



GERMÁN DARÍO RAMÍREZ ZAMUDIO

**EFFECT OF RUMEN-PROTECTED FAT ON
PERFORMANCE, CARCASS CHARACTERISTICS AND
BEEF QUALITY OF THE PROGENY FROM NELLORE
COWS FED BY DIFFERENT PLANES OF NUTRITION
DURING GESTATION**

LAVRAS-MG

2021

GERMÁN DARÍO RAMÍREZ ZAMUDIO

**EFFECT OF RUMEN-PROTECTED FAT ON PERFORMANCE, CARCASS
CHARACTERISTICS AND BEEF QUALITY OF THE PROGENY FROM NELLORE
COWS FED BY DIFFERENT PLANES OF NUTRITION DURING GESTATION**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, área de concentração em Produção e Nutrição de Ruminantes, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Marcio Machado Ladeira

Orientador

Prof. Dr. Mateus Pies Gionbelli

Coorientador

LAVRAS-MG

2021

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Zamudio, Germán Darío Ramírez.

Effect of rumen-protected fat on performance, carcass characteristics and beef quality of the progeny from Nelore cows fed by different planes of nutrition during gestation / Germán Darío Ramírez Zamudio. - 2021.

86 p. : il.

Orientador(a): Marcio Machado Ladeira.

Coorientador(a): Mateus Pies Gionbelli.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2021.

Bibliografia.

1. Gordura protegida no rúmen. 2. Programação Fetal. 3. Expressão gênica. I. Ladeira, Marcio Machado. II. Gionbelli, Mateus Pies. III. Título.

GERMÁN DARÍO RAMÍREZ ZAMUDIO

**EFFECT OF RUMEN-PROTECTED FAT ON PERFORMANCE, CARCASS
CHARACTERISTICS AND BEEF QUALITY OF THE PROGENY FROM NELLORE
COWS FED BY DIFFERENT PLANES OF NUTRITION DURING GESTATION**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, área de concentração em Produção e Nutrição de Ruminantes, para a obtenção do título de Doutor.

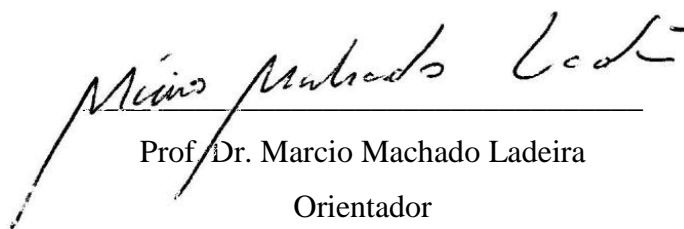
APROVADA em 08 de fevereiro de 2021.

Dr. Mateus Pies Gionbelli – DZO/UFLA

Dr. Marcio de Souza Duarte – DZO/UFV

Dr. Flavio Dutra de Resende – APTA/Colina

Dr. Otavio Rodrigues Machado Neto – FMVZ/UNESP/Botucatu



Prof. Dr. Marcio Machado Ladeira
Orientador

Prof. Dr. Mateus Pies Gionbelli

Coorientador

LAVRAS-MG

2021

A mi papá, por el apoyo en mis sueños y crecimiento profesional, por ser ese ejemplo a seguir como ser humano y dedicación al trabajo y a la familia...

A la memória de mi mamá, que me enseñó el valor de la dedicación al estudio y responsabilidad...

A mi hermana y mi sobrina, por ser las personas a las cuales yo debo dar ejemplo de vida...

A la memória del Dr. Jesús Hemberg Duarte Vargas por ser ese gran ser humano, colega y amigo, que incentivó a nosotros sus alumnos el hábito de la investigación. Siempre serás un gran maestro, y quedará gravada en la memória la siguiente frase de aquellos que fuimos sus alumnos:

“Llevar un Mensaje de Amor al Mundo de la Ciencia, para la Gloria del DIOS de Israel”...

Ao meu pai, pelo apoio em meus sonhos e crescimento profissional, por ser esse exemplo a seguir como ser humano e dedicação ao trabalho e à família...

À memória da minha mãe, que me ensinou o valor da dedicação ao estudo e responsabilidade...

À minha irmã e minha sobrinha, por serem as pessoas as quais eu devo dar exemplo de vida...

À memória do Dr. Jesús Hemberg Duarte Vargas por ser esse grande ser humano, colega e amigo, que encorajou nos seus alunos o hábito da pesquisa. Será sempre um grande mestre, e a seguinte frase ficará eternamente gravada na memória daqueles de nós que fomos seus alunos:

“Levar uma Mensagem de Amor ao Mundo da Ciência, para a Glória do DEUS de Israel”...

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, que é a fonte da vida e por ser a guia espiritual pelo caminho do sucesso.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia pela oportunidade de fazer parte desse grande time.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida através do programa PEC-PG. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios – APTA – Colina/SP, por disponibilizar os animais, infraestrutura e o componente humano para a realização da minha pesquisa.

Ao Núcleo de Estudos em Pecuária de Corte (NEPEC), pelo acolhimento e pela troca de conhecimentos.

Ao professor Marcio Ladeira por sua orientação, por acreditar em mim e pela paciência. Você é um exemplo para seguir e só tenho que dizer “muchas gracias”.

Aos Professores Flávio Dutra de Resende e Gustavo Rezende Siqueira, pelo apoio nesta pesquisa e também pelos ensinamentos durante o tempo de moradia na fazenda experimental. Vocês são “Grandes mestres”.

Ao professor Mateus Gionbelli pela coorientação e também pelos conselhos em momentos em que eu pensava que não ia a dar conta.

À Tathyane por me ajudar bastante com as análises de laboratório durante minha qualificação, por me aconselhar, você é uma pessoa que “vale ouro”.

À Priscilla por me ajudar bastante na revisão da escrita da tese.

Ao Dr. Germán Velez pelos ensinamentos durante o início da minha vida profissional como médico veterinário e zootecnista.

À Dra. Martha Tafur pela grande amizade de todo este tempo e pelo apoio moral.

Ao senhor Germán Gomez e família pela amizade e acolhimento de todos estes anos, os considero minha segunda família.

Ao meu grande amigo Wendell pela convivência e grande ajuda durante o trabalho de campo na fazenda, grande admiração pela sua inteligência, você é um cara demais e obrigado pela amizade.

Ao meu amigo “El compa Mauricio”, pela grande amizade de há muitos anos e pela ajuda no frigorífico.

À minha grande amiga Manuela, por ser essa pessoa incondicional, quem me motiva sempre quando estou triste e por acreditar em mim.

Ao meu novo amigo Dikson, pela amizade.

Aos meus grandes amigos Yenny e Alejandro “Latinos”, por vocês começou esta história aqui no Brasil.

Aos meus amigos em Viçosa, Manuel e Anyela pela amizade de todo este tempo.

Aos meus amigos Mónica, María, Fábio e Ángela pelo apoio, amizade incondicional e companhia aqui em Lavras.

Aos meus Amigos da UFLA, Lorena Lara, Karol, Gleidson, Javier Moreno, Javier Garcia e Matheus Galvão, obrigado pela amizade.

Ao Roberto e o Luizinho pela amizade e por ajudarem na lida dos bois durante o trabalho na fazenda.

Ao Miltinho pela amizade e por ser minha mão direita no confinamento. Estudante estudioso das aulas de espanhol como você nunca tive.

Ao Nandi pela ajuda diária na lida com os animais, sem você a trabalho teria sido muito difícil.

Ao Toga pela amizade e por ajudar em colocar as etiquetas das carcaças. “Você é a pessoa indicada para esse trabalho, palavras textuais do professor Flávio”.

Ao Iorrano e Felipe, meus grandes amigos de Colina, obrigado pela ajuda no experimento e mais que a ajuda, a amizade.

Aos demais moradores da Hospedaria e amigos da fazenda, em especial Sueli, Toinzinho e Lori, por todos os ensinamentos.

À equipe da UFLA, Raphaella Castro, Carol, Maria Gabriela, Ariane, Helena, Ana Elisa (que partiu para o céu), Lizi, Bibi, Tamara, Aline, Ktira, Pedro Monteiro, João Pedro, David e Tiago Cuissi, obrigado pela ajuda, vocês foram à engrenagem para esta pesquisa acontecer com sucesso.

E por último, a toda minha família que são o mais importante de minha vida e são o pilar para seguir lutando na vida.

Muito obrigado!!!

“O sucesso é a soma de pequenos esforços repetidos dia após dia.”

(Robert Collier)

RESUMO

A nutrição materna pode melhorar o desenvolvimento dos tecidos muscular e adiposo fetais, que tem influencia sobre o desempenho, características de carcaça e da carne da progênie. Adicionalmente, o uso de gordura protegida no rúmen em dietas de terminação para a progênie de vacas com nutrição adequada durante a gestação pode ser uma fonte doadora de ácidos graxos para aumento da deposição de gordura intramuscular na carne. Diante disso, objetivou-se avaliar os efeitos da suplementação proteica de vacas Nelore em pastejo durante o segundo e terceiro trimestre de gestação sobre o desempenho, as características de carcaça, qualidade da carne e a expressão de genes miogênicos e lipogênicos da progênie terminada em confinamento com dietas com ou sem inclusão de gordura protegida no rúmen. Quarenta e oito novilhos Nelore imunocastrados com $341 \pm 7,54$ kg de peso corporal inicial e $21 \pm 0,7$ meses de idade foram distribuídos em um delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial 2×2 com os seguintes tratamentos: duas condições de manejo nutricional das vacas gestantes e duas dietas de terminação da progênie. Após 124 ± 21 dias de gestação até o parto, metade das vacas em pastejo receberam 1 kg/vaca/dia de suplemento proteico (SUPP; 36,9% de PB) e a outra metade apenas sal mineral (CTL). Novilhos nascidos de mães de ambos os grupos foram alocados em baias individuais (2 x 5 m) por 175 dias, incluindo 40 dias de adaptação às baias e as dietas. Metade de cada progênie foi alimentado sem (NFAT) ou com gordura protegida no rúmen (RPF; 6% de sais de cálcio), e ambas as dietas tinham 12,7% de bagaço de cana e 87,3% de concentrado. Peso corporal inicial e final dos novilhos, e peso das dietas e sobras foram registrados para medidas de desempenho em confinamento. Os novilhos foram abatidos em frigorífico comercial para avaliação das características de carcaça e amostragem do músculo *longissimus thoracis* para análises de expressão gênica. Além disso, foram coletadas amostras de carne do *longissimus lumborum* para análises qualitativas. De forma geral, a suplementação materna não afetou o desempenho em confinamento, características de carcaça e qualidade da carne ($P > 0,05$). Suplementação materna aumentou a expressão de *MyHC I* e *CPT2* ($P < 0,05$) e tendeu a regular positivamente os genes *FASN* e *ACACA* ($P < 0,10$) da progênie. Alimentação com RPF diminuiu o consumo de matéria seca, peso corporal final, ganho médio diário e peso de carcaça ($P < 0,05$), sem efeito na eficiência alimentar ($P = 0,60$). Enquanto isso, a inclusão de RPF aumentou a expressão de *MyHC I*, *MyHC IIx*, *IGFRI*, *COL3A1*, *FNI*, *ACACA* ($P < 0,05$) e tendeu a regular positivamente o gene *SREBF1* ($P = 0,07$). Em conclusão, a suplementação materna e o uso de RPF na dieta de terminação da progênie afetou a expressão de genes lipogênicos em músculo, sem efeitos fenotípicos sobre a carne. Adicionalmente, o manejo nutricional materno não afetou o desempenho nem características de carcaça da progênie. Em contraste, a alimentação de novilhos com RPF afetaram o ganho de peso em confinamento e peso das carcaças, sem efeito sobre a eficiência alimentar.

