

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
ESCOLA DE VETERINÁRIA E ZOOTECNIA  
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL  
Disciplina: SEMINÁRIOS APLICADOS

PROGRAMAÇÃO FETAL EM BOVINOS DE CORTE

**ALUNO:**

MARCONDES DIAS DE FREITAS NETO

**ORIENTADOR:**

JULIANO JOSÉ DE RESENDE FERNANDES

GOIÂNIA,  
2011.

MARCONDES DIAS DE FREITAS NETO

## PROGRAMAÇÃO FETAL EM BOVINOS DE CORTE

Seminário apresentado junto à  
Disciplina Seminários  
Aplicados do Programa de Pós-  
Graduação em Ciência Animal  
da Escola de Veterinária da  
Universidade Federal de Goiás.  
Nível: Doutorado

**Área de concentração:**

Produção Animal

**Linha de Pesquisa:**

Metabolismo nutricional,  
alimentação e forragicultura na produção animal

**Orientador:**

Prof. Dr. Juliano José de Resende Fernandes - UFG

**Comitê de Orientação:**

Prof. Dr. João Teodoro de Padua - UFG

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Vera Lúcia Banys - UFG

GOIÂNIA,  
2011.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA .....</b>	<b>3</b>
<b>2.1.1 músculos estriados.....</b>	<b>3</b>
<b>2.1 Programação Fetal .....</b>	<b>3</b>
<b>2.3 Suprimento de aminoácido fetal .....</b>	<b>8</b>
<b>2.4 desenvolvimento pós-natal em resposta a programação fetal .....</b>	<b>9</b>
<b>2.5.2 Suplementação protéica .....</b>	<b>10</b>
<b>3 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>14</b>
<b>4 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>15</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Nutrição maternal durante a gestação tem uma função importante no desenvolvimento fetal e placentário, mas pouco se sabe como a nutrição materna afeta a saúde e a produtividade das crias ao longo da vida. A trajetória do crescimento pré-natal está relacionada a efeitos diretos e indiretos do consumo dietético da mãe, mesmo nos estágios iniciais da vida embrionária, quando a exigência de nutrientes para o crescimento fetal é muito pequena. Quando a mãe está subnutrida, a saúde do recém nascido fica comprometida, assim como a saúde subsequente ao longo da sua vida. Além disso, os recém nascidos podem apresentar crescimento e produtividades inadequadas e também adquirir doenças com maior facilidade, mesmo quando adulto.

Esses estímulos ou insultos maternos no período do desenvolvimento fetal é chamado, por alguns autores, de programação fetal. (BARKER et al., 1993; GODFREY & BARKER, 2000). BARKER et al. (1993) estudaram os registros de nascimentos no Reino Unido e Europa, relacionando diferentes estresses maternos ao peso da cria e as características físicas no nascimento com a saúde subsequente ao longo da vida. Eles concluíram que a subnutrição maternal na primeira metade da gestação seguida de nutrição adequada do meio da gestação até o final, resultou em recém nascidos de peso ao nascimento normal, mas foram proporcionalmente mais compridos e mais magros do que o normal. Esta subnutrição no início do desenvolvimento fetal resultou em aumento da incidência de problemas de saúde nestes animais após o nascimento e até na vida adulta, incluindo obesidade, diabetes e doenças cardiovasculares.

Algumas das complicações reportadas na produção animal incluem aumento da mortalidade neonatal, disfunções respiratórias e intestinais, crescimento neonatal retardado, aumento da deposição de gordura, diferenças no diâmetro das fibras musculares e reduzida qualidade da carne.

Na produção de bovinos de corte é fundamental a produção de carne com quantidade e qualidade, para isso é importante o conhecimento da formação do tecido muscular, visando aumentar o número de fibras musculares e o teor de gordura entremeada (marmoreio).

Enquanto a literatura está atualmente envolvida com o aumento de evidências de como a restrição na nutrição materna afeta vários parâmetros fisiológicos do feto, poucos estudos têm avaliado o crescimento e o desenvolvimento pós-natal das espécies animais. Além disso, poucos estudos têm avaliado a restrição de componentes específicos da dieta durante a gestação (como exemplo a proteína) sobre o crescimento e o desempenho da cria.

