus por ter me ajudado a chegar até aqui. Ele foi fundamental na minha caminhada durante toda a graduação. Obrigada, Senhor!

Aos meus pais e meus irmãos, sem o apoio deles durante todos esses anos eu não sei o que seria de mim. Apesar dos quilômetros de distância que nos separavam, sempre deram um jeito de se fazer presente. Obrigada!

À UFC e ao Departamento de Zootecnia, meu lar nesses mais de 5 anos de graduação (fora dos planos, mas faz parte). Tenho muito orgulho de ter feito parte de uma das maiores instituições públicas do país.

À professora Patrícia, minha orientadora, por toda paciência e por não ter desistido de mim quando até mesmo eu quis. Por todos os ensinamentos passados durante a graduação, sou extremamente grata.

À banca examinadora, composta pela professora Lays e o professor Gabrimar, dois exemplos de profissionais que tenho muito prazer em compartilhar esse momento.

Ao Clécio, que eu incomodei bastante, principalmente nessa reta final com tantos e-mails, questionamentos... esse cara é incrível! A coordenação do curso de Zootecnia não existe sem ele.

Aos meus amados grupos de estudos, GEPEq e GPEBOV, que tiveram grande influência no caminho que decidi seguir dentro da Zootecnia, foi uma oportunidade única fazer parte dessas famílias e de todo o conhecimento que os envolve.

Aos meus amigos, da UFC e de fora, que foram minha família do coração quando minha família de sangue esteve longe. Obrigada, gente! Vocês foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Não quero citar nomes pra não esquecer ninguém, mas os de verdade sabem que são.

## RESUMO

O termo conhecido como programação fetal pode ser explicado com base na ideia de que, o estado nutricional e as condições ambientais aos quais a matriz bovina é submetida durante a gestação, podem gerar consequências que perdurarão a vida inteira de sua progênie. Essas mudanças influenciam o desenvolvimento da progênie bovina, tendo efeitos impactantes no seu crescimento e performance, na composição da carcaça e qualidade da carne. No início do desenvolvimento do músculo esquelético da progênie, um *pool* de células mesenquimais se prolifera e diferencia em células progenitoras miogênicas e adipo-fibrogênicas, responsáveis pelos processos de miogênese, adipogênese e fibrogênese. Com o aumento da proliferação dessas células progenitoras durante o desenvolvimento fetal há também o aumento do desenvolvimento muscular e da produção de massa magra da progênie. Por outro lado, promover a diferenciação adipogênica dentro do músculo aumenta a quantidade de adipócitos intramusculares e diminui o tecido conjuntivo, o que melhora o marmoreio e a maciez da carne bovina. A deficiência nutricional materna durante o desenvolvimento fetal pode gerar consequências negativas que perduram até a vida pós-natal da progênie, desde o desenvolvimento muscular reduzindo a formação das fibras musculares, o desenvolvimento do tecido adiposo, diminuindo a formação de adipócitos intramusculares (fundamentais para a boa qualidade de carcaça) até o desempenho reprodutivo dos animais. Sendo assim, a melhor nutrição materna e uma estratégia de suplementação pós-natal podem ser opções que aumentam a eficiência de produção, melhoram a qualidade do produto final e diminuem a idade de abate da progênie. Portanto, a presente revisão objetivou reunir e discutir a cerca de estudos realizados recentemente sobre os efeitos da nutrição materna no desenvolvimento fetal e qualidade da carcaça da progênie.

**Palavras-chave:** desenvolvimento dos tecidos; grandes ruminantes; programação fetal; qualidade da carne.

## ABSTRACT

The term known as fetal programming can be explained based on the idea that the nutritional status and environmental conditions to which the dam is subjected during pregnancy, can generate consequences the entire life of their progeny. These changes influence the development of bovine progeny having impacting effects of their growth and performance, carcass composition and meat quality. During the early development, a pool of mesenchymal cells proliferates into myogenic and adipo-fibrogenic progenitor cells, responsible for the processes of myogenesis, adipogenesis and fibrogenesis. With the increase in the proliferation of these progenitor cells during fetal development, there is also an increase in muscle development and the production of lean mass of the progeny. In contrast, promoting adipogenic differentiation within the muscle increases the amount of intramuscular adipocytes and decreases connective tissue, which improves beef marbling and tenderness. The maternal nutritional deficiency during fetal development can generate negative consequences that last until the postnatal life of progeny, from muscle development due to reducing the formation of muscle fibers, development of adipose tissue by decreasing the formation of intramuscular adipocytes (fundamental for a good carcass quality) to the reproductive performance of the animals. Thus, better maternal nutrition and a postnatal supplementation strategy may be options that increase production efficiency, improve the quality of the final product and decrease the age at slaughter of the progeny. Therefore, the present review aimed to collect and discuss recent studies on the effects of maternal nutrition on fetal development and carcass quality.

**Keywords:** tissues development; large ruminants; fetal programming; meat quality.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>14</b>
<b>2 NUTRIÇÃO E ASPECTOS REPRODUTIVOS DA MATRIZ .....</b>	<b>16</b>
<b>3 AMBIENTE INTRAUTERINO E FORMAÇÃO FETAL .....</b>	<b>17</b>
<b>4 DESENVOLVIMENTO DOS TECIDOS.....</b>	<b>18</b>
<b>4.1 Miogênese .....</b>	<b>19</b>
<b>4.2 Adipogênese .....</b>	<b>22</b>
<b>4.3 Fibrogênese .....</b>	<b>25</b>
<b>5 IMPACTOS DA NUTRIÇÃO MATERNA NO DESENVOLVIMENTO FETAL .....</b>	<b>26</b>
<b>6 PROGRAMAÇÃO FETAL E A QUALIDADE DA CARNE DA PROGÊNIE .....</b>	<b>29</b>
<b>7 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>31</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>32</b>



## 1 INTRODUÇÃO

O Brasil é o país que detém o maior rebanho bovino comercial do mundo, com aproximadamente 196,47 milhões de cabeças, sendo assim o maior exportador mundial de carne bovina (Associação Brasileira das Indústrias Exportadoras de Carne, 2022). Com relação a produção, o país perde apenas para os Estados Unidos, que apesar de ter um rebanho menor, produz maior quantidade de tonelada equivalente carcaça (ABIEC, 2022).

Para que a produção brasileira seja ainda maior, algumas situações devem ser consideradas, como o fato da grande maioria do rebanho brasileiro ser mantido a pasto e que a produção forrageira do país é caracterizada por uma estacionalidade, ou seja, em determinadas épocas do ano a produtividade é menor, submetendo as matrizes à deficiência nutricional. O termo conhecido como programação fetal ou programação do desenvolvimento envolve um conjunto de fatores nutricionais/ambientais aos quais a matriz é submetida durante a gestação que afetam o crescimento e desenvolvimento do feto a longo prazo (REYNOLDS & CATON, 2012). As intervenções, principalmente nutricionais, têm efeitos nas diversas fases da gestação.

As fibras musculares da prole se formam somente na fase pré-natal, ou seja, não há aumento no número destas após o nascimento, sendo totalmente vulnerável a alterações ambientais, como a deficiência de nutrientes da mãe, que faz com que o animal não expresse o seu potencial máximo genético para o crescimento (FUNSTON & SUMMERS, 2013). Dessa forma, a subnutrição materna desde o início até o meio da gestação reduz o número de fibras musculares no feto, já no terço final, reduz a hipertrofia (aumento no tamanho) das mesmas, mas não o número (DU *et al.*, 2010).

O marmoreio (gordura intramuscular) é fundamental para a palatabilidade da carne e a geração dos adipócitos intramusculares ocorre ainda no estágio fetal (TONG *et al.*, 2008), surgindo locais de deposição de gordura. Os fatores que afetam essa deposição de gordura intramuscular são divididos em: genético (raça, sexo e herdabilidade), manejo (idade ao desmame, castração, peso e idade ao abate e o ambiente) e nutricional (metabolismo de gordura, absorção e digestão de gordura, disponibilidade de glicose, proporção de volumoso:concentrado, níveis de proteína e energia na dieta, programação de desenvolvimento fetal e sistema de alimentação específico para cada estágio (PARK *et al.*, 2018). Conseqüentemente, a programação fetal também interfere na qualidade de carcaça e da carne dos animais. Além disso, o acúmulo geral de gordura também é afetado pela nutrição materna (ZHU *et al.*, 2006).