Palavra-chave: Eficiência alimentar. Expressão gênica. Fibra muscular. Maciez. Programação fetal.

ABSTRACT

Maternal nutrition can improve the development of fetal muscle and adipose tissues, which has an influence on the performance, carcass and meat traits of the offspring. In addition, the use of rumen-protected fat in finishing diets for the offspring from dams with adequate nutrition during pregnancy can be a donor source of fatty acids to increase the deposition of intramuscular fat in meat. Therefore, this study aimed to evaluate the effects of protein supplementation of Nellore cows grazing during the second and third trimester of gestation on the performance, carcass characteristics, meat quality and the expression of myogenic and lipogenic genes of offspring finished in feedlot on diets with or without inclusion of rumen-protected fat. Forty-eight immunocastrated Nellore steers with 341 ± 7.54 kg of initial body weight were distributed in a completely randomized design using a 2×2 factorial arrangement with the following treatments: two nutritional management conditions of the dams and two finishing diets of the progeny. After 124 ± 21 days of gestation until calving, half of the grazed cows received 1 kg/cow/day of protein supplement (SUPP; 36.9% of CP) and the other half only mineral salt (CTL). Steers born from dams of both groups were housed in individual pens (2 x 5 m) for 175 days, including 40 days of adaptation to the pens and diets. Half of each offspring was fed without (NFAT) or rumen-protected fat (RPF; 6% calcium salts), and both diets had 12.7% sugarcane bagasse and 87.3% concentrate. Initial and final body weight of steers and weight of feed and orts were recorded for measures of feedlot performance. Steers were slaughtered in a commercial slaughterhouse to assess the carcass traits and sampling of the *longissimus thoracis* muscle for gene expression analyzes. In addition, meat samples from *longissimus lumborum* were collected for qualitative analysis. In general, maternal supplementation did not affect feedlot performance, carcass characteristics and meat quality traits ($P > 0.05$). Maternal supplementation increased the expression of *MyHC I* and *CPT2* ($P < 0.05$) and tended to up-regulate the *FASN* and *ACACA* genes ($P < 0.10$) in the offspring. Feeding with RPF decreased the dry matter intake, final body weight, average daily gain and carcass weight ($P < 0.05$), with no effect on feed efficiency ($P = 0.60$). Meanwhile, feeding with RPF increased the expression of *MyHC I*, *MyHC IIx*, *IGF1*, *COL3A1*, *FNI*, *ACACA* ($P < 0.05$) and tended to up-regulate *SREBF1* gene ($P = 0.07$). In conclusion, maternal supplementation and the use of the RPF in the finishing diet of offspring affected the expression of lipogenic genes in muscle, with no phenotypic effects on meat. Additionally, maternal nutritional management did not affect the performance or carcass characteristics of the offspring. In contrast, feeding RPF to steers affected feedlot weight gain and carcass weight, with no effect on feed efficiency.

Keywords: Feed efficiency. Fetal programming. Gene expression. Muscle fiber. Tenderness.

RESUMEN

La nutrición materna puede mejorar el desarrollo de los tejidos muscular y adiposo fetales, que influyen en el desempeño, características de la canal y de la carne de la progenie. Adicionalmente, el uso de grasas sobrepasantes en las dietas de terminación para la progenie de vacas con una nutrición adecuada durante la gestación puede ser una fuente donante de ácidos grasos para aumentar la deposición de grasa intramuscular en la carne. Por lo tanto, el objetivo fue evaluar los efectos de la suplementación proteica de vacas Nelore en pastoreo durante el segundo y tercer trimestre de gestación sobre el desempeño, características de canal, calidad de la carne y la expresión de genes miogénicos y lipogénicos de la progenie terminada en confinamiento con dietas con o sin inclusión de grasas sobrepasantes. Cuarenta y ocho novillos Nelore inmunocastrados con $341 \pm 7,54$ kg de peso corporal inicial fueron distribuidos en un diseño completamente al azar en un esquema factorial 2×2 con los siguientes tratamientos: dos condiciones de manejo nutricional para vacas gestantes y dos dietas de terminación de la progenie. Después de 124 ± 21 días de gestación hasta el parto, la mitad de las vacas en pastoreo recibieron 1 kg/vaca/día de suplemento proteico (SUPP; 36,9% de PC) y la otra mitad solo sal mineral (CTL). Novillos nacidos de madres de ambos grupos se colocaron en corrales individuales (2 x 5 m) por 175 días, incluyendo 40 días de adaptación a los corrales y a las dietas. Mitad de cada progenie se alimentó sin (NFAT) o con grasa sobrepasante (RPF; 6% de sales de calcio), y ambas dietas tenían 12,7% de bagazo de caña y 87,3% de concentrado. Peso corporal inicial y final de los novillos, y peso de los alimentos y las sobras fueron registrados para medir el desempeño en confinamiento. Los novillos fueron sacrificados en un frigorífico comercial para evaluación de las características de la canal y muestreo de músculo *longissimus thoracis* para análisis de expresión génica. Además, fueron recolectadas muestras de carne de *longissimus lumborum* para análisis cualitativas. En general, la suplementación materna no afectó el desempeño en confinamiento, características de la canal y calidad de la carne ($P > 0,05$). La suplementación materna aumentó la expresión de *MyHC I* y *CPT2* ($P < 0,05$) y tendió a regular positivamente los genes *FASN* y *ACACA* ($P < 0,10$) de la progenie. La alimentación con RPF disminuyó el consumo de materia seca, peso corporal final, promedio de ganancia de peso diario y peso de la canal ($P < 0,05$), sin efecto sobre la eficiencia alimenticia ($P = 0,60$). Mientras tanto, la inclusión de RPF aumentó la expresión de *MyHC I*, *MyHC IIx*, *IGFR1*, *COL3A1*, *FNI*, *ACACA* ($P < 0,05$) y tendió a regular positivamente el gen *SREBF1* ($P = 0,07$). En conclusión, la suplementación materna y el uso de RPF en la dieta de terminación de la progenie afectaron la expresión de genes lipogénicos en músculo, sin efectos fenotípicos sobre la carne. Adicionalmente, el manejo nutricional materno no afectó el desempeño ni las características de la canal de la progenie. En contraste, la alimentación de los novillos con RPF afectó la ganancia de peso en confinamiento y peso de las canales, sin efecto sobre la eficiencia alimenticia.

Palabras clave: Eficiencia alimenticia. Expresión génica. Fibra muscular. Programación fetal. Terneza.

Efeito da gordura protegida no rúmen sobre o desempenho, características de carcaça e qualidade da carne da progênie de vacas Nelore alimentadas com diferentes planos de nutrição durante a gestação

Elaborado por **Germán Darío Ramírez Zamudio** e orientado por **Marcio Machado Ladeira**



O **Brasil** é um dos maiores produtores no mundo de **carne bovina** em **sistemas extensivos**. No entanto, a produtividade se limita à **oferta sazonal de forragem**. Assim, para contornar esta situação, utilizam a **estação de monta** como estratégia para melhorar os **parâmetros reprodutivos** e **produtivos**. Porém, a época de baixa oferta e qualidade de forragem coincide com o **terço médio** e **final de gestação** da vaca. Durante esse estágio, o **desenvolvimento** dos **tecidos muscular** e **adiposo** do **feto** é afetado pela **restrição nutricional materna**. Assim, a **suplementação** com **proteína** pode ser uma ferramenta para melhorar a **digestão das forrageiras** de má qualidade, aumentando o **fluxo de nutrientes** para a vaca e o feto. Neste caso, um bezerro bem nutrido durante o estágio fetal pode-se desempenhar melhor e produzir **carne** de melhor **qualidade**.

Bezerros com maior desenvolvimento no estágio fetal precisam de bastante **energia** na **terminação** para expressar seu **potencial de crescimento**. Assim, o fornecimento de dietas altas em **concentrado** durante o **confinamento** são utilizadas para aumentar o desempenho e melhorar as carcaças e a carne. Porém, essas dietas possuem bastantes **carboidratos fermentáveis** que podem causar **acidose ruminal** e afetar o consumo de alimento e consequentemente o desempenho dos animais. Desta forma, a adição de **gordura protegida** na dieta, pode ser uma estratégia para melhorar o desempenho e qualidade das carcaças, com um menor impacto sobre a **saúde ruminal**. Adicionalmente, as fontes de lipídeos podem ser **doadoras de ácidos graxos** necessários para a **marmorio** da carne.

Fase de cria



Suplementação proteica na gestação



Terminação com gordura protegida

Nesta pesquisa, foi avaliado o efeito da **suplementação materna** e a adição de **gordura protegida** em dietas de **terminação** sobre o **desempenho** e **qualidade da carne** da **progênie**. Os resultados da **suplementação materna** não evidenciaram diferenças sobre o **desempenho da progênie**. Por outro lado, tanto a suplementação materna como o uso de gordura protegida na dieta de terminação da progênie apresentaram efeitos positivos sobre a expressão de **genes** que são potenciais **biomarcadores** na qualidade da carne.