Objetivou-se com essa revisão da literatura compilar dados sobre programação fetal e sua influência na formação do tecido muscular e tecido adiposo e como a suplementação protéica da mãe no período de gestação influencia o desenvolvimento fetal e o desempenho produtivo e reprodutivo pós parto da cria.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Programação Fetal

#### 2.1.1 músculos estriados

A regulação do processo de formação dos músculos esqueléticos envolve a ativação, proliferação e diferenciação de várias linhagens de células miogênicas e depende da expressão e atividade de fatores transicionais, conhecidos como fatores de regulação miogênica. Ou seja, as células-tronco mesenquimais comprometem-se em linhagem miogênica após receber sinais dos tecidos vizinhos (KÓLLIAS & McDERMOTT, 2008). Sinais positivos como Wingless e Int (Wnt) e Sonic hedgehog (Shh) que são regulados pelos paired-box (Pax) 3, Pax7 e homólogo associado (KASSAR-DUCHOSSOY et al., 2005), depois iniciar a expressão de fatores normativos miogênicos (MRF) (PETROPOULOS & SKERJANC, 2002). Durante a fase embrionária, uma porção de células na mesoderma primeiro expressa Pax3 e Pax7, em seguida, essas células expressam MRF fator-5 miogênicos (Myf5) e a diferenciação em miogênicos 1 (MyoD) (BUCKINGHAM, 2001). Posteriormente, a proliferação mioblastos passar por diferenciação, um processo que inclui a retirada do ciclo celular e expressão de genes específicos do músculo. Os mioblastos também iniciam a expressão de um outro importante MRF, miogenina, que é necessário para a formação de miotubos multinucleadas Figura 1. Juntos, os vários MRF cooperar para regular miogênese, formando uma fibra muscular madura (KÓLLIAS & McDERMOTT, 2008). Músculo esquelético amadurece durante o final da gestação em ovinos aproximadamente 105 dias de gestação e bovinos por volta dos 210 dias, e restrição dos nutrientes depois que desta fase não tem grande impacto sobre fibra muscular número (DU et al., 2010).

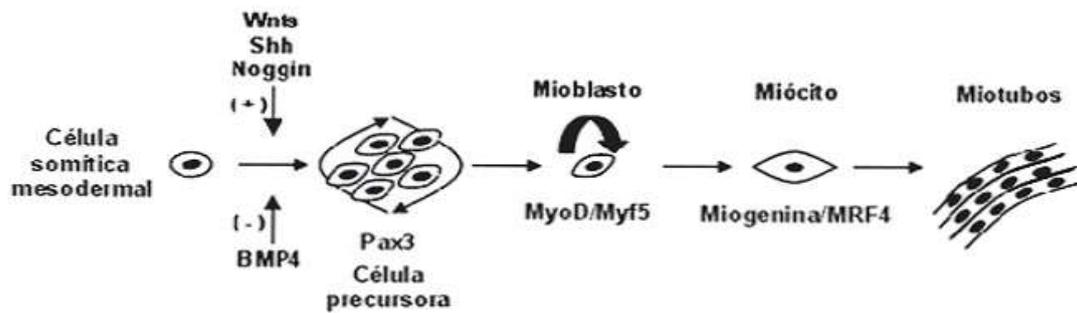


FIGURA 1 - Células somáticas mesodermiais recebem sinais de tecidos circundantes os quais podem induzir [Wnts, Sonic hedgehog (Shh), Noggin] ou inibir (BMP4) a expressão de Myf5 e MyoD. A expressão de Pax3 nas células precursoras contribui para a expansão das células miogênicas. Após a indução de Myf5 e/ou MyoD, as células somáticas mesodermiais são comprometidas com a linhagem miogênica (mioblastos). A expressão de miogenina e MRF4 induz a diferenciação dos mioblastos em miócitos. Posteriormente, os miócitos se fundem para originar os miotubos (adaptado de CHARGÉ & RUDNICKI, 2004).

Miogênese primária é forma na fase inicial miogênica durante o desenvolvimento embrionário. A miogênese secundária é forma durante a segunda onda miogênica na fase fetal e representam formação da maioria das fibras musculares esqueléticas como pode ser observado na Figura 2 (BEERMANN et al., 1978).

Outro grupo de células importantes na miogênese são as células satélites. É um grupo de células com diferentes graus de compromisso miogênicos e estão localizadas entre a lâmina basal e sarcolema das fibras musculares maduras, sua proliferação e fusão com fibras musculares existentes são cruciais para o crescimento muscular pós-natal. Uma pequena porcentagem destas células são multipotentes e podem diferenciar-se em adipócitos ou fibroblastos em vez de células miogênicas (KUANG et al., 2007, 2008).