Portanto, a nutrição materna durante a gestação pode influenciar tanto a eficiência e produtividade das matrizes como a vida pós-natal dos bezerros e a qualidade de sua carcaça e carne. Assim, o objetivo desta revisão foi abordar os estudos recentes sobre os impactos da nutrição materna na produtividade da matriz, no desenvolvimento e crescimento fetal, bem como na qualidade da carcaça das progênes.

## 2 NUTRIÇÃO E ASPECTOS REPRODUTIVOS DA MATRIZ BOVINA

Um dos fatores que afeta a eficiência produtiva do rebanho é o conhecimento da programação fetal ou desenvolvimento programado que envolve aspectos ambientais e/ou nutricionais aos quais a matriz é submetida que promovem consequências na progênie a longo prazo. É fundamental que haja compreensão da relação entre nutrição e reprodução, já que o atendimento das exigências nutricionais pré e pós-parto afeta todas as fases reprodutivas da vaca de corte além de maximizar a sua fertilidade (LIRA SILVA *et al.*, 2016). Bohnert *et al.* (2013) observaram que vacas com suplementação proteica (0,9 kg/vaca/semana) durante a gestação pariram em melhores condições corporais (vacas com escore de condição corporal maior ou igual a 6), influenciando no retorno mais cedo ao cio na estação de monta subsequente, e com isso, apresentaram maior taxa de repetição de prenhez (92% x 79%).

Em regiões que apresentam estacionalidade de produção forrageira, geralmente as vacas são mantidas em sistema de produção extensivo durante a gestação, conseqüentemente, passam por um período de restrição alimentar devido a baixa disponibilidade e qualidade forrageira e a falta de suplementação (DU *et al.*, 2013). Esse fato interfere tanto no desempenho reprodutivo futuro das vacas como na formação do feto, ocasionando menores taxas de serviço (número de vacas inseminadas em relação ao total confirmada no cio) e concepção (número de vacas gestantes do total de vacas inseminadas).

Torres *et al.* (2015) avaliaram a influência do escore de condição corporal (ECC) na probabilidade de prenhez de vacas Nelore em programa de Inseminação Artificial em Tempo Fixo (IATF), concluindo que fêmeas com ECC maior ou igual a 3 (na escala de 1 a 5) possuem maiores taxas de prenhez. Bohnert *et al.* (2013) analisaram que vacas não suplementadas no terço final da gestação apresentaram menor peso corporal e ECC, o que ocasionou menor taxa de prenhez e maior intervalo parto-concepção.

Matrizes que são submetidas à restrição alimentar apresentam também comprometimento do eixo hipotalâmico-hipofisário, que reduz a produção e liberação do hormônio GnRH, que regula as gonadotrofinas FSH e LH (FRANDSON *et al.*, 2005). Segundo Lira Silva *et al.* (2016), quando a concentração de glicose no sangue aumenta, os níveis de insulina também aumentam, ocasionando melhora no crescimento folicular. Porém, quando a concentração de glicose é menor, os níveis de insulina e a liberação dos hormônios gonadotróficos são menores. De acordo com os estudos de Astessiano *et al.* (2013), quando suplementadas na lactação, as fêmeas podem voltar ao cio mais rapidamente devido a maior concentração da glicose sanguínea.

Os efeitos do metabolismo proteico na reprodução são complexos. A deficiência de proteína ocasiona menores taxas de fertilização e sobrevivência embrionária, enquanto o excesso desse nutriente eleva os níveis de ureia ( $\geq 19$  mg/dL) na corrente sanguínea do animal causando toxicidade aos espermatozoides, óvulos e no embrião em desenvolvimento (LIRA SILVA *et al.*, 2016). Estudos realizados por Smuts *et al.* (2019) possibilitaram observar que o nível adequado de albumina ( $\geq 36,0$  g/L) foi fundamental para a predição da competência das vacas de produzirem oócitos saudáveis, obtendo assim, bons índices reprodutivos.

Portanto, a suplementação das matrizes durante a gestação melhora a ingestão de nutrientes pelas mesmas, sua condição corporal e conseqüentemente, seu desempenho reprodutivo. Além disso, filhos de vacas que tenham sua exigência nutricional atendida possuem melhor desenvolvimento e crescimento intrauterino.

### **3 AMBIENTE INTRAUTERINO E FORMAÇÃO FETAL**

Após a fertilização da matriz, inicia-se o desenvolvimento intrauterino fetal, que ocorre em duas fases distintas: a embrionária, quando a maioria dos sistemas é formado e a fetal, onde ocorre o crescimento e a maturação dos órgãos e tecidos (HYTELL *et al.*, 2012). Quando diagnosticada a gestação, os vasos sanguíneos placentários são formados fornecendo oxigênio e nutrientes para o adequado desenvolvimento do feto (TSUNEDA *et al.*, 2017). Portanto, depois da implantação, a placenta se torna o único órgão de troca entre os sistemas materno e fetal (REYNOLDS *et al.*, 2019).

É de extrema importância que a placenta dos animais ruminantes tenha uma circulação sanguínea dinâmica, pois os mesmos não são capazes de absorver nutrientes por unidade de sangue circulante, sendo o maior número de vasos sanguíneos fundamental para o crescimento e desenvolvimento do feto durante a segunda metade da gestação (HESS, 2008). A restrição alimentar durante o terço inicial da gestação pode interferir no desenvolvimento e fluxo sanguíneo da placenta e na organogênese inicial; já quando esta ocorre no terço médio ou final da gestação, falhas podem acontecer no desenvolvimento final dos órgãos, na formação do sistema musculoesquelético e tecido adiposo, além de falta de absorção de nutrientes essenciais para a reprodução (FUNSTON *et al.*, 2010).

Estudos realizados recentemente por Caton *et al.* (2019) possibilitam inferir que alterações moderadas na nutrição materna (restrição de 0,08 kg/dia) durante os primeiros 50 dias de gestação podem alterar as concentrações metabólicas e de nutrientes nos fluidos fetais e a expressão gênica no fígado e músculo da prole. Já McCarty *et al.* (2019) avaliaram os

efeitos da restrição de nutrientes no início e meio da gestação no desenvolvimento pancreático e concluíram que há certo impacto negativo já que a concentração de insulina na corrente sanguínea dos animais que sofreram a restrição foi significativamente menor ( $P < 0,001$ ). Os pesquisadores explicam que essa redução na concentração de insulina pode estar relacionada com o fato de as matrizes utilizadas no estudo serem jovens (menos de 4 anos) e, conseqüentemente, mais susceptíveis à restrição nutricional.

A maior demanda nutricional ocorre no terço final da gestação pois é a fase de maior desenvolvimento do concepto. Logo, a restrição nutricional materna nesta fase pode causar retardo no crescimento intrauterino do feto com efeitos de longo prazo no crescimento, no desenvolvimento reprodutivo (FUNSTON *et al.*, 2010; LEMASTER *et al.*, 2016) e na qualidade de carcaça da futura prole (UNDERWOOD *et al.*, 2010).

Hoffman *et al.* (2017) mostraram que ovelhas submetidas à restrição nutricional de 50% dos nutrientes exigidos pelo NRC (2007) têm alterações nos seus níveis de glicose circulante, podendo causar hipoglicemia no feto. Além disso, os cordeiros nascidos dessas fêmeas apresentaram menores concentrações de glicose e IGF1 (fator de crescimento de insulina tipo 1), este podendo comprometer a fertilidade na idade adulta, prejudicando a qualidade do sêmen nos machos e diminuindo a taxa de prenhez nas fêmeas. Maresca *et al.* (2018) avaliaram os efeitos da restrição de proteína durante o final da gestação de fêmeas bovinas e concluíram que afeta negativamente o crescimento e a concentração de IGF1 fetal, ou seja, o desenvolvimento pancreático. Assim, há um comprometimento da regulação da glicose nos estágios iniciais de vida da progênie.