Fase de recria



Fase de terminação



Industria frigorifica



Acabamento e musculosidade de carcaça

Mercado da carne



Qualidade da carne:
Cor
Maciez
Sabor

Effect of rumen-protected fat on performance, carcass characteristics and beef quality of the progeny from Nellore cows fed by different planes of nutrition during gestation

Prepared by **Germán Darío Ramírez Zamudio** and guided by **Marcio Machado Ladeira**



LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Principais etapas da miogênese e adipogênese bovina.....	20
Figura 2. Fatores de transcrição que regulam a miogênese e a fibro-adipogênese.....	21
Figura 3. Metabolismo do tecido adiposo.....	27
Figure 1. Effect of the feedlot diet on gene expression in the longissimus thoracis muscle of steers fed with or without rumen-protected fat.....	85
Figure 2. Effect of maternal nutrition on gene expression in longissimus thoracis muscle from offspring of nonsupplemented or supplemented dams.....	86

LISTA DE TABELAS

Table 1. Ingredients and chemical composition of maternal supplement and offspring feedlot diets with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT).....	77
Table 2. Primer sets used to quantify the mRNA expression of genes in <i>longissimus thoracis</i> muscle tissue using quantitative real-time PCR.....	79
Table 3. Performance measurements and carcass characteristics of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams.....	81
Table 4. Chemical composition of meat of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams.....	82
Table 5. Meat quality traits of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams.....	83
Table 6. Meat quality traits of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams on different days of aging.....	84

SUMÁRIO

PRIMEIRO CAPÍTULO	17
1. INTRODUÇÃO GERAL	17
2. REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1. Desenvolvimento do tecido muscular esquelético	18
2.2. Desenvolvimento do tecido fibro-adipogênico e metabolismo lipídico.....	24
2.3. Programação fetal.....	28
2.3.1. Efeito da nutrição materna sobre o desempenho na terminação e características de carcaça da progênie.....	29
2.3.2. Efeito da nutrição materna sobre as características qualitativas da carne da progênie.....	30
2.4. Considerações gerais dos lipídeos e inclusão em dietas para bovinos.....	31
2.5. Efeito da gordura protegida em dietas de terminação em confinamento sobre o desempenho e características de carcaça	33
2.6. Efeito do uso de gordura protegida sobre a qualidade da carne.....	34
3. REFERÊNCIAS	35
SEGUNDO CAPÍTULO – ARTIGO	52
Effect of rumen-protected fat on performance, carcass characteristics and beef quality of the progeny from Nellore cows fed by different planes of nutrition during gestation..	
.....	52
Highlights.....	53
Abstract.....	53
Introduction.....	54
Materials and methods	55
Results.....	60
Discussion	61
Conclusions.....	67
References.....	68

PRIMEIRO CAPÍTULO

1. INTRODUÇÃO GERAL

As gramíneas forrageiras constituem a base nutricional para a produção de carne bovina no Brasil (CANESIN et al., 2009), principalmente para o rebanho de cria que é mantido em sistemas totalmente a pasto (FERRAZ; DE FELÍCIO, 2010). No entanto, considerando a sazonalidade na produção de forragem que ocorre no Brasil Central, alinhada com o sistema de produção de bovinos de corte, que concentra os partos das vacas na transição da estação seca para a chuvosa (LEMOS et al., 2012), os dois últimos terços da gestação coincidem com a menor disponibilidade e qualidade nutricional das forrageiras (DA SILVA et al., 2017). Ou seja, caso as matrizes não recebam suplementação durante esse período, ficariam sujeitas a uma restrição nutricional.

Dependendo do período de gestação em que ocorre a restrição nutricional das matrizes, compromete o desenvolvimento de órgãos como as vísceras (DA CRUZ et al., 2019), músculo esquelético (ZHU et al., 2004), tecido adiposo (BISPHAM et al., 2003; SYMONDS et al., 2003) e características de crescimento (MARTIN et al., 2007) que afetam o desempenho e qualidade da carne dos animais durante a vida pós-natal (WU et al., 2006; DU et al., 2010). Em vista disso, uma maneira de contornar essa situação é através da suplementação proteica, que tem potencial para melhorar o consumo e digestibilidade das forragens de baixa qualidade, levando ao aumento no fluxo de nutrientes para a vaca em gestação e o feto (MARQUEZ et al., 2017).

A nutrição materna adequada durante a gestação pode melhorar o desenvolvimento dos tecidos fetais por meio da regulação de genes miogênicos e adipogênicos (DU et al., 2015), e alterar o metabolismo energético do músculo esquelético da progênie (ARAGÃO et al., 2014). Portanto, o fornecimento de dietas com maior densidade energética durante a fase de terminação em confinamento pode ser uma estratégia para explorar o potencial do animal programado durante a fase fetal. Além disso, o fornecimento de dietas com alta proporção de ácidos graxos, principalmente AGPIs, pode afetar a regulação de genes miogênicos (WATERS et al., 2009) e adipogênicos (BIONAZ; THERING; LOOR, 2012), que podem ser benéficos para a qualidade da carne.

Em confinamentos brasileiros tornou-se popular o uso de dietas de terminação com alta proporção de amido oriundo do milho com o intuito de aumentar a densidade energética (PINTO; MILLEN, 2018). Porém, elevados teores de carboidratos de rápida fermentação

presentes nos concentrados tornam os animais mais susceptíveis a distúrbios digestivos, principalmente acidose ruminal (OWENS et al., 1998; LADEIRA et al., 2014). Assim, a queda de pH ruminal impacta negativamente sobre a síntese de gordura no músculo, devido a mudanças na rota da biohidrogenação que interfere na expressão de genes lipogênicos no músculo esquelético (TEIXEIRA et al., 2017). Por outro lado, o fornecimento de elevadas quantidades de lipídios insaturados próprios de fontes de óleos vegetais ou grãos de oleaginosas na dieta como alternativa para substituir uma parte dos carboidratos não estruturais, pode alterar a fermentação ruminal e degradabilidade da fibra dietética pela supressão da atividade dos microrganismos celulolíticos (JENKINS et al., 2008). Neste sentido, uma forma de fornecer fontes lipídicas sem prejudicar o ambiente ruminal é através da utilização de sabões de cálcio ou gorduras inertes, já que, estas moléculas ao ser pouco hidrossolúveis passam intatas ao abomaso e duodeno aonde são dissociados e posteriormente digeridos (WARNER et al., 2015). A inclusão de gordura protegida na dieta pode apresentar efeitos positivos sobre a síntese microbiana (WADHWA et al., 2012), redução na produção de metano entérico (FIORENTINI et al., 2014), o que pode levar a um melhor desempenho em confinamento, características de carcaça e qualidade da carne (FIORENTINI et al., 2012; ROSA et al., 2013; BARDUCCI et al., 2015).

Diante disso, torna-se relevante compreender como a suplementação proteica durante o terço médio e final de gestação aliado à alimentação da progênie durante a fase de terminação com fontes de lipídios protegidos, pode influenciar o desenvolvimento dos tecidos muscular e adiposo, visando melhorar o desempenho e qualidade das carcaças e da carne. Assim, objetivou-se avaliar os efeitos sobre o desempenho, características de carcaça, qualidade da carne e a expressão de genes miogênicos e lipogênicos no músculo da progênie macho produzida por vacas da raça Nelore que receberam suplementação proteica ou não durante o terço meio e final de gestação e terminados em confinamento com dietas contendo ou não gordura protegida no rúmen.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Desenvolvimento do tecido muscular esquelético

Em mamíferos, aproximadamente 55% do corpo constitui o músculo esquelético, e 75-90% do volume muscular é composto por fibras musculares (BONNET et al., 2010; PICARD; GAGAOUA, 2020). O desenvolvimento do músculo, assim como, dos tecidos adiposo e conjuntivo inicia sua formação com um número relativamente pequeno de células

morfologicamente semelhantes, que derivam do mesoderma; uma das três camadas de células germinativas do embrião (SOLNICA-KREZEL; SEPICH, 2012).

As fibras musculares são um grupo celular heterogêneo influenciado pelas diferenças morfológicas e fisiológicas que se originam durante a vida fetal em espécies relativamente maduras ao nascimento como os bovinos, e que progride durante a vida pós-natal (PICARD et al., 2002). De forma geral, durante o estágio fetal o crescimento do tecido muscular ocorre principalmente por meio de hiperplasia até aproximadamente 180 dias pós-concepção na espécie bovina (PICARD et al., 2002). Posterior a esta data e durante a vida pós-natal, o crescimento das miofibras ocorre por hipertrofia a traves da fundição de células satélites às miofibras existentes (BRANDSTETTER; PICARD; GEAY, 1998; GREENWOOD et al., 1999; BIRESSI; MOLINARO; COSSU, 2007). No início do desenvolvimento embrionário em qualquer espécie de vertebrados, as células mesodérmicas paraxiais são diferenciadas em células progenitoras do músculo esquelético. Posteriormente, algumas células progenitoras miogênicas derivadas do dermomiótomo darão origem a mioblastos mononucleares, os quais formaram o músculo inicial chamado miótomo primário (Figura 1; BONNET et al., 2010). A partir desse tecido rudimentar, outros tipos celulares incluindo os mioblastos embrionários e fetais, e células satélites, se desenvolvem em ondas sucessivas distintas e sobrepostas em estágios subsequentes da gênese muscular (BONNET et al., 2010).

Durante a miogênese primaria, os mioblastos embrionários se fundem para formar as miofibras primarias, enquanto, à diferenciação de células fetais e satélites permanecerão inibidas pela ação de fatores de crescimento (*TGF- β* , *fator de crescimento transformador β* e *BMP*, *proteína morfogenética óssea*) (CUSELLA-DE ANGELIS et al., 1994). Uma vez formadas as miofibras primarias, uma onda de proliferação de mioblastos fetais é controlada por meio da secreção de fatores mitógenos (*FGF*, *fator de crescimento de fibroblastos*) que darão origem às miofibras secundárias. Na fase fetal, a diferenciação dos mioblastos fetais em miofibras secundárias pode ser devido a uma redução dos níveis de *TGF- β* e *BMP* (BIRESSI; MOLINARO; COSSU, 2007).

Enquanto as células satélites que estão adjacentes às miofibras, são detectadas a partir do segundo mês pós-concepção em fetos bovinos, e permanecem indiferenciadas pela atividade do *fator de crescimento derivado de plaquetas (PDGF)* (RUSSELL; OTERUELO, 1981; BIRESSI; MOLINARO; COSSU, 2007). Todos os eventos desde o comprometimento até a diferenciação das fibras musculares são controlados e coordenados por um conjunto de fatores de transcrição, incluindo *Wnt*, *Pax3*, *Pax7* e fatores reguladores miogênicos (MRFs) (DU; ZHU, 2009). Inicialmente, a formação do mesoderma e diferenciação das células-tronco

mesenquimais é controlada pela sinalização de *Wnt*, que age ligando-se aos receptores *Frizzled* (*Fzd*) nas células alvo (POLESSKAYA; SEALE; RUDNICKI, 2003). Essa sinalização de *Wnt* fosforila e inativa a enzima glicogênio sintase quinase-3 β (GSK-3 β), que resulta na estabilização e entrada de β -*catenina* no núcleo, aonde atua em um complexo com membros da família do fator de célula *T/fator intensificador linfoide* (*TCF/LEF*) para ativar genes alvo como *Myf5* e *MyoD* através da via *Pax3* e *Pax7* (KASSAR-DUCHOSSOY et al., 2005).