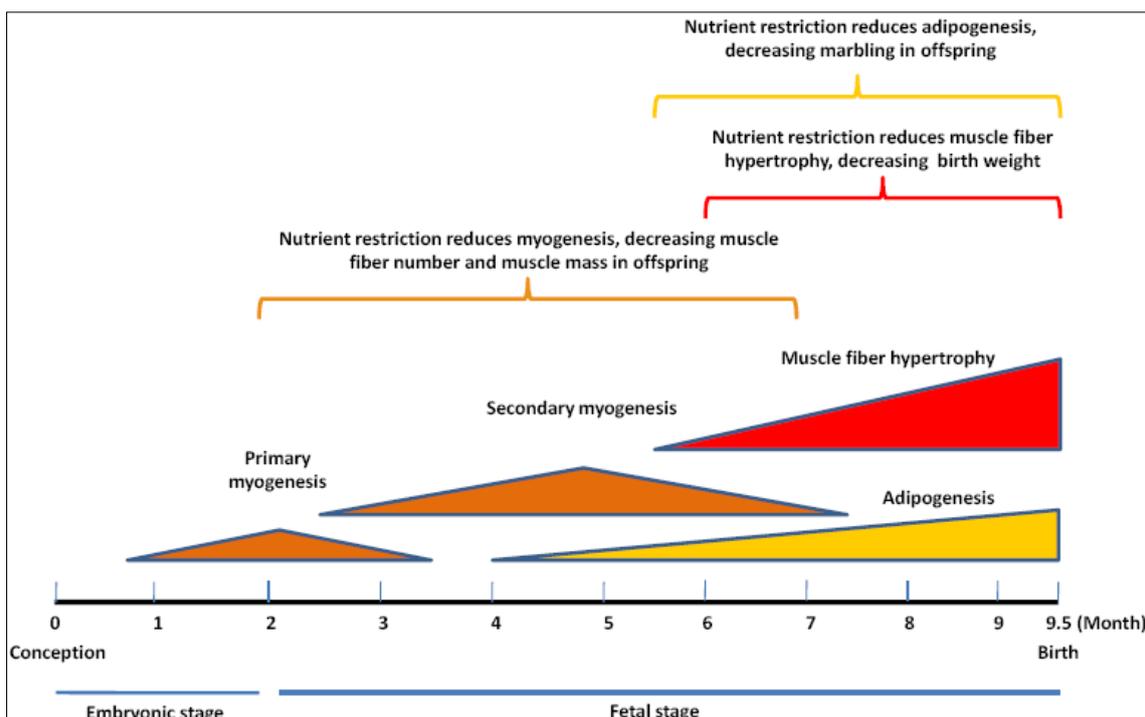


FIGURA 2 - Efeitos da nutrição materna no desenvolvimento dos tecidos muscular e adiposo fetal bovino

Fonte: DU et al. (2010).

Como pode ser observado na figura 2 a primeira fase miogênica um número muito limitado de fibras musculares é formado, portanto a nutrição materna na fase inicial de desenvolvimento tem efeitos insignificantes no desenvolvimento fetal músculo esquelético. Por outro lado, a maioria das fibras musculares são formadas na fase fetal entre dois a sete ou oito meses de gestação em bovinos (DU et al., 2010). Uma redução na formação de números de fibra muscular durante esta fase tem efeitos fisiológicos negativos irreversíveis para a prole (ZHU et al., 2006). Resultado observado em experimento realizado com ovinos que foram submetidos a uma restrição de 50% dos requisitos de nutrientes sugeridos pelo NRC (NRC, 1985) no período de 28 a 78 dias de gestação, ocorrendo uma redução no número total de fibras musculares secundários (ZHU et al., 2004).

Outro ponto importante no desenvolvimento fetal é o particionamento dos nutrientes, pois o desenvolvimento do músculo esquelético tem menor prioridade quando comparado com órgãos tais como o cérebro, coração e

fígado. Como resultado, o desenvolvimento do músculo esquelético é particularmente vulnerável a disponibilidade nutricional. Sendo assim restrições de nutrientes do início ao meio da gestação resulta na redução das fibras musculares esqueléticas do feto (ZHU et al., 2006). Com isso observamos que na formação de tecido muscular, o período fetal é crítico, porque não existe aumento no número de fibras musculares após o nascimento (GREENWOOD et al., 2000; NISSEN et al., 2003; BEE, 2004).

Como podemos observar na figura 2 a formação da miofibrila secundária parcialmente sobrepõe-se com a formação de adipócitos intramusculares e fibroblastos. Juntos, esses 3 tipos de célula - miócitos, adipócitos e fibroblastos - produzem a estrutura básica do músculo esquelético. E a maioria dos fibroblastos, adipócitos e miócitos no músculo fetal é derivada do mesmo pool de células-tronco, definindo os mecanismos mesenquimais que regulam diferenciação celular no músculo fetal é crucial para melhorar a eficiência da produção animal (DU et al., 2010).

Gordura intramuscular (ou seja, marmoreio) é fundamental para aumentar a palatabilidade de carne porque contribuem para o sabor e suculência. A quantidade de gordura intramuscular é determinada pelo número e tamanho de adipócitos intramusculares. Durante a fase fetal células de músculo esquelético e adipócitos são derivados do mesmo pool de células-tronco mesenquimais, do qual a maioria desenvolvem-se em células miogênicas. No entanto, pequenas porções destas células de músculo esquelético fetal diferenciam-se em adipócitos, para formar os sites para a acumulação de gordura intramuscular que produzem marmoreio (TONG et al., 2009). Adipogenese é iniciada, aproximadamente, no meio do período de gestação em ruminantes (MUHLHAUSLER et al., 2007), que coincide com o período de miofibrila secundária (Figura 2).