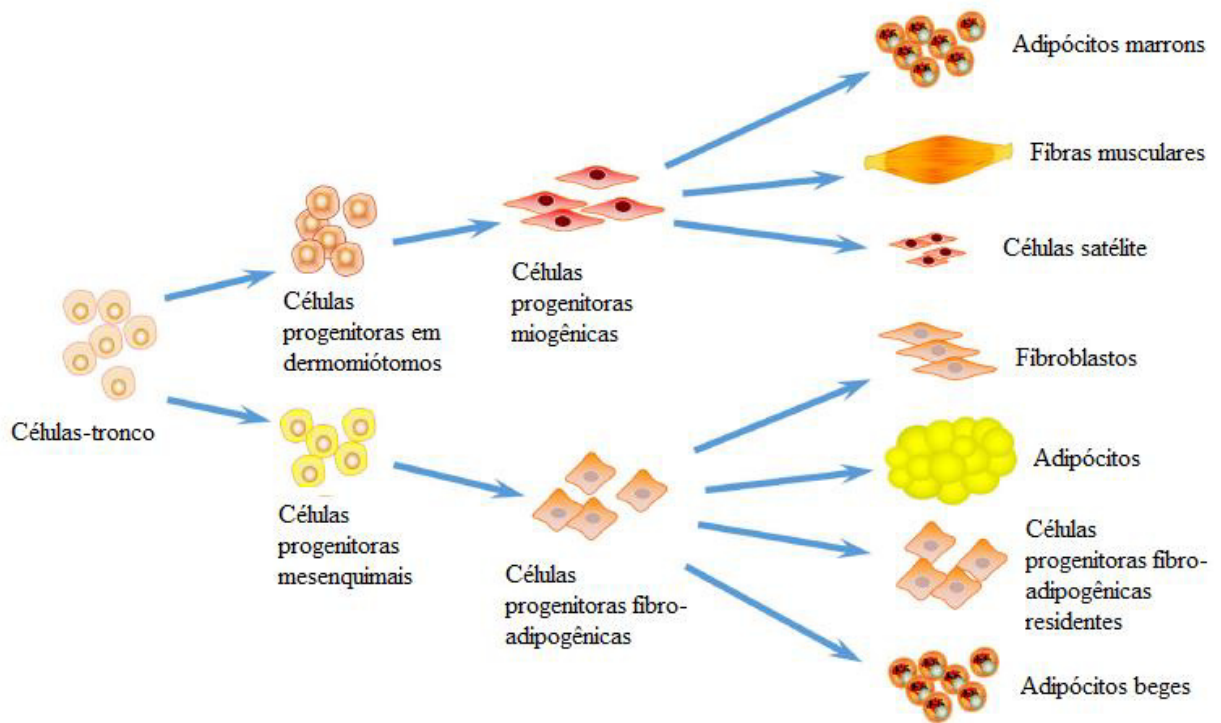
#### **4 DESENVOLVIMENTO DOS TECIDOS**

Na bovinocultura de corte, o principal tecido de interesse econômico e comercial é o muscular, seguido do tecido adiposo. Segundo Du *et al.* (2010), o desenvolvimento do músculo esquelético é dividido em três estágios: embrionário, fetal e adulto; os dois primeiros ocorrendo no período pré-natal, considerado mais crítico por ter um grande impacto no crescimento pós-natal. Esse desenvolvimento envolve diferentes processos de miogênese, adipogênese e fibrogênese, compreendendo a diferenciação das células-tronco mesenquimais no embrião que estão localizadas no mesmo ambiente (DU *et al.*, 2010; YAN *et al.*, 2013).

Os miócitos, adipócitos e fibroblastos são derivados do mesmo grupo de células progenitoras. No início da embriogênese, as células-tronco mesenquimais divergem-se em dois grupos: células progenitoras miogênicas e células progenitoras fibro-adipogênicas, onde

a primeira linhagem desenvolve os adipócitos marrons, as fibras musculares e as células satélites. Já a segunda linhagem desenvolve os fibroblastos, os adipócitos brancos e marrons e as células fibro-adipogênicas residentes, como mostra a figura 1 (DU *et al.*, 2015).

Figura 1 – Células progenitoras mesenquimais diferenciando-se em miogênicas e fibro-adipogênicas durante o desenvolvimento muscular fetal.



Fonte: Adaptado de Du *et al.* (2015).

É de fundamental importância que o processo de diferenciação das células-tronco mesenquimais durante o estágio fetal ocorra de maneira adequada para que a saúde e a produção da progênie sejam preservadas a longo prazo. Toda a formação das fibras musculares dos bovinos ocorre durante o desenvolvimento embrionário-fetal. Portanto, faz-se necessário compreender os eventos que ocorrem no desenvolvimento pré-natal, pois terão impacto direto no desenvolvimento pós-natal (BASCHAT, 2004).

#### 4.1 Miogênese

O processo de diferenciação e formação das fibras musculares depende da expressão gênica regulada por algumas proteínas como a Wnt (Wingless e Int), Pax 3 e Pax 7 (MAROTO *et al.*, 1997). A sinalização Wnt é fundamental para o início da miogênese

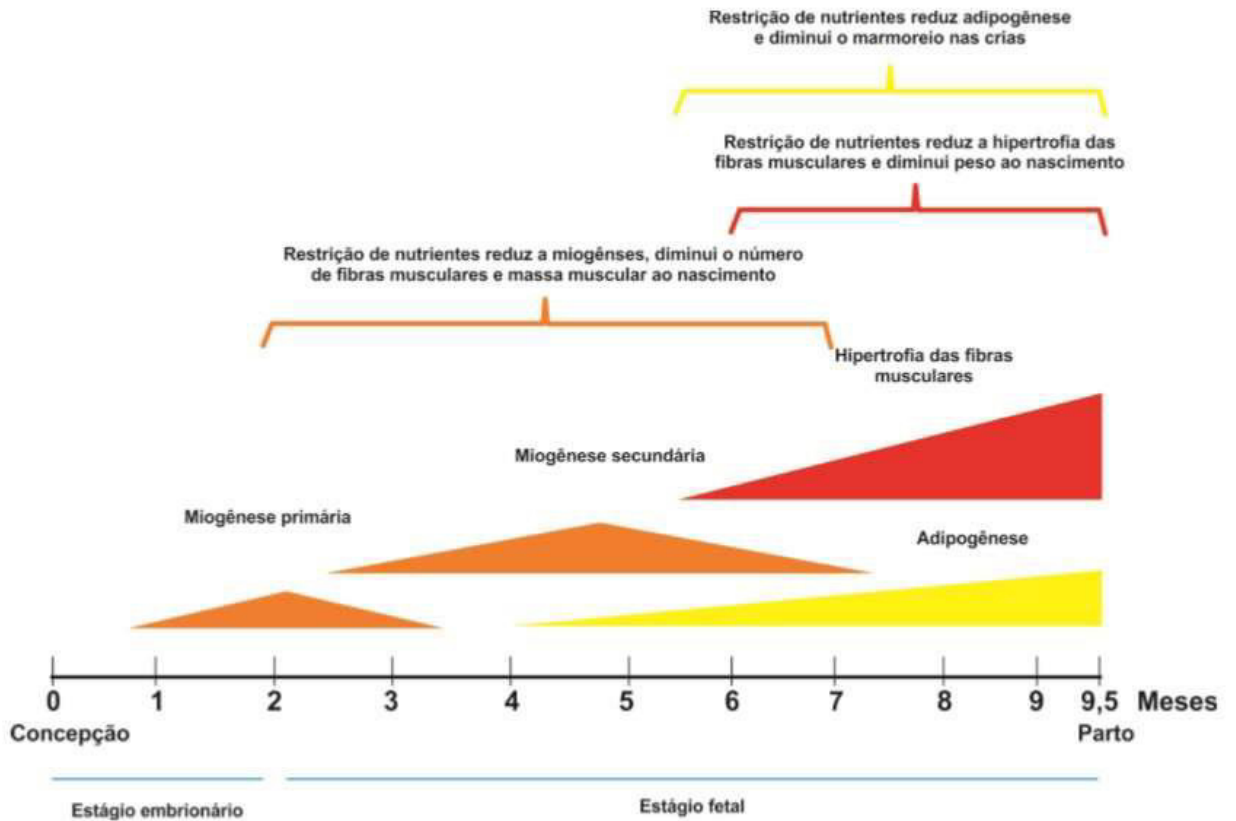
(COSSU; BORELLO, 1999) e a importância da Pax 3 e da Pax 7 se dá com a ativação da expressão gênica dos chamados Fatores de Regulação Miogênica (MRF's) que incluem o fator regulatório miogênico 4 (MRF-4), o fator de diferenciação miogênica 1 (Myo-D), o fator miogênico 5 (Myf-5) e a miogenina (KASSAR-DUCHOSSOY *et al.*, 2005). Assim, todos esses fatores contribuem para a regulação da miogênese, formando uma fibra muscular madura (KOLLIAS; MCDEMORTT, 2008).

A miogênese ocorre durante período pré-natal e é dividida em duas fases distintas: a formação das miofibras primárias, do início do desenvolvimento embrionário até meados do terceiro mês; e das miofibras secundárias, já na segunda onda miogênica no decorrer do estágio fetal, sendo entre o segundo e o oitavo mês de gestação, que servem para o aumento da massa muscular do feto (BEERMANN; CASSENS; HAUSMAN, 1978). Conforme a figura 2, as miofibras primárias servem como suporte para a formação das miofibras secundárias (DU *et al.*, 2010).