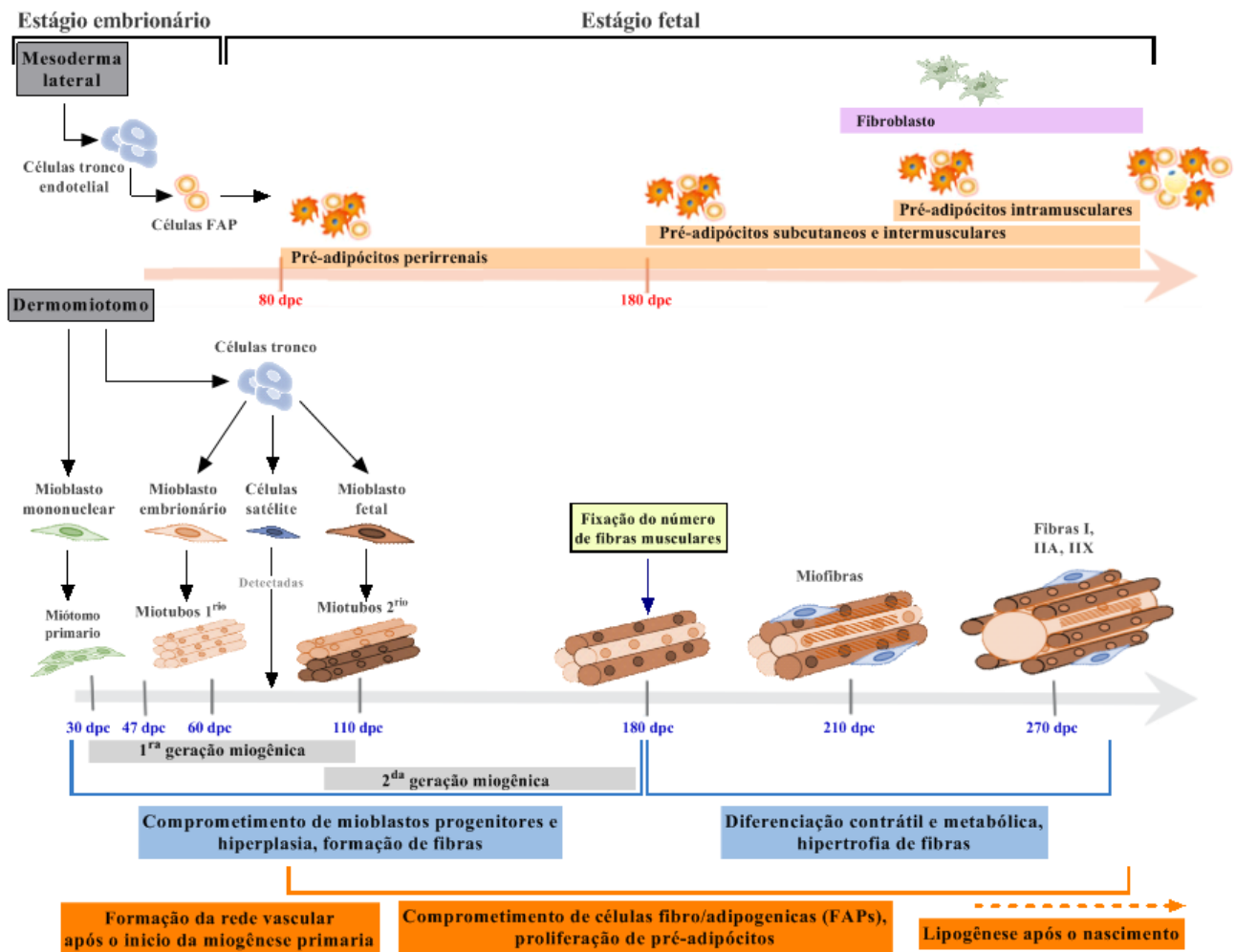


Figura 1. Principais etapas da miogênese e adipogênese bovina. Adaptado de Russell e Oteruelo (1981); Picard et al., (2002); Bonnet et al., (2010); Du et al., (2015); Wang et al., (2016).

Após a especificação, as células progenitoras miogênicas que ainda não são células musculares, mas, já estão comprometidas para essa linhagem, são reguladas pelos fatores de transcrição miogênicos, incluindo *MyoD*, *Myf5*, *Miogenina* e *MRF4* (Figura 2; DU; ZHU, 2009; BONNET et al., 2010). Inicialmente, as expressões de *Myf5* e *MyoD* que estão sob controle de *Wnt* (BRYSON-RICHARDSON; CURRIE, 2008), e junto com a expressão de

MRF4, atuam como reguladores da determinação miogênica (KASSAR-DUCHOSSOY et al., 2004). Adicionalmente, *Myf5* ou *MyoD* são responsáveis da ativação subsequente de *Miogenina* e *MRF4* (BONNET et al., 2010), sendo estes dois últimos fatores de transcrição, cruciais para a diferenciação, e a manutenção do estado de diferenciação terminal e maturação, respectivamente (KASSAR-DUCHOSSOY et al., 2004).

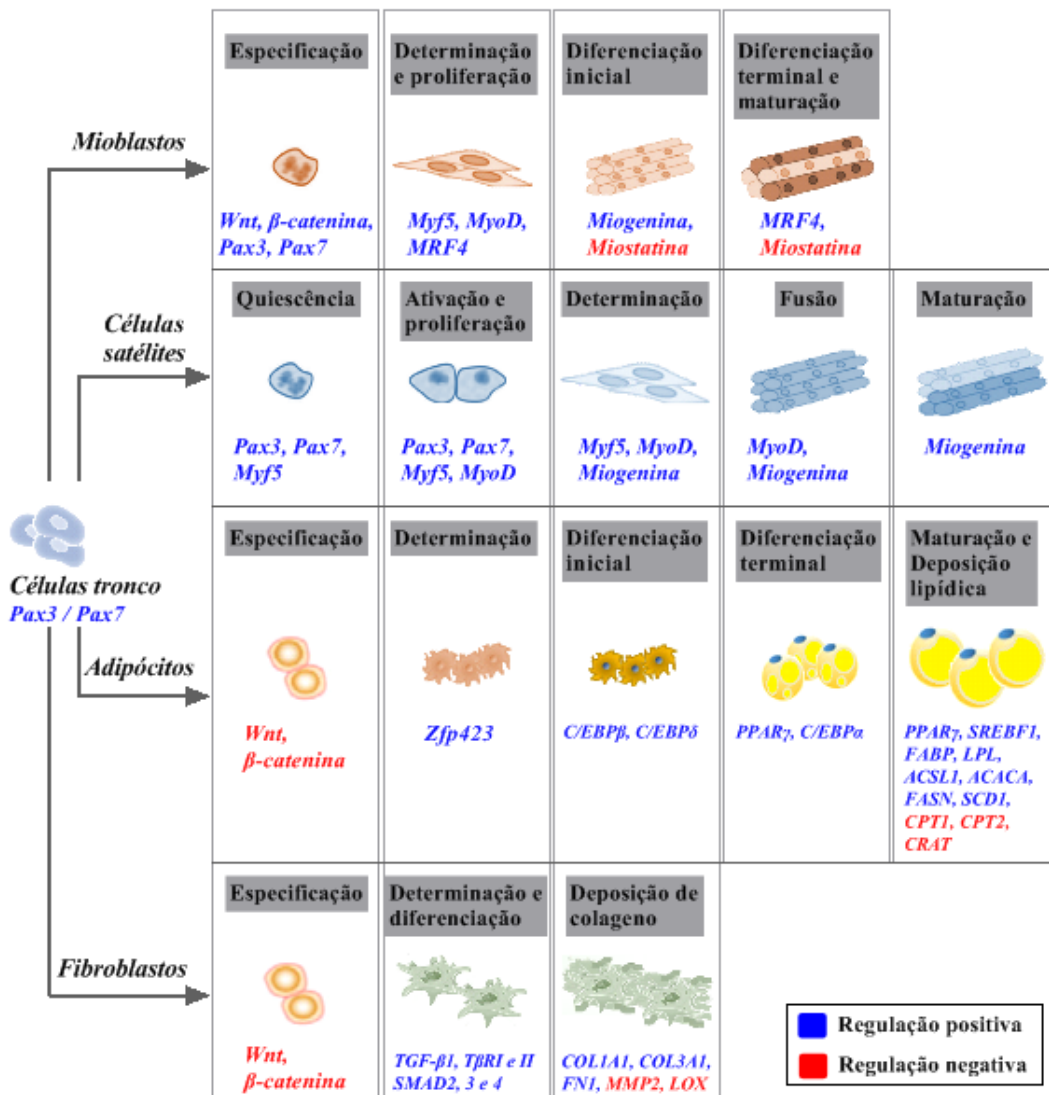


Figura 2. Fatores de transcrição que regulam a miogênese e a fibro-adipogênese. Adaptado de Du et al., (2009); Rhoads et al., (2009); Bonnet et al., (2010); Ladeira et al., (2016).

A *Miostatina* é um membro da superfamília do *TGF-β*, que regula negativamente o número de fibras musculares através do controle da proliferação e diferenciação de mioblastos durante a fase inicial da miogênese, e também, atua na regulação da ativação de células satélites durante a vida pós-natal (KAMBADUR et al., 2004). Este fator de regulação em músculo esquelético de bovinos é detectado em níveis muito baixos em embriões do dia 15

até o dia 29 pós-concepção, e sua expressão aumenta a partir do dia 31 pós-concepção. O aumento na expressão de *Miostatina* está diretamente relacionado ao estágio gestacional em que os mioblastos primários começam a fundir-se e diferenciar-se em miofibras, e os mioblastos secundários começam a proliferação e a fundição (OLDHAM et al., 2001). Adicionalmente, o tipo de fibra muscular influencia a expressão de *Miostatina*, por exemplo, em camundongos adultos foi observada uma maior expressão desse gene em fibras de contração rápida (CARLSON; BOOTH; GORDON, 1999).

Após a formação das fibras musculares, estas são especializadas de acordo com as propriedades contráteis e metabólicas que dependem da proporção das isoformas de miosina de cadeia pesada (MyHC) e ao desenvolvimento das vias enzimáticas do metabolismo energético, respectivamente (BONNET et al., 2010; PICARD; GAGAOUA, 2020). Assim, são classificadas como fibras oxidativas de contração lenta (tipo I), fibras glicolíticas de contração rápida (tipo IIx e IIb) e fibras IIa que exibem características mistas, ou seja, contração rápida e metabolismo oxidativo (PICARD; GAGAOUA, 2020). Estas características sobre as fibras são adquiridas em um processo de três estágios: embrionário, fetal e pós-natal (PICARD et al., 2002). Durante o estágio embrionário, a partir dos 30 dias pós-concepção as miofibras primárias se especializam em tipo de contração lenta na maioria dos músculos, exceto em músculos que são exclusivamente de contração rápida, os quais são especializados diretamente em fibras de contração rápida (PICARD et al., 1994). Posteriormente, durante o estágio fetal até aproximadamente 180 dias pós-concepção, uma segunda onda de miofibras amadurecem em fibras de contração rápida tipo IIx (Figura 1; BONNET et al., 2010). Porém, à maturação contrátil total das fibras secundárias em bovinos se intensifica ao nascimento, e estas são convertidas em fibras de contração lenta ou rápida dependendo do ponto anatômico do músculo (PICARD et al., 2002; PICARD; CASSAR-MALEK, 2009). Enquanto ao metabolismo das fibras musculares, em bovinos a partir dos 210 dias pós-concepção se intensifica a produção das enzimas succinato desidrogenase (SDH) e lactato desidrogenase (LDH) em fibras oxidativas e glicolíticas, respectivamente (Figura 1; GAGNIÈRE et al., 1999; PICARD et al., 2006).

Após finalizar o crescimento muscular por hiperplasia, a hipertrofia é o processo predominante no crescimento das fibras musculares a partir do último trimestre da vida fetal e durante a vida pós-natal em bovinos (PICARD et al., 2002; BONNET et al., 2010). Nesse processo, as células satélites através da fundição com as fibras musculares existentes, contribuem com núcleos para aumento da síntese proteica (BIRESSI; MOLINARO; COSSU, 2007; RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009). Durante a vida adulta, estas células se

encontram na maior parte do tempo inativas, ou seja, em estado de “quiescência”, que consiste em um estado da célula em fase G0 do ciclo celular. Nessa fase, as células satélites permanecem indiferenciadas, com a expressão dos genes e síntese proteica limitada. Eventos como lesões, estresse mecânico (ALLEN; MERKEL; YOUNG, 1979; DARR; SCHULTZ, 1989) ou deposição de massa muscular (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009), as células satélites tornam-se ativas e migram da lamina basal da fibra muscular para o exterior, aonde entram na fase G1 e progridem com a proliferação, diferenciação e comprometimento de uma parte dessa população celular em linhagem miogênica (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009).