Programação fetal tem efeitos a longo prazo sobre o desempenho de descendência. Cordeiros sujeitos a restrição dos nutrientes durante metade da gestação foram mais pesados e tinha menor quantidade de gordura em comparação aos outros tratamentos (ZHU et al., 2006)

Mas não é somente a subnutrição materna a que influencia o programa de desenvolvimento muscular fetal a super nutrição materna também pode afetar a formação desse tecido. Superalimentadas matrizes suínas a partir 50

dias de gestação com o objetivo de aumentar o teor de lipídios no tecido muscular da prole ao nascimento, houve uma alteração na composição do tipo de fibra muscular dos descendentes diminuindo o quantidades de fibra musculares (BEE, 2004). Os autores relaram que as progênes das porcas alimentadas com dietas com alto teor de energia apresentaram crescimento inferior, conversão alimentar alta e porcentagem de tecido adiposo maior do que as progênes das porcas submetidas à dieta com baixo teor energia.

A formação de outros tecidos também podem ser afetados pela nutrição maternal como por exemplo o desenvolvimento pancreático fetal (BLONDEAU et al., 2002). A restrição protéica na mãe leva a menor massa das células- $\beta$  do pâncreas, e compromete o desenvolvimento do pâncreas em ratos. Ratos recém nascidos que consomem em excesso uma dieta com alto teor de carboidrato desenvolvem hiperinsulinemia e transmitem esta mudança para a progênie, provavelmente devido à alteração na função pancreática (SRINIVASAN et al., 2003).

O desenvolvimento dos tecidos reprodutivos do feto é também de grande importância na produção animal, pois está diretamente relacionado à eficiência da atividade, e que também é alterado com a dieta materna no período de gestação. Estudos mostram que a suplementação protéica durante o período de gestação pode afetar a qualidade dos oócitos ou a formação embrionária precoce, resultando em poucos bezerros obtidos nos primeiros 21 dias da estação de parição (MARTIN et al., 2007). Os autores descreveram ainda que as novilhas nascidas de vacas suplementadas durante o terço final da gestação apresentaram taxa de prenhez maior que as novilhas filhas de vacas não suplementadas. Em outro estudo, o numero de novilhas de vacas não suplementadas que atingiram a puberdade antes da primeira estação de monta foram inferiores as novilhas de vacas suplementadas (FUNSTON et al., 2008). Característica que também foi confirmada em estudo com ratos, filhas de ratas submetidas restrição protéica durante a gestação tiveram atraso no aparecimento da puberdade (GUZMAN et al. 2006).

## 2.2 Suprimento de aminoácido fetal

Os aminoácidos são de grande importância para o desenvolvimento fetal, são utilizados na formação de proteínas, para síntese de tecidos, reguladores de secreção hormonal, antioxidantes, além disso, podem exercer outras funções, tais como precursores para vasodilatadores (WU et al., 2006) e neurotransmissores (KONDURI et al., 2007). Há poucos resultados com suplementação protéica e como ela pode alterar o suprimento de aminoácidos para o feto e como esses diferentes níveis de aminoácidos podem interferir no crescimento e desenvolvimento pós-natal.

Vários trabalhos mostram que a subnutrição materna afeta o suprimento de aminoácidos para o concepto (VONNAHME et al., 2003; KWON et al., 2004; VONNAHME et al., 2006 e JOBGEN et al., 2008). Comparando dois grupos de ovelhas, sendo um grupo de ovelhas manejado em condições sedentárias de confinamento (SC), suprido com adequado ou excesso de nutriente, e o outro grupo manejado sob condições de pastagens de péssima qualidade (baggs) e frequentemente sujeito a níveis sub-ótimos de nutrição. O grupo de ovelhas SC quando foram submetidas à restrição durante a gestação, perderam mais peso e pariram cordeiros mais leves. As ovelhas desse grupo também apresentaram menores concentrações de glicose, assim como os fetos, quando comparado com ovelhas que receberam nutrição adequada. A restrição nutricional reduziu as concentrações de aminoácidos no sangue materno e fetal, assim como nos fluídos alantoidiano e amniótico, principalmente serina, arginina e aminoácidos ramificados. A redução em serina é a mais comprometedor, pois é o principal aminoácido glicogênico necessário para o desenvolvimento e crescimento fetal. Ao contrário das ovelhas SC, as ovelhas Baggs não mostraram estes efeitos em função da restrição. A restrição não reduziu o peso fetal, embora a condição corporal e o peso da mãe reduziram após 78 dias de restrição. A glicose sanguínea foi reduzida no soro materno, porém, no feto não foi alterada. Isto pode indicar uma troca transplacentária mais eficiente, possivelmente devido a um aumento do número e da eficiência dos transportadores de glicose. O principal transportador de glicose na placenta é o GLUT1. A restrição energética

materna do 28<sup>o</sup> ao 80<sup>o</sup> dia da gestação, reduziu a massa placentária sem mudar a disponibilidade de GLUT1. Porém, quando as ovelhas foram submetidas à dieta adequada do 80<sup>o</sup> dia até o final da gestação, a massa placentária aumentou, assim como a disponibilidade de GLUT1 (DANDREA et al., 2001).