Após a formação das fibras musculares, as células miogênicas continuam se proliferando e fundem-se às já existentes, aumentando assim o diâmetro destas (DU *et al.*, 2013). Durante esse processo, uma parte das células miogênicas que estão proliferando se torna quiescente e desenvolvem-se em células-tronco miogênicas, denominadas de células satélites, localizadas abaixo da fina camada de tecido conjuntivo, cercado as fibras musculares maduras (DU; FORD; ZHU, 2017).

Sua proliferação e fusão com as fibras musculares existentes são decisivos para o crescimento muscular pós-natal pois aumentam sua densidade nuclear promovendo a síntese de proteínas miofibrilares, aumentando o tamanho da fibra muscular (KUANG *et al.*, 2007). Uma pequena quantidade dessas células são multipotentes e podem formar adipócitos ou fibroblastos no lugar de células miogênicas (AGUIARI *et al.*, 2008; KUANG, S.; GILLESPIE, M. A.; RUDNICKI, M. A., 2008; YABLONKA-REUVENI *et al.*, 2008). Esses três tipos de células – miócitos, adipócitos e fibroblastos – formam a estrutura básica do músculo esquelético (DU *et al.*, 2010).

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



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

Como apresentado na figura 2, um pequeno número de fibras musculares é formado na primeira fase da miogênese, ou seja, a nutrição materna não tem muita significância nos estágios iniciais do desenvolvimento muscular fetal. Contudo, a maior parte das fibras musculares é formada na segunda fase desse processo (do meio para o final da gestação), onde a restrição nutricional materna pode ocasionar diminuição do número de fibras musculares e da massa muscular da progênie (DU *et al.*, 2010).

Estudos conduzidos por Zhu *et al.* (2004) com ovelhas submetidas à restrição nutricional de 50% dos nutrientes requeridos pelo NRC (1985) entre o 28º e 78º dia de gestação resultaram em uma redução do número total de fibras musculares secundárias na prole. Quando se compara o desenvolvimento muscular esquelético com outros órgãos, como o cérebro, o coração e o fígado, o mesmo tem um menor nível de prioridade na partição de nutrientes, sendo especialmente vulnerável a mudanças nutricionais (ZHU *et al.*, 2006). Assim, pode-se afirmar que o período fetal é crítico para o desenvolvimento do músculo esquelético pois não há acréscimos no número de fibras musculares após o nascimento (GREENWOOD *et al.*, 2000).



Marquez *et al.* (2017) relataram que a suplementação de vacas de corte no meio da gestação pode ser mais eficiente para aumentar a participação das células-tronco mesenquimais, permitindo a maior formação de fibras musculares secundárias, conseqüentemente, maior número de miofibras ao nascer. Além disso, Costa *et al.* (2021) demonstraram que a restrição proteica materna nesse mesmo período (entre 100 e 200 dias) prejudicou a formação de fibras musculares no feto, diminuindo a quantidade e persistindo até a fase de acabamento, concordando com diversos outros estudos que reportaram os efeitos negativos da restrição nutricional materna durante a gestação no desenvolvimento muscular esquelético (TAYLOR *et al.*, 2018; COSTA *et al.*, 2019).

Já Greenwood *et al.* (1999) confirmaram que a restrição nutricional de ovelhas no final da gestação não interferiu no número de fibras musculares, mas sim no tamanho das mesmas. Segundo Du *et al.* (2010), durante a fase pós-natal, o crescimento muscular ocorre somente através da hipertrofia das células já existentes, ou seja, o aumento de tamanho das fibras musculares já existentes, sem que haja a formação de novas. Contudo, esse crescimento é limitado pois existe um tamanho máximo das células musculares para que a troca de nutrientes e metabólitos não seja prejudicada e ocorra de forma eficiente (DU *et al.*, 2013).

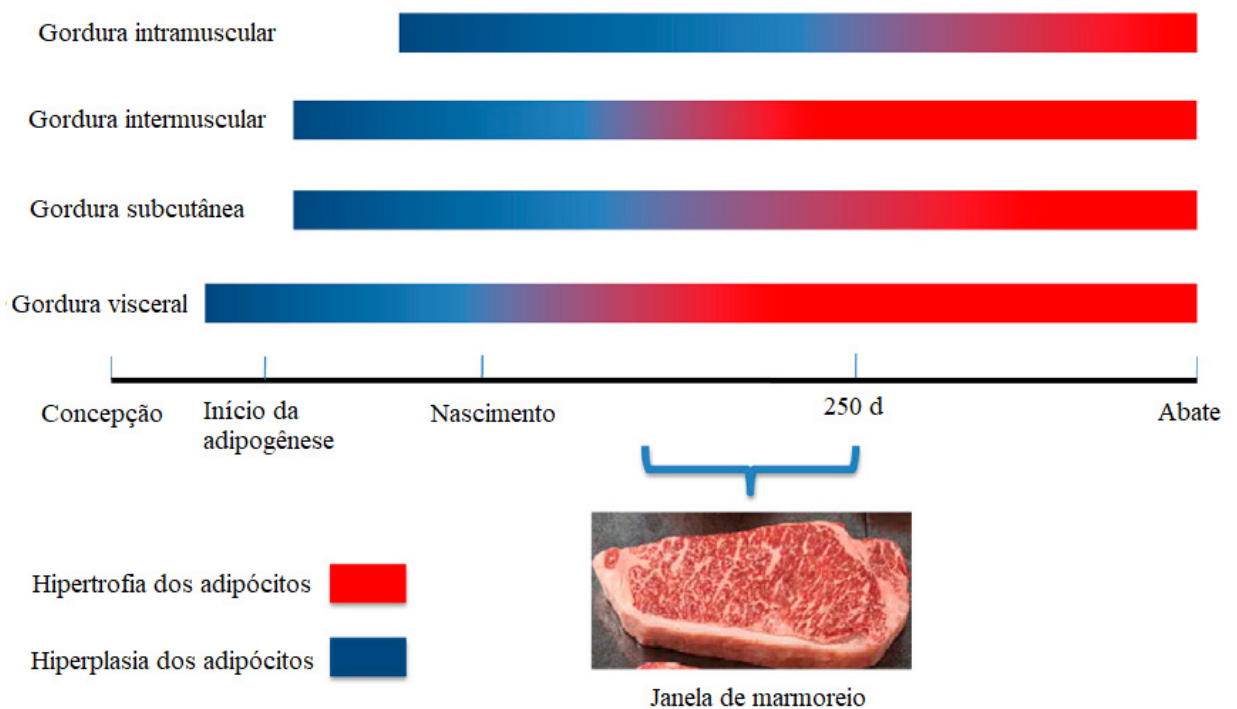
## 4.2 Adipogênese

Adipogênese é o termo que descreve a formação de adipócitos, sendo dividida em duas etapas: a determinação e a diferenciação (MACDOUGALD & MANDRUP, 2002). Na determinação, as células-tronco passam por um processo de diversas etapas, em que as células progenitoras embrionárias diferenciam-se em células-tronco mesenquimais multipotentes, que cessam a diferenciação e ficam restritas às linhagens de adipócitos, surgindo assim os adipoblastos. Na diferenciação, as células mudam de forma dando origem aos pré-adipócitos. Um pool de células-tronco mesenquimais que desenvolvem as fibras musculares podem também sofrer diferenciação e formar células progenitoras fibro-adipogênicas, capazes de gerar adipócitos e fibroblastos maduros (JOE *et al.*, 2010; UEZUMI *et al.*, 2011; DU *et al.*, 2013).

O tecido adiposo possui quatro tipos diferentes de depósitos de gordura: o visceral, subcutâneo, intermuscular e intramuscular; porém, divergindo da miogênese, a adipogênese não se limita ao período pré-natal, podendo haver aumento no número de células (hiperplasia) após o nascimento (DU *et al.*, 2013). O processo de adipogênese em bovinos de corte inicia-se antes da metade da gestação (BONNET *et al.*, 2010), detectando-se

primeiramente os depósitos de gordura visceral, seguidos da subcutânea, intermuscular e intramuscular, respectivamente (DU *et al.*, 2013). Conforme mostra a figura 3, os depósitos de gordura visceral ocorrem durante a metade da gestação até o início da fase pós-natal da progênie; já a formação da gordura subcutânea acontece ligeiramente depois, entre metade da gestação e o período de desmame (HOOD & HALLEN, 1973). Estima-se, contudo, que a formação dos adipócitos intramusculares ocorra entre o final do estágio fetal até cerca de 250 dias de idade.