Posterior à diferenciação, estas células contribuem para a manutenção da massa muscular através da fundição com fibras musculares preexistentes que resulta com a doação de núcleos para o crescimento ou substituição de núcleos danificados em processos de reparação, ou através da fundição entre células satélites formando novas fibras multinucleadas que vão substituir fibras lesionadas. Porém, é importante mencionar que a formação de novas fibras durante a vida adulta é um mecanismo para manter o número de miofibras do músculo que foi estabelecido durante a vida fetal (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009). Da mesma forma que na miogênese embrionária e fetal, a regulação das células satélites em músculo esquelético adulto é controlada por fatores de transcrição incluindo *Pax3*, *Pax7* e MRFs (KASSAR-DUCHOSSOY et al., 2004; RELAIX et al., 2005). Durante a fase quiescente, as células satélites expressam os fatores de transcrição *Pax3*, *Pax7* e provavelmente *Myf5*, tornando-se importante a regulação positiva de *Pax7* que está envolvida na regulação de fatores anti-apoptóticos e de sobrevivência celular (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009). Portanto, a expressão de *Pax7* sugere um papel importante na indução da proliferação e retardo na diferenciação de mioblastos (RELAIX et al., 2006).

Além de *Pax7*, o *Pax3* é um fator de transcrição parálogo essencial para o desenvolvimento do tecido muscular embrionário, porém, com função pouco conhecida em músculo adulto. Finalmente, o papel do *Myf5* na regulação das células satélites ainda é pouco conhecido, mas, alguns trabalhos indicam que a expressão desse gene está envolvido na taxa de proliferação e homeostase, e em alguns casos de células satélites que expressam *Myf5* permanecem inativas (DAY et al., 2007; KUANG et al., 2007).

Após a ativação das células satélites pela expressão de *Pax3*, *Pax7* e *Myf5*, o fator de transcrição *MyoD* começa a ser expresso, e este é necessário para a diferenciação destas células (Figura 2; TAPSCOTT, 2005). No entanto, antes da diferenciação, as células satélites estão em estado de proliferação, a qual parece estar controlada pelos mesmos fatores de

transcrição que regulam a ativação destas mesmas. Nesse estágio, a maioria das células satélites em proliferação inicia o comprometimento com a diferenciação regulada pela expressão da *Miogenina* (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009). Além disso, em fase de diferenciação, cessa a expressão de *Pax3* e *Pax7*, e este último é regulado negativamente pela ação da *Miogenina* (OLGUIN et al., 2007). Embora, a maioria das células satélites que estão em fase de proliferação suprimam a expressão de *Pax7* e em contrapartida regulem positivamente a expressão de *MyoD* antes de diferenciar-se, uma pequena população destas células ainda mantém uma regulação positiva de *Pax7* e a supressão de *MyoD* para retornar em estado de quiescência (ZAMMIT et al., 2006). Este mecanismo é importante, já que permite que uma população de células satélites permaneça em estoque para posteriores processos de regeneração ou de hipertrofia do músculo esquelético (MOSS; LEBLOND, 1971; RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009). Para finalizar, a fundição de células satélites com fibras preexistentes ou entre células satélites para formação de novos miotubos em caso de lesões musculares, leva a inibição da expressão de todo o maquinário miogênico com exceção da *Miogenina*. Nesta fase, as células satélites não podem retornar ao ciclo celular, conferindo uma total diferenciação (RHOADS; RATHBONE; FLANN, 2009).

2.2. Desenvolvimento do tecido fibro-adipogênico e metabolismo lipídico

O tecido adiposo constitui 5 a 35% da massa corporal em bovinos e é encontrado de forma difusa no corpo todo (BONNET et al., 2010). Os adipócitos da mesma forma que as células do músculo esquelético, são derivadas das células tronco pluripotentes, porém, localizadas no mesoderma lateral (DU et al., 2015). Adicionalmente, os adipócitos e os fibroblastos compartilham um mesmo pool de células tronco chamadas fibro-adipogênicas (FAPs), que por processos competitivos controlados geneticamente darão origem às duas linhagens celulares (DU et al., 2015). Em termos gerais, a formação de fibroblastos durante a fase fetal é muito ativa ao final da gestação, formando o perimísio e epimísio primordial do músculo esquelético (Figura 1; DU et al., 2010). Estas células são recrutadas do pool de células FAPs pela regulação positiva de citocinas e fatores de crescimento, principalmente *TGF- β 1* (Figura 2; LIU; PRAVIA, 2010). Adicionalmente, todas as isoformas de *TGF- β* atuam sobre a sinalização dos fatores citoplásmicos *SMAD* que desencadeiam a expressão de outros genes fibrogênicos como, o procolágeno e lisil oxidases que são enzimas catalizadoras da reticulação do colágeno (Figura 2; HUANG et al., 2012). Em músculo, o colágeno é a principal proteína da matriz extracelular que está constituída em maior abundância pelos tipos

I e III (LIGHT et al., 1985), e em conjunto com a lisil oxidase e metaloroteínases da matriz (MMP), regulam a taxa de renovação deste tecido (HUANG et al., 2012).

Em relação à gênese do tecido adiposo, este se divide em dois estágios claramente separados que são: a determinação e a diferenciação (DU et al., 2013). Na primeira fase, uma porção de células FAPs são determinadas a formar pré-adipócitos com alta capacidade proliferativa, a qual é controlada pela expressão da *proteína dedo de zinco 423 (Zfp423)*. Este fator de transcrição atua na indução da expressão de *PPARG*, que compromete as células FAPs para pré-adipócitos, e também, converte os pré-adipócitos em adipócitos maduros (GUPTA et al., 2012). Adicionalmente, foi demonstrado que células progenitoras com alto potencial adipogênico apresentam expressão reduzida de *TGF- β* , devido que, este fator de transcrição se expressa mais tardiamente em comparação a *Zfp423* (HUANG et al., 2012). Portanto, isso permite manipular o desenvolvimento a favor do tecido adiposo intramuscular e reduzir a formação do tecido conectivo, visando melhorar aspectos qualitativos da carne como o marmoreio e a maciez (DU et al., 2013).

Uma vez formados os pré-adipócitos, o amadurecimento dos adipócitos que compreende a diferenciação, se caracteriza pela detenção permanente do ciclo celular, início do enchimento lipídico e mudanças morfológicas para uma forma esférica das células (BOONE et al., 2000; LEFTEROVA; LAZAR, 2009). Essa fase do adipócito é controlada pela expressão dos fatores de transcrição *PPARG* e a família de *proteínas de ligação de CCAAT/potenciador (C/EBPs)* (AVRAM; AVRAM; JAMES, 2007). Nesse estágio, uma expressão transitória de *C/EBP β* e *C/EBP δ* induz a expressão de *PPARG* e *C/EBP α* , que de maneira sinérgica vão a ativar genes específicos para a interrupção do ciclo celular e induzir à maturação dos adipócitos (FAJAS; DEBRIL; AUWERX, 2001; ROSEN; MACDOUGALD, 2006). Por outro lado, a expressão da proteína-1c de ligação do elemento regulador de esterol / fator de determinação e diferenciação de adipócitos-1 (SREBP-1c / ADD1) que está envolvida no metabolismo do colesterol e em expressão gênica específica dos adipócitos, é induzida precocemente durante a diferenciação (KIM; SPIEGELMAN, 1996; SEO et al., 2004). Conforme os pré-adipócitos se diferenciam em adipócitos maduros, a expressão do *fator 1 de pré-adipócitos (pref1)* é reduzida drasticamente (WANG; et al., 2006), e posteriormente, algumas proteínas que controlam a lipogênese, incluindo FABP4, adiponectina, leptina, entre outras, também são expressas de forma aumentada na diferenciação tardia da adipogênese (GREGOIRE; SMAS; SUL, 1998).

Após a maturação do adipócito, o enchimento da gota lipídica com triglicerídeos é conhecido como lipogênese. Esse processo fisiológico se intensifica após a puberdade e

maturidade do animal conforme diminui o crescimento muscular (OWENS et al., 1995). A taxa de deposição de triglicerídeos e consequente hipertrofia da célula depende das taxas relativas de síntese, degradação e oxidação de ácidos graxos (BONNET et al., 2010). A síntese *de novo* de ácidos graxos inicia-se com a presença de acetil-coA no citosol (oriundo do acetato e/ou glicose). A enzima acetil-CoA carboxilase que é codificada pelo gene *ACACA*, carboxila o acetil-coA formando malonil-CoA. Imediatamente, o complexo multienzimático ácido graxo sintase que é codificado pelo gene *FASN*, adiciona moléculas de acetil-CoA à molécula de malonil-CoA em uma série de múltiplas reações, resultando na formação de uma cadeia longa de ácidos graxos como, por exemplo, o ácido palmítico (C16:0) (LADEIRA et al., 2016). De acordo com Ward et al. (2010), carne com alto teor de marmoreio possui maior ativação da acetil-CoA carboxilase e do complexo multienzimático ácido graxo sintase. Após a formação do ácido palmítico, sua estrutura molecular pode sofrer um processo de alongamento ou insaturação pela ação da enzima estearoil-CoA dessaturase que é codificada pelo gene *SCD1* (DUCKETT; PRATT; PAVAN, 2009; LADEIRA et al., 2014).

Adicionalmente, as *PPARs* e *SREBPs* são marcadores moleculares amplamente envolvidos no metabolismo lipídico (LADEIRA et al., 2016). Assim, no grupo das *PPARs*, existem três isoformas (*alfa*, *beta* e *gamma*) que diferem por sua ação fisiológica e tecido alvo para expressão (DESVERGNE; WAHLI, 1999). Por exemplo, *PPARA* é altamente expresso em coração, fígado, intestino delgado e tecido adiposo (BUNGER et al., 2007), e desempenha papel na indução da expressão de proteínas transportadoras de ácidos graxos de cadeia longa e enzimas envolvidas na β -oxidação (LADEIRA et al., 2016). Por outro lado, *PPARG* é altamente expresso em adipócitos comparado com músculo (KERSTEN, 2014), e sua principal função no metabolismo lipídico é a regulação de genes associados com o armazenamento de ácidos graxos, como por exemplo, *FABP*, *ACSL1* e *LPL* (BIONAZ; THERING; LOOR, 2012). Enquanto aos *SREBPs*, são um grupo conformado por três membros (1a, 1c e 2), dos quais, se destaca *SREBP1c* que é codificado pelo gene *SREBF1*. Este gene é considerado um fator chave na síntese *de novo* de ácidos graxos, já que, regula positivamente a expressão dos genes *ACACA*, *FASN* e *SCD1* (Figura 2; SHIMANO, 2001).