### **2.3 Desenvolvimento pós-natal em resposta a programação fetal**

Avaliando o impacto da alimentação de ovelhas prenhes no desempenho das crias HAMMER et al. (2007) separaram as crias das ovelhas imediatamente após o nascimento e fornecido colostro e os teores de IgG foram medidos 24 horas depois. Os resultados mostraram que as crias provenientes das ovelhas submetidas à nutrição deficiente tiveram aumento da transferência de IgG enquanto que as crias das ovelhas supernutridas tiveram a transferência de IgG diminuída, quando comparadas com as das ovelhas nutridas adequadamente. Isto sugere que o sistema gastrointestinal das crias de ovelhas submetidas à nutrição deficiente pode ter se programado para ser mais eficiente após o nascimento, na absorção de nutrientes, especialmente moléculas grandes como, por exemplo, as imunoglobulinas. O peso da glândula mamária foi reduzido nas ovelhas subnutridas e nas super nutridas, quando expresso em porcentagem do peso corporal. Isto indica que a saúde das crias é afetada diretamente pela dieta materna durante a prenhez e através do sistema mamário.

Pesquisas sugerem que os efeitos da programação fetal sobre a saúde dos cordeiros e bezerros em resposta à suplementação protéica, vitamínica e mineral das mães ocorrem a partir do meio da gestação (BOLAND et al., 2006). Estes efeitos podem ser o resultado do aumento do suprimento de IgG ou na alteração da absorção de IgG e nutrientes após o nascimento.

Comparando o peso ao nascimento de crias oriundas de vacas que receberam suplemento protéico durante o terço final da gestação, o peso dos (as) bezerros (as) ao nascimento não foi diferente das crias das vacas que não

receberam suplemento protéico (MARTIN et al., 2007). Resultados diferentes encontrados em outro estudo, onde a suplementação protéica no final da gestação, assim como o aumento de nutrientes em geral, ao longo da gestação aumentou o peso ao nascimento das crias (LARSON et al., 2009). A restrição de nutrientes no início da gestação pode ter efeitos diferentes no peso ao nascimento. Ovelhas submetidas à restrição nutricional durante o início da gestação (0 a 39 dias) pariram cordeiros mais pesados do que as ovelhas sem restrição alimentar (MUÑOZ et al., 2008). As ovelhas submetidas à restrição alimentar no início da gestação foram submetidas após este período a uma dieta adequada durante o final da gestação, o qual provavelmente permitiu a estes cordeiros compensarem a restrição inicial em relação ao crescimento fetal.

#### **2.4 Suplementação protéica.**

A maioria dos dados obtidos para suplementação protéica foram utilizando vacas em sistema de pastejo (STALKER et al., 2006; MARTIN et al., 2007; FUNSTON et al., 2008; LARSON et al., 2009). Para as bezerras, a suplementação protéica da mãe aumentou o peso a desmama das crias, sem mudança no peso ao nascimento (Tabela 1). Não houve diferença para idade à puberdade, no entanto a suplementação protéica da mãe aumentou a taxa de prenhes das suas filhas na primeira estação de monta (MARTIN et al., 2007). Em outro estudo, mais novilhas filhas de vacas suplementadas com fonte protéica atingiram a puberdade antes da estação de monta e possivelmente afetando a taxa de prenhes (FUNSTON et al., 2008).

TABELA 1- Efeito da suplementação protéica maternal sobre o desempenho das respectivas crias (novilhas)

Características	MARTIN et al., 2007	
	NS <sup>1</sup>	S <sup>2</sup>
Peso a desmama, kg	207,0	212,0
Consumo de MS, kg/d	6,5	6,7
Ganho de peso, g/d	410,0	400,0
Idade à puberdade, dias	334,0	339,0
Taxa de prenhez, %	80,0 <sup>a</sup>	93,0 <sup>b</sup>

<sup>1</sup> Mães não receberam suplemento protéico, <sup>2</sup> Mães receberam suplemento protéico.

<sup>ab</sup> Médias dentro do estudo com letras diferentes na linha, diferem entre si,  $P \leq 0.05$ .