Figura 3 – Conceito de “janela de marmoreio” baseado na sequência da formação de deposição de gordura



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

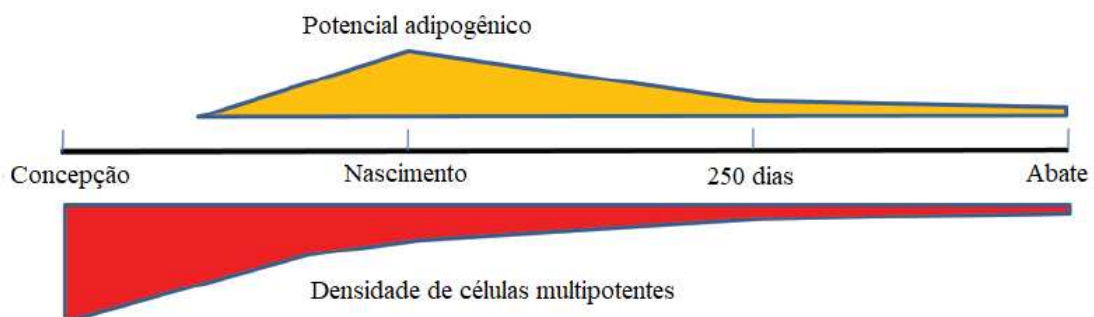
A gordura intramuscular, mais conhecida como marmoreio, contribui com o sabor e a suculência da carne; conseqüentemente, é de fundamental importância para a palatabilidade (DU; FORD; ZHU, 2017). A diferença cronológica da deposição dos adipócitos proporciona uma oportunidade de potencializar a formação de adipócitos intramusculares sem aumentar a gordura geral da carcaça, sendo denominada “janela de marmoreio” (DU *et al.*, 2013). Esta “janela de marmoreio”, apresentada na figura 3 (entre o desmame e cerca de 250 dias de vida), é o período mais estratégico para que seja feita suplementação sem que haja aumento da deposição de gordura visceral e intermuscular, não

desejáveis no produto final, já que são retiradas diminuindo o rendimento de carcaça do animal (DU *et al.*, 2013).

Já a deposição de gordura subcutânea é desejável pois esta protege a carcaça contra a diminuição drástica de temperatura, sendo um isolante térmico que evita o encurtamento das fibras musculares devido ao frio, processo conhecido como “*cold shortening*” que causa o escurecimento e encurtamento da carne (GOMIDE; RAMOS; FONTES, 2013).

Estudos conduzidos por Tong *et al.* (2008) demonstraram que o período fetal é crucial para a formação dos adipócitos intramusculares e que este processo pode ser efetivamente melhorado através da suplementação nutricional materna. Segundo Du *et al.* (2010), o manejo nutricional materno com intuito de melhorar o marmoreio terá maior eficiência durante os menores estágios de desenvolvimento, devido a maior quantidade de células multipotentes, que diminuem conforme os animais amadurecem (Figura 4).

Figura 4 – Densidade de células multipotentes e potencial adipogênico do músculo esquelético bovino



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

Segundo Du *et al.* (2015), a eficácia da gestão nutricional para manipular a deposição de gordura intramuscular na progênie é: estágio fetal > estágio neonatal > estágio de desmame precoce (150 a 250 dias de idade). Após os 250 dias de idade, a suplementação torna-se menos eficaz em aumentar o número de adipócitos intramusculares devido à perda de células multipotentes, embora o tamanho das células existentes possa ser aumentado através do processo de hipertrofia. Portanto, se a matriz sofrer restrições energéticas no período fetal da gestação, o número de adipócitos formados será menor, ocorrendo ineficácia na formação do marmoreio (DU *et al.*, 2013).

### 4.3 Fibrogênese

O processo de fibrogênese é iniciado durante o estágio fetal (sobrepondo-se ao período de adipogênese e miogênese secundária) e envolve a formação dos fibroblastos e do tecido conjuntivo fibroso (FEVE, 2005; MUHLHAUSLER; DUFFIELD; MCMILLEN, 2007). Em pesquisas conduzidas por Uezumi *et al.* (2011) foi observado que os adipócitos intramusculares e os fibroblastos são originários do mesmo grupo de células progenitoras. Os fibroblastos desenvolvem-se e formam o tecido conjuntivo que dá origem ao endomísio, perimísio e epimísio no final da gestação (DU *et al.*, 2010).

O endomísio caracteriza-se como o tecido conjuntivo que envolve cada fibra muscular individualmente enquanto que o perimísio circunda o feixe das fibras musculares; já o epimísio é a parte do tecido conjuntivo que envolve todo o músculo, ou seja, se encontra na região externa do mesmo com objetivo de mantê-lo organizado e de aumentar a proteção contra outros músculos ou ossos (WESTON *et al.*, 2002). A maior parte do tecido conjuntivo intramuscular está localizada no perimísio, sendo este apontado como principal responsável por variações na maciez da carne (WHITE, 2012).

O colágeno é o principal componente do tecido conjuntivo (VANDERREST & GARRONE, 1991). No músculo, os tipos I e II são os mais abundantes na matriz extracelular (LIGHT *et al.*, 1985) e a sua proporção depende da idade do animal, do tipo de músculo e da localização (LISTRAT; PICARD; GEAY, 1999). No músculo maduro bovino, o tipo I está presente em maior quantidade no perimísio, já os níveis do tipo II são maiores no endomísio (MAYNE & SANDERSON, 1985).

Como envolve as fibras musculares e o músculo como um todo, o colágeno está relacionado com as propriedades qualitativas e quantitativas da carne, possuindo alta resistência e conseqüentemente, a carne macia é limitada a músculos que contém baixo teor de colágeno, como o *Longissimus muscle* (LM), enquanto os músculos dos membros possuem alto teor colágeno, logo, são mais duros (MCCORMICK, 1999).

Os fibroblastos produzem enzimas que catalisam a ligação cruzada do colágeno, que possui um impacto ainda maior na dureza da carne (ZHAO, HUANG & DU, 2019). A quantidade de ligações cruzadas de colágeno difere dependendo da raça dos animais. Duarte *et al.* (2013) realizaram estudo comparando a deposição de gordura e colágeno no músculo de bovinos da raça Wagyu e Angus e encontraram que a quantidade de colágeno, ligações cruzadas e marmoreio foi maior nos Wagyu, o que se correlaciona com o conteúdo de colágeno menos solúvel. Foi observado também que a nutrição materna altera a fibrogênese

no músculo esquelético do feto, atingindo o conteúdo de colágeno da progênie (DU *et al.*, 2015).

A ligação cruzada é um processo lento que aumenta conforme os animais envelhecem e o alto grau dessa ligação é uma das principais razões para que ocorra a dureza na carne de animais mais velhos (MIAO *et al.*, 2016). Por outro lado, os colágenos sofrem certa renovação, apesar de mais lenta do que as outras proteínas. Assim, esses colágenos recém-formados não possuem ligação cruzada, o que faz com que aumentem sua renovação e melhorem a maciez da carne (PURSLOW, 2014).

Como os processos de adipogênese e fibrogênese são originados de um mesmo conjunto de células progenitoras na fase fetal, ocorre competição que pode ser manipulada através de estratégias de suplementação em diferentes períodos da gestação, de forma que favoreça a diferenciação de células de gordura intramuscular e reduza a diferenciação de fibroblastos e acúmulo de tecido conjuntivo, aumentando assim tanto o marmoreio como a maciez da carne, fundamentais para sua qualidade (DU *et al.*, 2013).

## **5 IMPACTOS DA NUTRIÇÃO MATERNA NO DESENVOLVIMENTO FETAL**

O manejo nutricional pode não só afetar a manutenção, o crescimento e a produção de vacas lactantes ou gestantes, como também influenciar no crescimento fetal e o no desempenho pós-natal da progênie (BROADHEAD *et al.*, 2019). Os mesmos autores explicam que a subnutrição durante a gestação causa condições inadequadas no ambiente intrauterino materno, podendo ter impactos positivos ou negativos no desenvolvimento dos órgãos e tecidos fetais, ocasionando impactos ao longo da vida no desempenho da progênie.