A captação de ácidos graxos que também é uma forma de depositar gordura no tecido adiposo. Até então, se acreditava que ocorria por um mecanismo de difusão simples, porém, foi demonstrado que proteínas de membrana e transportadores intracelulares participam da translocação de ácidos graxos para o interior do adipócito (GERBENS et al., 2004; GLATZ; LUIKEN; BONEN, 2010). O primeiro passo da captação de ácidos graxos pelos adipócitos começa com a hidrólise dos triglicerídeos da lipoproteína (ex. VLDL) pela ação da enzima

lipoproteína lipase que se localiza nas células endoteliais dos capilares (Figura 3; GERBENS et al., 2004).

Posteriormente, os ácidos graxos são transcolados para o interior do adipócito por um grupo de três transportadores, incluindo *FATP*, *CD36* ou a associação *FABP* com acil CoA sintase (LADEIRA et al., 2018). Outro grupo de receptores conhecido como receptores de ácidos graxos livres (FFARs) foram descobertos em membranas celulares de tecido adiposo bovino (SMITH et al., 2012), e dependendo do tipo de ácido graxo, existe uma afinidade por um receptor diferente (MIYAMOTO et al., 2016). No interior do adipócito, os ácidos graxos que estão ligados a *FABP* são transportados desde a membrana para o sítio de esterificação ou para β -oxidação (GERBENS et al., 2004). Para a lipólise, os grupos acil CoA são ligados a uma molécula de carnitina pela ação da enzima carnitina palmitoil transferase 1 (*CPT1*) para ser transportados do citosol à matriz mitocondrial onde a enzima *CPT2* dissocia o acil CoA da carnitina para ser utilizado na β -oxidação (Figura 3; HOUTEN et al., 2016).

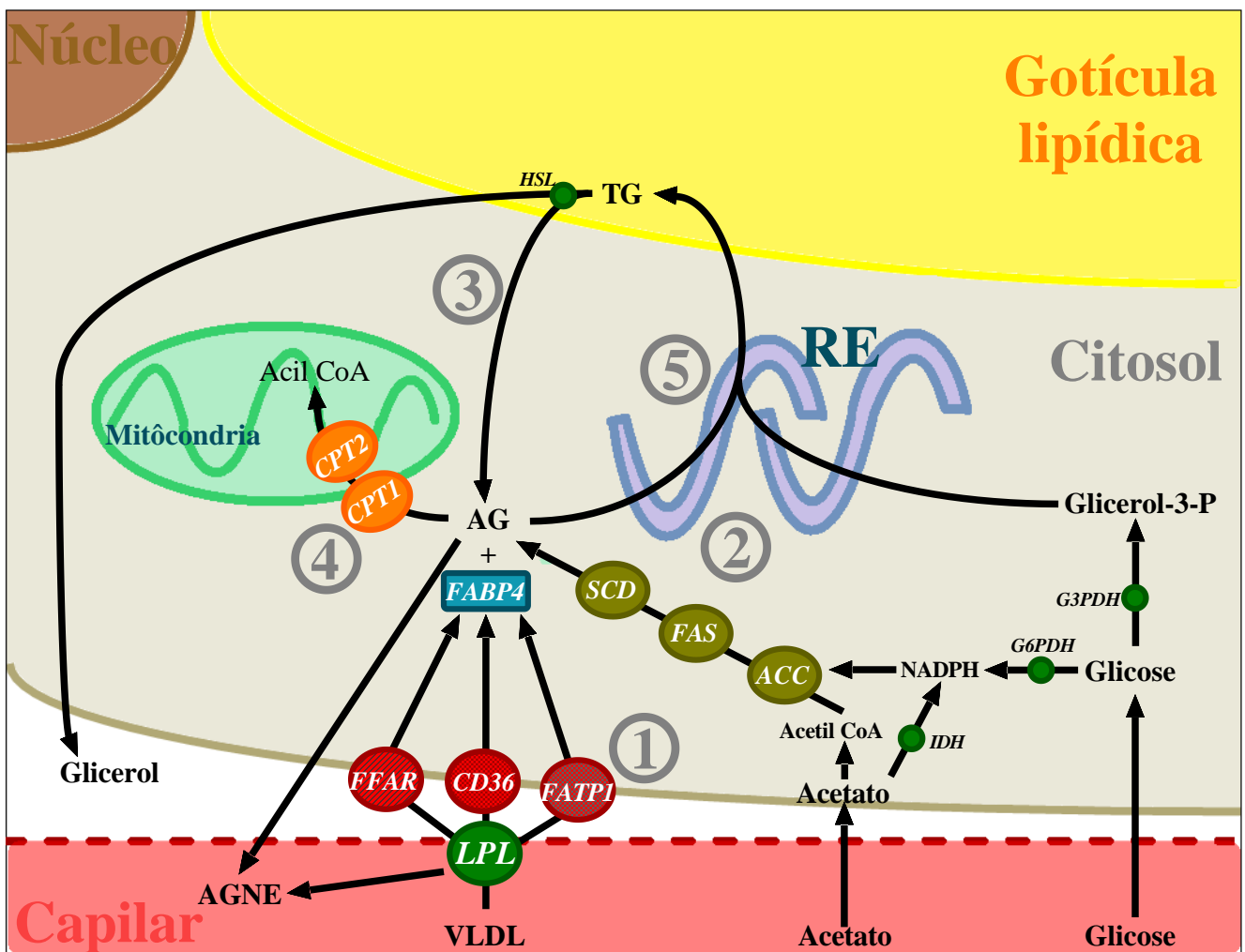


Figura 3. Metabolismo do tecido adiposo. Captação (1), síntese *de novo* (2), lipólise (3) e oxidação de AG (4), reesterificação (5). VLDL = Lipoproteína de muito baixa densidade;

AGNE = ácidos graxos não esterificados; LPL = lipoproteína lipase; FFAR = receptores de ácidos graxos livres; CD36 = ácido graxo translocase; FATP1 = proteína transportadora de ácidos graxos; FABP4 = proteína de ligação a ácidos graxos; ACC = acetil CoA carboxilase; FAS = ácido graxo sintase; SCD1 = estearoil-CoA dessaturase; CPT1 e 2 = carnitina palmitoil transferase 1 e 2; IDH = isocitrato desidrogenase; G6PDH = glicose-6-fosfato desidrogenase; G3PDH = glicerol-3-fosfato desidrogenase; HSL = hormônio sensível a lipase. Adaptado de Chilliard (1993) e Ladeira et al., (2018).

2.3. Programação fetal

A programação fetal, conhecida também como programação do desenvolvimento ou desenvolvimento fetal programado foi articulado como um conceito pela primeira vez pelo Dr. David Barker e colaboradores (BARKER, 1990; BARKER, 2004). A partir de estudos epidemiológicos em humanos foi mostrado que, um baixo peso ao nascimento e outros insultos no desenvolvimento do indivíduo se associavam fortemente com riscos de desenvolver uma gama de condições patológicas durante a vida adulta (BARKER, 1990; GODFREY; BARKER, 2001). Enquanto a animais de produção, os primeiros estudos foram realizados em ruminantes durante as décadas de 1950 e 1960 com o intuito de entender, como o “efeito materno” como era chamada a programação fetal nessa época, poderia afetar o crescimento e a produtividade dos rebanhos (SHORT, 1955; TAPLIN; EVERITT, 1964).

Atualmente, está consolidado que a subnutrição, bem como a sobrenutrição materna em diferentes estágios da gestação pode induzir modificações na conformação, metabolismo e fisiologia dos diferentes tecidos nas progênes (GREENWOOD; CAFE, 2007; DUARTE et al., 2013; DUARTE et al., 2014; GIONBELLI et al., 2018). Grande parte dessas modificações em tecidos e no metabolismo do indivíduo são controladas por alterações epigenéticas causadas pela nutrição pré e pós-natal (WU et al., 2006). A epigenética faz referência às mudanças hereditárias na expressão dos genes sem causar alterações no código genético. Em caso das células somáticas, essas alterações são herdadas através da mitose; e de forma transgeracional para a linhagem germinativa durante a reprodução (REYNOLDS et al., 2019). Adicionalmente, as alterações na expressão gênica como resultado das mudanças epigenéticas respondem de maneira mais rápida com adaptações a uma pressão de seleção ambiental comparado com a evolução através da mutação genética; e essas alterações podem persistir ao longo de várias gerações (RAVELLI et al., 1998; REYNOLDS et al., 2019). Em vista disso, o enfoque sobre o manejo das vacas e das progênes visa minimizar os efeitos adversos do ambiente, a fim de melhorar a eficiência do animal ao final do ciclo produtivo (WU et al., 2006; DU et al., 2015).

2.3.1. Efeito da nutrição materna sobre o desempenho na terminação e características de carcaça da progênie

Estratégias nutricionais para atendimento dos requerimentos de proteína em vacas a partir do segundo trimestre da gestação, tem apresentado resultados variáveis no desempenho da progênie durante a terminação, bem como, sobre as características de carcaça. Um trabalho clássico realizado por Underwood et al. (2010) com uso de pastagens irrigadas de alta qualidade (~11% PB) durante 30 dias a partir da segunda metade da gestação, evidenciou melhoras sobre o desempenho na fase de terminação das progênies, assim como, carcaças mais pesadas e com maior grau de acabamento comparado com a prole de vacas que pastejaram em pastos nativos de baixa qualidade (~6% PB). Em contraste, Lansford (2018) não observou diferenças em desempenho em confinamento, peso e grau de acabamento das carcaças de progênies de mães que receberam suplementação proteica em pastos melhorados ou pastagens nativas no meio da gestação. No entanto, esses estudos acima mencionados não controlaram o consumo de matéria seca do pasto e conseqüentemente o consumo de nutrientes.

Para controlar os fatores nutricionais e outros ambientais que possam confundir os resultados da suplementação com proteína na gestação, Maresca et al., (2019) realizaram um estudo com vacas Angus de 134 ± 14 dias de gestação. O manejo das vacas foi realizado em confinamento com fornecimento de duas dietas com teores de proteína de 6% e 12% e mesma densidade energética, uma para cada grupo. Os resultados desse estudo não evidenciaram diferenças no desempenho durante a terminação de ambas as progênies, enquanto as características de carcaça, apenas foram observadas aumentos na porcentagem de rendimento e área de olho de lombo para a prole de vacas que receberam a dieta com 12% de proteína.

De forma geral, as progênies de vacas que atende os requerimentos de proteína durante a gestação, apresentam melhor desempenho durante os estágios iniciais do ciclo produtivo (STALKER et al., 2006; STALKER; CIMINSKI; CLARK, 2007; FUNSTON; LARSON; VONNAHME, 2010). Por exemplo, dois estudos de Stalker et al., (2006; 2007) evidenciaram melhores ganhos de peso dos bezerros à desmama, quando as mães receberam suplementação com proteína (0,45 kg / dia; 42% PB) durante o último terço da gestação pastejando em prados nativos. Porém, um dos estudos mostrou semelhanças em medidas de desempenho, incluindo consumo de matéria seca, ganho médio diário e eficiência alimentar da prole durante a terminação (STALKER et al., 2006). Enquanto ao segundo estudo, os novilhos, filhos de vacas suplementadas apresentaram ganhos maiores nas fases pré e pós-desmame, bem como, carcaças mais pesadas em comparação com a progênie de vacas não

suplementadas (STALKER; CIMINSKI; CLARK, 2007). Este mesmo efeito sobre o desempenho pré e pós-desmame também foi observado por Underwood et al. (2010) quando as vacas foram manejadas em pastos de melhor qualidade por um curto período (30 dias) durante a segunda metade da gestação.