No caso dos garrotes filhos de vacas que foram submetidas à suplementação protéica tiveram o peso a desmama maior, e não diferiram no consumo de matéria seca maiores, assim como nos pesos das carcaças (Tabela 2) (STALKER et al., 2006). Resultados semelhantes foram encontrados por LARSON et al., 2009 onde a suplementação protéica das mães melhorou a qualidade de carcaça aumentando o teor de gordura intramuscular dos garrotes. Esses dados indicam que novilhos filhos de vacas suplementadas com proteína durante a gestação apresentaram maior porcentagem de gordura corporal.

TABELA 2- Efeito da suplementação protéica materna sobre o desempenho das respectivas crias (novilhos).

Características	STALKER et al., 2006	
	NS	S
Peso a desmama, kg	210 <sup>a</sup>	216 <sup>b</sup>
Consumo de MS, kg/d	8,48	8,53
Ganho de peso, kg/d	1,57	1,56
Conversão alimentar	5,41	5,46
Peso carcaça quente, kg	363	369
Escore de marmorização	467	479

<sup>1</sup> Mães não receberam suplemento protéico, <sup>2</sup> Mães receberam suplemento protéico.

<sup>ab</sup> Médias dentro do estudo com letras diferentes na linha, diferem entre si  $P \leq 0.05$ .

UNDERWOOD et al., (2008) separaram dois lotes de vacas em torno de 140 dias de gestação e distribuíram um para o pasto nativo e outro para um pasto de melhor qualidade. Os garrotes provenientes das vacas submetidas ao pasto melhorado ganharam mais peso durante o período de terminação, apresentaram maior deposição de gordura, e conseqüentemente maior peso de carcaça. O aumento na deposição de gordura foi resultado de mais adipócitos por unidade de área de gordura subcutânea. Assumindo-se que a nutrição na fase inicial do desenvolvimento pode designar as células tronco produzirem mais pré-adipócitos. Provavelmente porque o acetato é o substrato primário utilizado pelos adipócitos subcutâneos, assim sendo, a dieta descrita no experimento não incluía concentrado, então o maior produto da fermentação ruminal é o acetato. Conseqüentemente, este aumento do acetato pode ter aumentado o recrutamento das células tronco para a produção de pré-adipócitos, levando ao aumento da gordura corporal total na vida adulta.

A suplementação nutricional adequada das vacas durante o período de gestação fornecem uma única e talvez a melhor janela para manejo nutricional.

Pelo menos três vantagens podem ser citadas primeira é que existe um pool abundante de células multipotente no músculo fetal; segunda os nutrientes fetais são derivados da circulação materna, permitindo que o potencial de nutrientes maternal seja eficazmente transferido para o feto, promovendo assim a adipogenesis no músculo fetal; e a terceira é muito mais fácil suplementar a vaca do que o bezerro (DU et al., 2010).

### 3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A formação do tecido muscular é importante para a produção de carne ao mesmo tempo muito sensível as variações nutricionais maternas, principalmente no meio do período de gestação onde ocorre a maior formação das fibras musculares. A suplementação materna deve ser de forma que atenda as exigências da mãe para que chegue ao feto a quantidade ideal de nutrientes para seu desenvolvimento.

Da mesma forma a deposição de tecido adiposo entre as fibras musculares é influenciado pela nutrição maternal. Para melhorar a qualidade da carne é necessário que aja formação desses tecidos adiposos, pois o marmoreio aumenta a suculência da carne.

É necessário mais estudos com a suplementação protéica para verificação se há realmente diferença no desempenho das crias. É necessário também mais estudos com diferentes níveis e fontes de energia. Além de estudos com animais exclusivamente a pasto com pastagens de melhor qualidade, principalmente com características de carcaças.