Os efeitos da restrição alimentar nos dois primeiros terços da gestação bovina foram avaliados por Long *et al.* (2009) e estes observaram que o peso do feto e dos órgãos vitais diminuíram significativamente aos 125 dias de gestação, contudo, as diferenças do crescimento intrauterino desapareceram aos 245 dias de gestação, pois as matrizes passaram pelo processo de realimentação de acordo com o NRC (1996). Os mesmos enfatizam que vacas mais jovens são mais susceptíveis à restrição nutricional, pois o feto precisa competir com a partição de nutrientes com as demandas metabólicas para o crescimento corporal das fêmeas nulíparas.

A desnutrição ou restrição alimentar ocorrida durante a gestação produz um fenótipo, adquirido pelos fetos, de maior habilidade adaptativa quando se encontram em lugares desfavoráveis (WEBB *et al.*, 2019). Tal afirmação concorda com as análises

realizadas por Greenwood *et al.* (2010), em que os animais expostos a estresse nutricional no útero têm maior capacidade de adaptação metabólica aos ambientes menos favoráveis na vida pós-natal. Logo, os animais que compõem o rebanho bovino brasileiro, por exemplo, que em determinadas épocas do ano sofre com a baixa produção de forragem, tendem a ser mais resistentes a este fator no futuro.

Com relação a formação dos órgãos, McCarty *et al.* (2020) analisaram a influência da restrição de nutrientes durante o início/metade da gestação no desenvolvimento do pâncreas e concluíram que pode haver efeito negativo, consequentemente, desregulação no controle da homeostase da glicose durante os primeiros meses de vida da progênie. Corroborando com os estudos de Maresca *et al.* (2018), que encontraram bezerros com alta concentração de glicose no sangue durante os primeiros 60 dias de vida quando suas respectivas mães foram submetidas à restrição de proteína na metade final da gestação. Após esse período, os níveis de glicose diminuíram assemelhando-se com os dos filhos de vacas que receberam alta quantidade de proteína. Os autores do estudo citado concluíram que a alta quantidade de glicose no sangue desses fetos pode estar relacionada à resistência à insulina e menor atividade metabólica dos órgãos, visto que se desenvolveram em um ambiente nutricionalmente deficiente.

Quando ocorre desfavorecimento do ambiente uterino materno nos primeiros estágios da gestação podem acontecer alterações nos mecanismos homeostáticos do pâncreas e do fígado, tendo efeitos diretos sobre a capacidade de metabolizar nutrientes da progênie (SYMONDS *et al.*, 2010). Testando níveis de 100% e 60% dos requerimentos nutricionais de vacas bovinas de acordo com o NRC (2000), Prezotto *et al.* (2016) observaram que aos 254 dias, os fetos de vacas que foram realimentadas no segundo e/ou terceiro semestre de gestação (após restrição) apresentaram maior peso hepático. Concluiu-se assim que houve crescimento compensatório do fígado a partir da realimentação, mostrando a maior prioridade dos órgãos vitais dentre os tecidos. Logo, têm-se efeitos negativos na formação do tecido muscular esquelético, que é o foco tratando-se de bovinocultura de corte.

No mesmo sentido, em estudos conduzidos por Duarte *et al.* (2013) houve compensação no crescimento fetal após as matrizes serem submetidas à um nível de restrição nutricional que apenas evitava o aborto gestacional. Nesse estudo, a formação do trato digestório teve efeito compensatório aumentando o comprimento do intestino delgado e de suas vilosidades. Este fato é importante pois o intestino delgado é um dos principais órgãos de absorção e digestão de nutrientes nos animais ruminantes, consequentemente, seu pleno desenvolvimento e funcionamento é fundamental.

A restrição nutricional materna pode ainda, comprometer o desempenho reprodutivo das futuras progênes. Pesquisas realizadas por Long *et al.* (2012) mostraram que vacas alimentadas com 70% das exigências nutricionais requeridas pelo NRC (2000) entre 45 e 185 dias de gestação e após esse período, com 100% das exigências atendidas até o parto, produziram novilhas com menores pesos de ovários e corpo lúteo quando comparadas às filhas de vacas que não sofreram restrição. Os resultados obtidos concordam com a afirmação de Mossa *et al.* (2009), que a restrição nutricional no primeiro semestre de gestação produz novilhas com menores reservas foliculares ovarianas.

Já os estudos conduzidos por Cushman *et al.* (2014) foi avaliado como a restrição nutricional de vacas entre o meio e o final da gestação influenciou o crescimento e o desempenho produtivo de suas filhas. Os referidos autores concluíram que não houve impactos negativos quanto à taxa de crescimento, idade de puberdade ou quantidade de folículos antrais apresentados pelas novilhas.

Novilhos filhos de vacas que receberam suplementação proteica (0,45 kg de suplemento, sendo 42% de PB e 73,3% de NDT) no terço final da gestação foram analisados por Stalker *et al.* (2006) e apresentaram maiores pesos no período do desmame ( $P = 0,02$ ;  $222 \times 213$  kg) quando comparados aos filhos de vacas não suplementadas. Entretanto, Larson *et al.* (2009) mostraram que a suplementação materna não só afetou o peso de nascimento e os ganhos nos meses iniciais de vida dos bezerros, mas que essa diferença persistiu nos períodos de desmame e abate e que esses animais tendem a ganhar mais peso quando submetidos ao confinamento em relação as crias de vacas não suplementadas.

Do mesmo modo que a falta de nutrientes durante a gestação influencia o desenvolvimento e crescimento fetal, o excesso também interfere. O fornecimento demasiado de nutrientes à vaca gestante pode causar alguns distúrbios metabólicos no feto como a resistência à insulina (RADUNZ *et al.*, 2012), a regulação negativa sobre a miogênese e maior expressão de genes responsáveis pela formação dos adipócitos (TONG *et al.*, 2009).

Em estudo realizado com ovelhas alimentadas com excesso de suplementação, Wang *et al.* (2008) observaram que houve aumento na porcentagem de gordura do rim de crias de ovelhas com partos gemelares em relação à progênie de parto único. Este aumento de gordura, segundo os mesmos autores, pode ocasionar certa alteração na regulação do apetite do animal após o nascimento, por consequência de mudanças nas secreções endócrinas do tecido adiposo; logo, esta alteração de apetite e o aumento da adiposidade causa mais distúrbios, como a desregulação da insulina e dos níveis de glicose.

## 6 PROGRAMAÇÃO FETAL E A QUALIDADE DA CARNE DA PROGÊNIE

O rebanho bovino brasileiro é prejudicado devido a estacionalidade de produção forrageira, que faz com que em algumas épocas do ano os pastos sejam produzidos em menor quantidade e qualidade. Esse fato muitas vezes converge com o período gestacional das vacas, causando uma deficiência nutricional que afeta diretamente o desenvolvimento fetal, impactando negativamente o crescimento da prole a longo prazo (FUNSTON *et al.*, 2010; DU *et al.*, 2013; ROBINSON *et al.*, 2013).

A divisão de nutrientes durante o desenvolvimento do feto é um importante processo onde o músculo esquelético tem menor prioridade quando comparado aos órgãos vitais como cérebro, fígado e coração; ou seja, sua formação é vulnerável à disponibilidade nutricional (ZHU *et al.*, 2006; DU *et al.*, 2015). Logo, a suplementação auxilia o desenvolvimento e crescimento fetal, melhorando a proporção massa magra:gordura e a eficiência de produção geral da progênie (DU *et al.*, 2010).

A restrição nutricional nos primeiros dois meses de gestação implica na menor proliferação das células precursoras miogênicas, diminuindo a formação do número de fibras musculares (ZHU *et al.*, 2006). Já entre o 2º e 7º mês de gestação das matrizes bovinas, essa restrição ocasiona a diminuição da formação das miofibras secundárias do feto e conseqüentemente, do crescimento muscular pós-natal, tendo em vista que o processo de hiperplasia (formação de fibras musculares) ocorre apenas na fase pré-natal (GREENWOOD *et al.*, 2000; DU *et al.*, 2010). A insuficiência nutricional materna no final da gestação também diminui o tamanho das fibras musculares fetais, ameaçando assim os processos de hipertrofia e adipogênese intramuscular, porém não altera a quantidade das mesmas (GREENWOOD *et al.*, 1999; ZHU *et al.*, 2004).

Apesar da gordura intramuscular ser uma qualidade desejável na carne e poder ser obtida por meio de estratégias de suplementação, a deposição desta sem que haja um aumento da deposição de outros tipos de gordura permanece um desafio (DU *et al.*, 2013). Como citado anteriormente, a alimentação tem grande influência no processo de adipogênese. A proporção dos ácidos graxos voláteis (acetato, propionato e butirato) que são produzidos através da degradação da dieta pela microbiota ruminal depende da relação de volumoso:concentrado consumida pela matriz, em que, dietas ricas em grãos favorecem a maior produção de propionato; e dietas ricas em forragem fornecem um ambiente adequado para a maior formação de acetato (COSTA; GIONBELLI; DUARTE, 2021).