2.3.2. Efeito da nutrição materna sobre as características qualitativas da carne da progênie

Poucos estudos têm avaliado os efeitos do manejo nutricional com proteína durante a gestação sobre os parâmetros qualitativos da carne na progênie (SUMMERS; BLAIR; FUNSTON, 2015; ALVARENGA et al., 2016; MARESCA et al., 2019; WEBB et al., 2019). Parâmetros como, declínio de pH, cor, maciez, capacidade de retenção de água e marmoreio na carne, podem estar associados com diferenças nas características contrateis e metabólicas das fibras musculares (PICARD; GAGAOUA, 2020), bem como, pela proporção dos tecidos muscular, adiposo e conjuntivo, que são afetados pela disponibilidade de nutrientes durante a vida pré-natal (DU et al., 2015).

Segundo Fahey et al. (2005) uma restrição nutricional de 50% durante os primeiros 30 dias de gestação em ovelhas, aumenta a proporção de fibras lentas em músculo *Longissimus* da prole. Uma maior proporção de fibras lentas ou de metabolismo oxidativo, possuem uma baixa taxa de declínio de pH *post-mortem*, devido às menores reservas de glicogênio, o que resulta em pH final da carne mais elevado (CHOI; RYU; KIM, 2006; KIM; YANG; JEONG, 2016). Portanto, condições de pH superiores a 5,6, alteram as cargas negativas e estrutura da matriz muscular, resultando em maior retenção de água intracelular que afeta a coloração da carne (RAMANATHAN et al., 2020). Adicionalmente, alterações no pH final interfere na atividade de enzimas proteolíticas responsáveis do amaciamento da carne (MATARNEH et al., 2017). Embora o estudo do Fahey et al., (2005) foi simulado para uma restrição global de nutrientes, estes resultados podem ser semelhantes aos que possam ser obtidos com restrição de proteína durante a fase pré-natal em estudos realizados exclusivamente a pasto. Este fato se deve a que, em animais ruminantes, a limitação de proteína na dieta reduz a degradação da fibra no rúmen e conseqüentemente a ingestão de energia (SAMPAIO et al., 2010).

Uma pesquisa recente com suplementação proteica em uma dieta totalmente misturada 90 dias antes do parto para atender os requerimentos de proteína metabolizável em comparação às vacas não suplementadas que sofreram restrição de 15%, não foram observadas diferenças na maciez nem em outras características qualitativas da carne da progênie (LIU et al., 2020). Restrições nutricionais moderadas podem ser compensadas com

adaptações metabólicas e fisiológicas da matriz (ROTTA et al., 2015), que não chegam a afetar o desenvolvimento do feto. Portanto, os efeitos sobre as características qualitativas da carne na progênie podem não ser evidentes.

2.4. Considerações gerais dos lipídeos e inclusão em dietas para bovinos

Os lipídeos são substâncias geralmente hidrofóbicas, porém solúveis em solventes orgânicos, e se originam da condensação de tioésteres ou de unidades de isopreno (DUARTE; RAMÍREZ; CASTAÑEDA, 2016). Estes compostos são essenciais na alimentação animal, devido à capacidade de aumentar a absorção de vitaminas lipossolúveis, regular o metabolismo, fornecer ácidos graxos essenciais para a estrutura das membranas celulares dos tecidos (PALMQUIST; MATTOS, 2006); e outras funções como, promover a redução da emissão de metano (FIORENTINI; CARVALHO et al., 2014) e melhorar a palatabilidade e textura dos alimentos (ZINN; JORQUERA, 2007). Os lipídeos são substâncias com maior concentração de energia, assim, uma grama fornece 9,4 kcal/g comparado com proteínas e carboidratos que fornecem 5,7 e 4,2 kcal/g, ou seja, 2,25 vezes mais energia para a fonte lipídica (ATWATER; BRYANT, 1900). Diante disso, os lipídeos são utilizados para aumentar a eficiência em animais que estão em estágio de maior deposição de gordura em seus produtos, como por exemplo, vacas em lactação e novilhos em fase de terminação (PALMQUIST; MATTOS, 2006).

Por outro lado, a inclusão de lipídeos em dietas com elevado teor de concentrados são uma estratégia para reduzir o risco de acidose ruminal causada pelos carboidratos de rápida fermentação (LADEIRA et al., 2012). Porém, existe uma limitação com seu uso em dietas para ruminantes, devido à condição evolutiva destes animais vinculada ao consumo de forragens, em que a ingestão de gordura não ultrapassava 3% da matéria seca (VAN SOEST, 1994). Desse modo, valores superiores a 6% da matéria seca ingerida, podem levar a alterações na degradabilidade da fibra no rúmen, afetando o desempenho, a eficiência alimentar e a saúde ruminal (DE MEDEIROS; ALBERTIN; MARINO, 2015).

O impacto negativo da gordura sobre microbiota ruminal pode ocorrer devido ao efeito químico ou físico. O efeito químico ocorre devido à toxicidade dos ácidos graxos, principalmente poli-insaturados sobre as bactérias celulolíticas *gram* positivos e protozoários (PALMQUIST; MATTOS, 2006); e o efeito físico, é devido à redução na adesão dos microrganismos celulolíticos às partículas de fibra do alimento (DE MEDEIROS; ALBERTIN; MARINO, 2015). Portanto, para não afetar o valor alimentar da gordura suplementar sobre a digestibilidade da fibra e, conseqüentemente sobre o desempenho dos

animais, é recomendado não exceder o 7% na ingestão total de lipídeos dentro da matéria seca da dieta (ZINN; JORQUERA, 2007). Entretanto, essas recomendações são excedidas pelos confinamentos americanos que estão em uma média de 7,6% (VASCONCELOS; GALYEAN, 2007), comparado com os confinamentos brasileiros que não ultrapassam o 6,6% de gordura na dieta (PINTO; MILLEN, 2018).

A variação dos efeitos dos lipídios sobre o consumo de matéria seca e desempenho dos animais pode estar influenciado pelo tipo de ingrediente utilizado, bem como, pela relação de volumoso: concentrado da dieta (DE MEDEIROS; ALBERTIN; MARINO, 2015). Por exemplo, grãos de oleaginosas são menos inibitórios comparados com os óleos vegetais, devido à barreira física das cascas em seus grãos que evita em parte o contato com o conteúdo ruminal (DE MEDEIROS; ALBERTIN; MARINO, 2015). Este fato foi observado em alguns estudos em que mesmo fornecido doses de lipídeos superiores a 7% da matéria seca da dieta, não houve efeitos negativos sobre o consumo de matéria seca (ANDRAE et al., 2001; WADA et al., 2008).

Enquanto à relação de volumoso:concentrado, dietas com maior percentual de forragem há uma tendência a reduzir os efeitos inibitórios da gordura sobre a fermentação ruminal, devido que os ácidos graxos por ser absorvidos pelas partículas de forragem, diminuem o contato com os microrganismos. Adicionalmente, maior teor de fibra na dieta favorece a manutenção do pH ruminal que melhora a biohidrogenação e conseqüentemente reduz a quantidade de ácidos graxos insaturados. Por outro lado, dietas ricas em gordura com uma fração alta de fibra podem apresentar uma diminuição na taxa de passagem devido a uma redução lenta do tamanho de partículas. Porém, este efeito sobre a menor taxa de digestão ruminal é compensado pela maior permanência do alimento no trato gastrintestinal, aumentando a digestibilidade total da dieta e a eficiência alimentar (DE MEDEIROS; ALBERTIN; MARINO, 2015). Em contraste, dietas com alto teor de concentrado como as utilizadas em confinamentos comerciais, a ingestão de matéria seca é reduzida como consequência das elevadas concentrações séricas de ácidos graxos que exercem uma regulação quimiostática sobre os receptores que controlam o centro da saciedade do sistema nervoso central (ALLEN, 2000).

Devido aos efeitos negativos dos lipídeos sobre o consumo de matéria seca causada pela redução na digestibilidade da fração fibrosa dos alimentos e que podem resultar em variações sobre o desempenho dos animais (WANAPAT et al., 2011; FIORENTINI et al., 2014); o uso de gorduras em forma de sais de cálcio pode ser uma alternativa para contornar os problemas sobre a degradabilidade da fibra (HADDAD; YOUNIS, 2004), já que, por

serem menos solúveis em água, passam intatas ao abomaso e duodeno aonde são dissociadas e posteriormente digeridas, aumentando o desempenho e qualidade da carne dos animais (FIORENTINI et al., 2012; FIORENTINI et al., 2014).

2.5. Efeito da gordura protegida em dietas de terminação em confinamento sobre o desempenho e características de carcaça

A produtividade da indústria bovina brasileira tem evoluído bastante nestes últimos anos como consequência da reduzida rentabilidade do negócio comparado com décadas atrás (LIMA et al., 2016), bem como, pelo aumento da demanda de carne dos mercados doméstico e de exportação (VALE et al., 2019). Em vista disso, houve um aumento do número de confinamentos ligado com o uso de dietas altamente energéticas a base de fontes de amido oriundos do milho (PINTO; MILLEN, 2018). Entretanto, os distúrbios digestivos como a acidose ruminal, que são causados pelas dietas altamente fermentáveis (OWENS et al., 1998), pode afetar o desempenho dos animais. Adicionalmente, altos teores de lipídeos na dieta, também afetam a degradação da fibra e conseqüentemente o consumo de matéria seca e desempenho em confinamento (JENKINS et al., 2008).

Em comparação com fontes de lipídeos livres, as dietas com uso de gordura protegida geralmente promovem resultados superiores sobre o desempenho dos animais e qualidade das carcaças (FIORENTINI et al., 2014), porém, há muita divergência em resultados de literatura (DA ROSA et al., 2020). As variações nos resultados de consumo de matéria seca que se reportam em diferentes estudos com uso de gordura protegida podem estar associadas à composição físico-química da fonte de ácidos graxos utilizados (ALLEN, 2000).

Embora alguns trabalhos com uso de gordura protegida relatem uma redução no consumo de matéria seca, os resultados de ganho de peso, eficiência alimentar e características de carcaça não são afetados e alguns apresentaram ganhos nestas medidas. Por exemplo, tem sido reportados ganhos de peso nos animais entre 10,5 - 21,5% superiores quando são fornecidas fontes de gordura protegida durante a terminação (SILVA et al., 2007; FIORENTINI et al., 2012; ROSA et al., 2013; BARDUCCI et al., 2015). Por outro lado, Ladeira et al. (2014) não encontraram diferenças em consumo de matéria seca, mas, o ganho de peso dos animais teve uma tendência a ser maior quando forneceram dietas com inclusão de 4,2% de gordura protegida durante 84 dias de confinamento.