#### 4 REFERÊNCIAS

1. BARKER, D. J. P.; MARTYN, C. N.; OSMOND, C.; HALES, C. N.; FALL, C.H.D. Growth in utero and serum cholesterol concentration in adult life. **British Medical Journal**, London, v. 307, p.1524-1527, 1993.
2. BEE, G. Effect of early gestation feeding, birth weight, and gender of progeny on muscle fiber characteristics of pigs at slaughter. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 82, p. 826-836, 2004.
3. BEERMANN, D. H.; CASSENS, R. G.; HAUSMAN, G. J. A second look at fiber type differentiation in porcine skeletal muscle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 46, p.125–132, 1978.
4. BLONDEAU, B.; AVRIL, I.; DUCHENE, B.; BREANT, B. Endocrine pancreas development is altered in fetuses from rats previously showing intra-uterine growth retardation in response to malnutrition. **Diabetologia**, New York, v. 45, p.394-401, 2002.
5. BOLAND, T. M.; CALLAN, J. J.; BROPHY, P. O.; QUINN, P. J.; CROSBY, T. F. Lamb serum vitamin E and immunoglobulin G concentrations in response to various maternal mineral and iodine supplementation regimes. **Animal Science**. Penicuik, v. 82, p. 319-325, 2006.
6. BUCKINGHAM, M. Skeletal muscle formation in vertebrates. **Current Opinion in Genetics & Development** [on line], v.11, v.440–448. 2001. Disponível em: <http://www.deepdyve.com/lp/elsevier/skeletal-muscle-formation-in-vertebrates-3ImJfs9vAP?key=elsevier>. Acesso em: 20 nov. 2011.
7. CHARGÉ, S.B.; RUDNICKI, M.A. Cellular and molecular regulation of muscle regeneration. **Physiological Reviews**, v.84, n.1, p.209-238, 2004.
8. DANDREA, J.; WILSON, V.; GOPALAKRISHNAN, G.; HEASMAN, L.; BUDGE, H.; STEPHENSON, T.; SYMONDS, M. E. Maternal nutritional manipulation of placental growth and glucose transporter 1 (GLUT1) abundance in sheep. **Reproduction**, Cambridge, v. 122, p. 793-800, 2001.
9. DU, M.; TONG, J.; ZHAO, J.; UNDERWOOD, K. R.; ZHU, M.; FORD, S. P.; NATHANIELSZ, P. W. Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 88 (E. Suppl.), p. E5-E60, 2010.

10. FUNSTON, R. N.; MARTIN, J. L.; ADAMS, D. C.; LARSON, D. M. Effects of winter grazing system and supplementation during late gestation on performance of beef cows and progeny. **Proceedings, Western Section, American Society of Animal Science**, v. 59, p. 102-105, 2008.
11. GODFREY, K. M.; BARKER, D. J. P. Fetal nutrition and adult disease. **American Journal of Clinical Nutrition**. New York, v. 71, (Suppl.) p. 1344S-1352S 2000.
12. GREENWOOD, P. L.; HUNT, A. S.; HERMANSON, J. W.; BELL, A. W. Effects of birth weight and postnatal nutrition on neonatal sheep: II. Skeletal muscle growth and development. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 78, p. 50-61, 2000.
13. GUZMAN, C.; CABRERA, R.; CARDENAS, M.; LARREA, F.; NATHANIELSZ, P. W.; ZAMBRANO, E. Protein restriction during fetal and neonatal development in the rat alters reproductive function and accelerates reproductive ageing in female progeny. **The Journal of Physiology**, Cambridge, v. 572, p. 97-108. 2006.
14. HAMMER, C. J.; VONNAHME, K. A.; TAYLOR, J. B.; REDMER, D. A.; LUTHER, J. S.; NEVILLE, T. L.; REED, J. J.; CATON, J. S.; REYNOLDS, L. P. Effects of maternal nutrition and selenium supplementation on absorption of IgG e survival of lambs. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 85, (Suppl. 1), p. 391(Abstract 464), 2007.
15. JOBGEN, W. S.; FORD, S. P.; JOBGEN, S. C.; FENG, C. P.; HESS, B. W.; NATHANIELSZ, P. W.; LI, P.; WU, G. Baggs ewes adapt to maternal undernutrition and maintain conceptus growth by maintaining fetal plasma concentrations of amino acids. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 86, p. 820-826, 2008.
16. KASSAR-DUCHOSSOY, L.; GIACONE, E.; GAYRAUD-MOREL, B.; JORY, A.; GOMES, D.; TAJBAKHS S. Pax3/Pax7 mark a novel population of primitive myogenic cells during development. **Genes & Development**, Cold Spring Harbor, v. 19, p.1426–1431, 2005.
17. KOLLIAS, H. D.; McDERMOTT J. C. Transforming growth factor- $\beta$  and myostatin signaling in skeletal muscle. **Journal of Applied Physiology**, Bethesda, v. 104, p.579–587, 2008.