Segundo Smith *et al.* (2018), por meio da gliconeogênese hepática este propionato é convertido em glicose que poderá ser usada em diversos processos. Já para síntese lipídica, o tecido adiposo subcutâneo primeiramente utiliza o acetato, enquanto que o tecido adiposo intramuscular utiliza uma alta quantidade de glicose (vinda da degradação do propionato).

Além desse fator, existe a influência com relação ao tipo de fibra muscular. As fibras musculares são classificadas de acordo com as suas propriedades metabólicas e contráteis. As fibras do tipo I são caracterizadas pela sua baixa velocidade de contração e o metabolismo oxidativo (aeróbico), o qual usa a gordura como principal fonte de energia, tendo uma grande quantidade de mitocôndria e mioglobina; já as do tipo II possuem velocidade de contração mais rápida, menor quantidade de mioglobina e utilizam a glicose como principal fonte de energia (LISTRAT *et al.*, 2016).

Após alguns estudos, Joo *et al.* (2017) encontraram correlação positiva entre a gordura intramuscular e a porcentagem de fibra muscular (e sua área) do tipo I em relação do tipo II, concluindo assim que a fibra muscular do tipo I é um importante fator que contribui para que haja o acúmulo de gordura. É importante ressaltar que os vasos capilares são melhores desenvolvidos em torno de fibras musculares do tipo I do que do tipo II. Logo, o aumento da corrente sanguínea geral pode gerar maior transporte de gordura e oxigênio para o metabolismo energético nos músculos com maior quantidade de fibras do tipo I.

Estratégias de suplementação durante certos períodos da gestação da matriz podem ser uma alternativa para potencializar o desenvolvimento do músculo esquelético da progênie e também para manter o equilíbrio no metabolismo materno (COSTA; GIONBELLI; DUARTE, 2021). Rodrigues *et al.* (2021) observaram que a suplementação proteica durante a metade da gestação de matrizes bovinas aumentou a taxa de prenhez na estação de monta seguinte. Enquanto Lopes *et al.* (2020) constataram que a suplementação no final da gestação reduziu a mobilização tecidual materna e possibilitou o incremento de alguns parâmetros reprodutivos das vacas.

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos citados evidenciam que a nutrição materna durante os estágios embrionário e fetal tem influência direta no desenvolvimento e formação das fibras musculares fetais e nos tecidos adiposo e conjuntivo, exercendo efeito a longo prazo no crescimento e qualidade da carne da progênie. Logo, faz-se necessário entender os estágios específicos da gestação que podem afetar a composição da carcaça final da prole, sendo a suplementação uma opção para ajudar a melhorar a eficiência de produção e qualidade do produto final.

Apesar da grande quantidade de pesquisas que avalia a influência da alimentação materna sobre o desenvolvimento e qualidade da carne da cria, algumas divergências são encontradas quando se trata do período específico para a intervenção nutricional e/ou o tipo de intervenção que deve ser feita (na dieta ou nutriente específico). Portanto, conforme esses dados forem revisados e integrados a um sistema de meta-análise, a decisão prática no campo será melhor.

## REFERÊNCIAS

- ABIEC. Associação Brasileira das Indústrias Exportadoras de Carne. **Beef Report: perfil da pecuária no Brasil**. Relatório Anual. 2022. Disponível em: <<http://abiec.com.br/publicacoes/beef-report-2022/>>. Acessado em: 29 de mai. 2022.
- AGUIARI, P. *et al.* High glucose induces adipogenic differentiation of muscle-derived stem cells. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 4, p. 1226-1231, 2008.
- ASTESSIONO, A. L. *et al.* Metabolic, productive and reproductive responses to postpartum short-term supplementation in primiparous beef cows. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 4, p. 246-253, 2013.
- BASCHAT, A. A. Fetal responses to placental insufficiency: an update. **BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology**, v. 111, n. 10, p. 1031-1041, 2004.
- 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, 1978.
- BOHNERT, D. W. *et al.* Late gestation supplementation of beef cows differing in body condition score: effects on cow and calf performance. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 11, p. 5485-5491, 2013.
- 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, 2010.
- CATON, J. S. *et al.* Maternal nutrition and programming of offspring energy requirements. **Translational Animal Science**, v. 3, n. 3, p. 976-990, 2019.
- COSSU, G.; BORELLO, U. Wnt signaling and the activation of myogenesis in mammals. **The EMBO Journal**. v.18, n. 24, p. 6867-6872, 1999.
- COSTA, T. C. *et al.* Effect of maternal feed restriction in dairy goats at different stages of gestation on skeletal muscle development and energy metabolism of kids at the time of births. **Animal Reproduction Science**, v. 206, p. 46-59, 2019.
- COSTA, T. C. *et al.* Skeletal muscle development in postnatal beef cattle resulting from maternal protein restriction during mid-gestation. **Animals**, v. 11, n. 3, p. 860, 2021.
- COSTA, T. C.; GIONBELLI, M. P.; DUARTE, M. S. Fetal programming in ruminant animals: understanding the skeletal muscle development to improve meat quality. **Animal Frontiers**, v. 11, n. 6, p. 66-73, 2021.
- DU, M. *et al.* Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. **Journal of Animal Science**, v. 88, p. 51-60, 2010.
- 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, 2013.

DU, M. *et al.* Fetal programming in meat production. **Meat Science**, v. 109, p. 40-47, 2015.

DUARTE, M. S. *et al.* Enhancement of adipogenesis and fibrogenesis in skeletal muscle of Wagyu compared with Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 6, p. 2938-2946, 2013.

FEVE, B. Adipogenesis: cellular and molecular aspects. **Best Practice & Research Clinical Endocrinology & Metabolism**, v. 19, p. 483-499, 2005.

FRANDSON, R. D.; WILKE, W. L.; FAILS, A. D. **Anatomia e fisiologia dos animais de fazenda**. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2005. 454p.

FUNSTON, R. N.; LARSON, D. M.; VONNAHME, K. A. Effects of maternal nutrition on conceptus growth and offspring performance: implications for beef cattle production. **Journal of Animal Science**, v. 88, n. 13, p. 205-215, 2010.

FUNSTON, R. N.; SUMMERS, A. F. Effect of prenatal programming on heifer development. **Veterinary Clinics: Food Animal Practice**, v. 29, p. 517-536, 2013.

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

GREENWOOD, P. L. *et al.* Intrauterine growth retardation is associated with reduced cell cycle activity, but not myofibre number, in ovine fetal muscle. **Reproduction, Fertility and Development**, v. 11, p. 281-291, 1999.

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, 2000.

GREENWOOD, P. L.; CLAYTON, E.; BELL, A. Development programming and beef production. **Animal Frontiers**, v. 7, n. 3, 2017.

HESS, B. W. Impacto da nutrição materna no desempenho do bezerro. In: XII Curso novos enfoques na produção e reprodução de bovinos. Uberlândia, Minas Gerais, p. 2-15, 2008.

HOOD, R. L.; ALLEN, C. E. Cellularity of bovine adipose tissue. **Journal of Lipid Research**, v. 14, p. 605-610, 1973.

HOFFMAN, F. *et al.* Maternal nutritional restriction during late gestation impairs development of the reproductive organs in both male and female lambs. **Theriogenology**, v. 108, p. 331-338, 2018.

HYTTEL, P.; SINOWATZ, F.; VEJLSTED, M. **Embriologia veterinária**. Rio de Janeiro: Elsevier. 2012. 455p.

JOE, A. W. *et al.* Muscle injury activates resident fibro/adipogenic progenitors that facilitate myogenesis. **Nature Cell Biology**, v. 12, n. 2, p. 153-163, 2010.