18. KONDURI, G.G.; BAKHUTASHVILI, I.; EIS, A.; PRITCHARD, K. Jr. Oxidant stress from uncoupled nitric oxide synthase impairs vasodilation in fetal lambs with persistent pulmonary hypertension. **American Journal of Physiology. Heart and Circulatory Physiology**, Bethesda, v. 292, p. H1812-H1820, 2007.
19. KUANG, S.; GILLESPIE, M. A.; RUDNICKI, M. A. Niche regulation of muscle satellite cell self-renewal and differentiation. **Cell Stem Cell Review**, v. 2, p.22–31, 2008.
20. KUANG, S.; KURODA, K.; LE GRAND, F.; RUDNICKI, M. A. Asymmetric self-renewal and commitment of satellite stem cells in muscle. **Cell**, v. 129, p. 999–1010, 2007.
21. KWON, H.; FORD, S. P.; BAZER, F. W.; SPENCER, T. E.; NATHANIELSZ, P. W.; NIJLAND, M. J.; HESS, B. W.; WU G. Maternal nutrition restriction reduces concentration of amino acids and polyamines in ovine maternal and fetal plasma and fetal fluids. **Biology of Reproduction**, Champaign, v. 71, p. 901-908, 2004.
22. LARSON, D.M.; MARTIN, J. L.; ADAMS, D. C.; FUNSTON, R. N. Winter grazing system and supplementation during late gestation influence performance of beef cows and steer progeny. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 87, p. 1147-1155, 2009.
23. MARTIN, J. L.; VONNAHME, K. A.; ADAMS, D. C.; LARDY, G. P.; FUNSTON R. N. Effects of dam nutrition on growth and reproductive performance of heifer calves. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 85, p. 841-847, 2007.
24. MUHLHAUSLER, 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**, Baltimore, v. 148, p.878–885, 2007.
25. MUÑOZ, C.; CARSON, A. F.; MCCOY, M. A.; DAWSON, L. E. R.; CONNELL, N. E.; GORDON, A. W. Nutritional status of adult ewes during early and mid-pregnancy. 1. Effects of plane of nutrition on ewe reproduction and offspring performance to weaning. **Animal**, Cambridge, v. 2, p. 52-63, 2008.

26. NISSEN, P. M.; DANIELSON, V. O.; JORGENSEN, P. F.; OKSBJERG, N. Increased maternal nutrition of sows has no beneficial effects on muscle fiber number or postnatal growth and has no impact on the meat quality of the offspring. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 81, p. 3018-3027, 2003.
27. NRC. Nutrient Requirements of Sheep. 6th ed. Natl. Acad. Press, Washington, DC. 1985. Disponível em: [http://www.nap.edu/openbook.php?record\\_id=614&page=R1](http://www.nap.edu/openbook.php?record_id=614&page=R1). Acesso em: 19 de Nov. de 2011.
28. PETROPOULOS, H.; SKERJANC I. S.  $\beta$ -Catenin is essential and sufficient for skeletal myogenesis in P19 cells. **The Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 277, p.15393–15399. 2002.
29. SRINIVASAN, M.; AALINKEEL, R.; SONG, F.; PATEL, M. S. Programming of islet functions in the progeny of hyperinsulinemic/obese rats. **Diabetes**, New York, v. 52, p. 984-990, 2003.
30. STALKER, L. A.; ADAMS, D. C.; KLOPFENSTEIN, T. J.; FEUZ, D. M.; FUNSTON, R. N. Effects of pre- and postpartum nutrition on reproduction in spring calving cows and calf feedlot performance. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 84, p. 2582-2589, 2006.
31. TONG, J.; ZHU, M. J.; UNDERWOOD, K. R.; HESS, B. W.; FORD, S. P.; DU, M. 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.
32. UNDERWOOD, K. R.; TONG, J. F.; KIMZEY, J. M.; PRICE, P. L.; GRINGS, E. E.; HESS, B. W.; MEANS, W. J.; DU, M. Gestational nutrition affects growth and adipose tissue deposition in steers. **Proceedings, Western Section, American Society of Animal Science**, v. 59, p. 29-32, 2008.
33. VONNAHME, K. A.; HESS, B. W.; NIJLAND, M. J.; NATHANIELSZ, P. W.; FORD, S. P. Placentomal differentiation may compensate for maternal nutrient restriction in ewes adapted to harsh range conditions. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 84, p. 3451-3459, 2006.
34. VONNAHME, K. A. ; HESS, B. W.; HANSEN, T. R.; MCCORMICK, R. J.; RULE, D. C.; MOSS, G. E.; MURDOCH, W. J.; NIJLAND, M. J.; SKINNER, D. C.; NATHANIELSZ, P. W.; FORD, S. P. Maternal

undernutrition from early- to mid- gestation leads to growth retardation, cardiac ventricular hypertrophy and increased liver weight in the fetal sheep.

**Biology of Reproduction**, Champaign, v. 69, p. 133-140, 2003.

35. WU, G.; BAZER, F. W.; WALLACE, J. M.; SPENCER, T. E. Board invited review: Intrauterine growth retardation: implications for the animal sciences. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 84, p. 2316-2337, 2006.

36. ZHU, M. J.; FORD, S. P.; MEANS, W. J.; HESS, B. W.; NATHANIELSZ, P. W.; DU, M. Maternal nutrient restriction affects properties of skeletal muscle in offspring. **The Journal of Physiology**, Cambridge, v. 575, p. 241-250, 2006.

37. ZHU, M. J.; FORD, S. P.; NATHANIELSZ, P. W.; DU M. Effect of maternal nutrient restriction in sheep on the development of fetal skeletal muscle. **Biology of Reproduction**, Champaign, v. 71, p.1968–1973. 2004.