- JOO, S. T. *et al.* The relationships between muscle fiber characteristics, intramuscular fat content, and fatty acid compositions in *M. longissimus lumborum* of hanwoo steers. **Korean Journal for Food Science of Animal Resources**, v. 37, p. 780-786, 2017.
- KASSAR-DUCHOSSOY, L. B. *et al.* Pax3 / Pax7 mark a novel population of primitive myogenic cells during development. **Genes Dev.**, v. 19, p. 1426-1431, 2005.
- KOLLIAS, H. D.; MCDERMORTT, J. C. Transforming growth factor- $\beta$  and myostatin signaling in skeletal muscle. **Journal of Applied Physics**, v. 104, n. 3, p. 579-587, 2008.
- KUANG, S. *et al.* Asymmetric self-renewal and commitment of satellite stem cells in muscle. **Cell**, v. 129, n. 5, p. 999-1010, 2007.
- KUANG, S.; GILLESPIE, M. A.; RUDNICKI, M. A. Niche regulation of muscle satellite cell self-renewal and differentiation. **Cell Stem Cell**, v. 2, n. 1, p. 22-31, 2008.
- LARSON, D. M. *et al.* Winter grazing system and supplementation during late gestation influence performance beef cows and steer progeny. **Journal of Animal Science**, v. 87, p. 1147-1155, 2009.
- LEMASTER, C. T. *et al.* The effects of late gestation maternal nutrient restriction with or without protein supplementation on endocrine regulation of newborn and postnatal beef calves. **Theriogenology**, v. 87, p. 64-71, 2016.
- LIGHT, N. *et al.* The role of epimysial, perimysial and endomysial collagen in determining texture in six bovine muscles. **Meat Science**, v. 13, p. 137-149, 1985.
- LIRA SILVA, V. *et al.* Importância da nutrição energética e proteica sobre a reprodução em ruminantes. **Acta Kariri pesquisa e desenvolvimento**, v. 191, p. 174-178, 2016.
- LISTRAT, A.; PICARD, B.; GEAY, Y. Age-related changes and location of type I, III, IV, V and VI collagens during development of four foetal skeletal muscles of double-musled and normal bovine animals. **Tissue Cells**, v. 31, p. 17-27, 1999.
- LISTRAT, A. *et al.* How muscle structure and composition influence meat and flesh quality. **The Scientific World Journal**, v. 2016, p. 1-14, 2016.
- LONG, N. M. *et al.* Effects of early gestational undernutrition on fetal growth, organ development and placentomal composition in the bovine. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 6, p. 1950-1959, 2009.
- LOPES, R. C. *et al.* Impacts of protein supplementation during late gestation of beef cows on maternal skeletal muscle and liver tissues metabolism. **Animal**, v. 14, p. 1867-1875, 2020.
- MARESCA, S. *et al.* Effect of protein restriction of bovine dams during late gestation on offspring postnatal growth, glucose – insulin metabolism and IGF – 1 concentration. **Livestock Science**, v. 212, n. 3, p. 120-126, 2018.
- 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, 1997.

- MARQUEZ, D. C. *et al.* Supplementation of grazing beef cows during gestation as a strategy to improve skeletal muscle development of the offspring. **Animal**, v. 11, n. 12, p. 2184-2192, 2017.
- MAYNE, R.; SANDERSON, R. D. The extracellular matrix of skeletal muscle. **Collagen and Related Research**, v. 5, p. 449-468, 1985.
- MCCARTY, K. J. *et al.* The effects of early – or mid – gestation nutrient restriction on bovine fetal pancreatic development. **Domestic Animal Endocrinology**, v. 70, 2020.
- MCCORMICK, R. J. Extracellular modifications to muscle collagen: implications for meat quality. **Poultry Science**, v. 78, p. 785-791, 1999.
- MCDUGALD, O. A.; MANDRUP, S. Adipogenesis: forces that tip the scales. **Trends of Endocrinology and Metabolism**, v. 13, n. 1, p. 5-11, 2002.
- MUHLHAUSTER, B. S.; DUFFIELD, J. A.; MCMILLEN, I. C. Increased maternal nutrition stimulates peroxisome proliferator activated receptor- $\gamma$  (PPAR $\gamma$ ), adiponectin and leptin mRNA expression in adipose tissue before birth. **Endocrinology**, v. 148, p. 878-885, 2007.
- MIAO, Z. G. *et al.* Invited review: mesenchymal progenitor cells in intramuscular connective tissue development. **Animal**, v. 10, n. 1, p. 75-81, 2016.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL – NRC. Nutrient requirements of sheep. 6 ed. Washington, D. C.: **National Academy Press**, 1985, 99p.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL – NRC. Nutrient requirements of beef cattle. 7 ed. Washington, D.C.: **National Academy Press**, 1996, 242p.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL – NRC. Nutrient requirements of small ruminants: sheep, goats, cervids, and new world camelids. Washington, D. C.: **National Academy Press**, 2007, 348p.
- PARK, S. J. *et al.* Genetic, management and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle – a review. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, v. 31, n. 7, p. 1043-1061, 2008.
- PURSLOW, P. P. New developments on the role of intramuscular connective tissue in meat toughness. **Annual Review of Food Science and Technology**, v. 5, p. 133-153, 2014.
- RANDEL, R. D. Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. **Journal of Animal Science**, v. 68, p. 853-862, 1990.
- REYNOLDS, L. P.; CATON, J. S. Role of the pre- and post-natal environment in development programming of health and productivity. **Molecular and Cellular Endocrinology**, v. 354, p. 54-59, 2012.
- REYNOLDS, L. P. *et al.* Development programming of fetal growth and development. **Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice**, v. 35, n. 2, p. 229-247, 2019.

RODRIGUES, L. M. *et al.* Effects of protein supplementation on Nellore cow's reproductive performance, growth myogenesis, lipogenesis and intestine development of the progeny. **Animal Production Science**, v. 61, p. 371-380, 2021.

SMITH, S. B. *et al.* Glucose and acetate metabolism in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissues from steers infused with glucose, propionate, or acetate. **Journal of Animal Science**, v. 96, p. 921-929, 2018.

SMUTS, M. P. *et al.* Serum albumin concentration of donor cows as an indicator of developmental competence of oocytes. **Theriogenology**, v. 125, p. 184-192, 2019.

STALKER, L. A. *et al.* Effects of pre and postweaning nutrition on reproduction in spring calving cows and calf feedlot performance. **Journal of Animal Science**, v. 84, p. 2582-2589, 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, 2010.

TAYLOR, R. K. *et al.* Effects of maternal nutrient restriction during early or mid-gestation without realimentation on maternal physiology and foetal growth and development in beef cattle. **Animal**, v. 12, n. 2, p. 312-321, 2018.

TONG, J. *et al.* AMP-activated protein kinase and adipogenesis in sheep fetal skeletal muscle and 3T3-L1 cells. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 86, p. 1296-1305, 2008.

TORRES, H. A. L.; TINEO, J. S. A.; RAIDAN, F. S. S. Influência da condição corporal na probabilidade de prenhez de bovino de corte. **Archivos de Zootecnia**, v. 64, n. 247, p. 255-260, 2015.

TSUNEDA, P. P. *et al.* Efeitos da nutrição materna sobre o desenvolvimento e performance reprodutiva da prole de ruminantes. **Investigação**, v. 16, n. 1, p. 56-61, 2017.

UEZUMI, A. *et al.* Fibrosis and adipogenesis originate from a common mesenchymal progenitor in skeletal muscle. **Journal of Cell Science**, v. 124, n. 21, p. 3654-3664, 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, p. 588-593, 2010.

VANDERREST, M.; GARRONE, R. Collagen family of proteins. **FASEB Journal**, v. 5, p. 2814-2823, 1991.

WESTON, A. R. *et al.* The role of collagen in meat tenderness. **The Professional Animal Scientist**, v. 18, n. 2, p. 107-111, 2002.

WHITE, M. C. **The role of collagen on meat tenderness in tropically adapted cattle**. 63 f. Thesis (Master of Science) – University of Florida, Gainesville, 2012.

YABLONKA-REUVENI, Z. *et al.* Defining the transcriptional signature of skeletal muscle stem cells. **Journal of Animal Science**, v. 86, n. 14, p. 207-216, 2008.

YAN, X. *et al.* Maternal obesity downregulates microRNA let-7g expression, a possible mechanism for enhanced adipogenesis during ovine fetal skeletal muscle development. **International Journal of Obesity**, v. 37, n. 4, p. 568-575, 2013.

ZAGO D.; CANOZZI, M. E. A.; BARCELLOS, J. O. J. Pregnant cow nutrition and its effects on foetal weight – a metaanalysis. **The Journal of Agricultural Science**, v. 157, p. 83–95, 2019.

ZHAO, L.; HUANG, Y.; DU, M. Farm animals for studying muscle development and metabolism: dual purposes for animal production and human health. **Animal Frontiers**, v. 9, n. 3, p. 21-27, 2019.

ZHU, M. J. *et al.* Effect of maternal nutrient restriction in sheep on the development of fetal skeletal muscle. **Biology of Reproduction**, v. 71, p. 1968-1973, 2004.

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