Adicionalmente, com o uso de gordura protegida foram reportados aumentos na eficiência alimentar entre 8,2 – 27,2% (PUTRINO et al., 2006; ROSA et al., 2013; BARDUCCI et al., 2015). Portanto, esse melhor desempenho dos animais alimentados com

gordura protegida pode estar associado a um maior consumo de energia metabolizável oriunda dos lipídeos comparado com os alimentos ricos em carboidratos e proteínas (ZINN; SHEN, 1996).

2.6. Efeito do uso de gordura protegida sobre a qualidade da carne

A carne bovina é um produto considerado de alto valor biológico, porque fornece aminoácidos, vitaminas e minerais essenciais para o desenvolvimento normal das funções fisiológicas do organismo (DA SILVA LIMA et al., 2017). No entanto, as preocupações por consumir produtos de melhor qualidade desde o aspecto da saúde humana surgiram a partir da década de 1980 e foram mais exigentes no início do século XXI (VAN WEZEMAEL et al., 2010). Tais preocupações sobre o consumo de carne bovina foram fundamentadas por estudos epidemiológicos que atribuíram o desenvolvimento de doenças metabólicas e cardiovasculares a uma maior quantidade de gorduras saturadas e colesterol presentes no produto (DAS GRAÇAS PADRE et al., 2006; SIRI-TARINO et al., 2010; BARENDSE, 2014). Nesse sentido, pesquisas direcionadas a melhorar a composição de ácidos graxos na carne de ruminantes que sejam benéficos para a saúde humana têm sido focadas sobre o manejo nutricional dos animais (BHATT et al., 2017). Assim, a suplementação de dietas para ruminantes com diferentes fontes lipídicas é a abordagem mais eficaz para diminuir os ácidos graxos saturados e promover um aumento dos ácidos graxos poli-insaturados e ácido linoleico conjugado (OLIVEIRA et al., 2012; GARCIA; CASAL, 2013).

O aumento no teor de ácidos graxos insaturados na carne com o uso de lipídeos na dieta pode resultar em problemas potenciais sobre algumas características qualitativas da carne devido à maior predisposição destes ácidos graxos à auto-oxidação (SCOLLAN et al., 2006; DA SILVA LIMA et al., 2015; GUYON; MEYNIER; DE LAMBALLERIE, 2016). Por exemplo, a descoloração da carne que resulta da conversão da oxi-mioglobina em meta-mioglobina é uma consequência de resíduos instáveis que são produzidos durante a oxidação dos lipídeos da carne (FAUSTMAN et al., 2010). Por outro lado, um trabalho com novilhos nelore alimentados com lipídeos protegidos durante a terminação, apresentaram valores de força de cisalhamento mais altos (DA SILVA LIMA et al., 2015). Entretanto, em um consenso geral de literatura, a alimentação com fontes de ácidos graxos protegidos não tem apresentado efeitos significativos sobre as características qualitativas da carne (FIORENTINI et al., 2012; COSTA et al., 2013; ANDRADE et al., 2014).

3. REFERÊNCIAS

ALLEN, M. S. Effects of diet on short-term regulation of feed intake by lactating dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, 83, n. 7, p. 1598-1624, 2000.

ALLEN, R. E.; MERKEL, R. A.; YOUNG, R. B. Cellular aspect of muscle growth: myogenic cell proliferation. **Journal of animal science**, 49, n. 1, p. 115-127, 1979.

ALVARENGA, T. I.; COPPING, K. J.; HAN, X.; CLAYTON, E. H. *et al.* The influence of peri-conception and first trimester dietary restriction of protein in cattle on meat quality traits of entire male progeny. **Meat science**, 121, p. 141-147, 2016.

ANDRADE, E. N. d.; NETO, A. P.; ROÇA, R. d. O.; FARIA, M. *et al.* Beef quality of young Angus× Nellore cattle supplemented with rumen-protected lipids during rearing and fattening periods. **Meat science**, 98, n. 4, p. 591-598, 2014.

ANDRAE, J.; DUCKETT, S.; HUNT, C.; PRITCHARD, G. *et al.* Effects of feeding high-oil corn to beef steers on carcass characteristics and meat quality. **Journal of Animal Science**, 79, n. 3, p. 582-588, 2001.

ARAGÃO, R. d. S.; GUZMÁN-QUEVEDO, O.; PÉREZ-GARCÍA, G.; MANHAES-DE-CASTRO, R. *et al.* Maternal protein restriction impairs the transcriptional metabolic flexibility of skeletal muscle in adult rat offspring. **British journal of nutrition**, 112, n. 3, p. 328-337, 2014.

ATWATER, W. O.; BRYANT, A. P. The availability and fuel value of food materials. n. 12th Annual Report of the Storrs Connecticut Agricultural Experiment Station, 1900.

AVRAM, M. M.; AVRAM, A. S.; JAMES, W. D. Subcutaneous fat in normal and diseased states: 3. Adipogenesis: from stem cell to fat cell. **Journal of the American Academy of Dermatology**, 56, n. 3, p. 472-492, 2007.

BARDUCCI, R. S.; SARTI, L. M. N.; MILLEN, D. D.; PUTAROV, T. C. *et al.* Ácidos graxos no desempenho e nas respostas imunológicas de bovinos Nelore confinados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 50, n. 6, p. 499-509, 2015.

BARENDSE, W. Should animal fats be back on the table? A critical review of the human health effects of animal fat. **Animal Production Science**, 54, n. 7, p. 831-855, 2014.

BARKER, D. J. The fetal and infant origins of adult disease. **BMJ: British Medical Journal**, 301, n. 6761, p. 1111, 1990.

BARKER, D. J. The developmental origins of well-being. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 359, n. 1449, p. 1359-1366, 2004.

BHATT, R. S.; SAHOO, A.; SONI, L. K.; GADEKAR, Y. Effect of protected fat as Ca-Soap and formaldehyde-treated full-fat soybean in the finisher diet of lambs on growth performance, carcass traits and fatty acid profile. **Agricultural research**, 6, n. 4, p. 427-435, 2017.

BIONAZ, M.; THERING, B. J.; LOOR, J. J. Fine metabolic regulation in ruminants via nutrient-gene interactions: saturated long-chain fatty acids increase expression of genes involved in lipid metabolism and immune response partly through PPAR- α activation. **British Journal of Nutrition**, 107, n. 02, p. 179-191, 2012.

BIRESSI, S.; MOLINARO, M.; COSSU, G. Cellular heterogeneity during vertebrate skeletal muscle development. **Developmental biology**, 308, n. 2, p. 281-293, 2007.

BISPHAM, J.; GOPALAKRISHNAN, G.; DANDREA, J.; WILSON, V. *et al.* Maternal endocrine adaptation throughout pregnancy to nutritional manipulation: consequences for maternal plasma leptin and cortisol and the programming of fetal adipose tissue development. **Endocrinology**, 144, n. 8, p. 3575-3585, 2003.

BONNET, M.; CASSAR-MALEK, I.; CHILLIARD, Y.; PICARD, B. Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species. **Animal: an international journal of animal bioscience**, 4, n. 7, p. 1093, 2010.

BOONE, C.; MOUROT, J.; GRÉGOIRE, F.; REMACLE, C. The adipose conversion process: regulation by extracellular and intracellular factors. **Reproduction Nutrition Development**, 40, n. 4, p. 325-358, 2000.

BRANDSTETTER, A. M.; PICARD, B.; GEAY, Y. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing bulls: I. Postnatal differentiation. **Livestock Production Science**, 53, n. 1, p. 15-23, 1998.

BRYSON-RICHARDSON, R. J.; CURRIE, P. D. The genetics of vertebrate myogenesis. **Nature Reviews Genetics**, 9, n. 8, p. 632-646, 2008.

BUNGER, M.; VAN DEN BOSCH, H. M.; VAN DER MEIJDE, J.; KERSTEN, S. *et al.* Genome-wide analysis of PPAR α activation in murine small intestine. **Physiological genomics**, 30, n. 2, p. 192-204, 2007.

CANESIN, R. C.; BERCHIELLI, T. T.; REIS, R. A.; REY, F. S. B. *et al.* Desempenho de bovinos em pastejo submetidos a duas frequências de suplementação no período da seca. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, 31, n. 4, p. 417-423, 2009.

CARLSON, C. J.; BOOTH, F. W.; GORDON, S. E. Skeletal muscle myostatin mRNA expression is fiber-type specific and increases during hindlimb unloading. **American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, 277, n. 2, p. R601-R606, 1999.

CHILLIARD, Y. Dietary fat and adipose tissue metabolism in ruminants, pigs, and rodents: a review. **Journal of Dairy Science**, 76, n. 12, p. 3897-3931, 1993.

CHOI, Y.; RYU, Y.; KIM, B.-C. Effect of myosin heavy chain isoforms on muscle fiber characteristics and meat quality in porcine longissimus muscle. **Journal of Muscle Foods**, 17, n. 4, p. 413-427, 2006.

COSTA, D. P. B. d.; ROÇA, R. d. O.; COSTA, Q. P. B. d.; LANNA, D. P. D. *et al.* Meat characteristics of Nellore steers fed whole cottonseed. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 42, n. 3, p. 183-192, 2013.

CUSELLA-DE ANGELIS, M.; MOLINARI, S.; LE DONNE, A.; COLETTA, M. *et al.* Differential response of embryonic and fetal myoblasts to TGF beta: a possible regulatory mechanism of skeletal muscle histogenesis. **Development**, 120, n. 4, p. 925-933, 1994.

DA CRUZ, W. F.; SCHOONMAKER, J. P.; DE RESENDE, F. D.; SIQUEIRA, G. R. *et al.* Effects of maternal protein supplementation and inclusion of rumen-protected fat in the

finishing diet on nutrient digestibility and expression of intestinal genes in Nellore steers. **Animal Science Journal**, 90, n. 9, p. 1200-1211, 2019.

DA ROSA, P. I. J. L.; ZERVOUDAKIS, J. T.; DA SILVA CABRAL, L.; HATAMOTO-ZERVOUDAKIS, L. K. *et al.* Effects of rumen-protected oil supplementation on finishing grazing beef cattle. **Tropical Animal Health and Production**, 52, n. 2, p. 763-769, 2020.

DA SILVA, A. G.; PAULINO, M. F.; DETMANN, E.; FERNANDES, H. J. *et al.* Energetic-protein supplementation in the last 60 days of gestation improves performance of beef cows grazing tropical pastures. **Journal of animal science and biotechnology**, 8, n. 1, p. 78, 2017.

DA SILVA LIMA, E.; DE MORAIS, J. P. G.; DE OLIVEIRA ROÇA, R.; DE ANDRADE, E. N. *et al.* Effect of different sources of lipids in diet on the qualitative characteristics of Longissimus thoracis muscle of cattle finished in feedlots. **African Journal of Agricultural Research**, 10, n. 29, p. 2835-2840, 2015.

DA SILVA LIMA, E.; VALENTE, T. N. P.; DE OLIVEIRA ROÇA, R.; CEZÁRIO, A. S. *et al.* Effect of Whole Cottonseed or Protected Fat Dietary Additives on Carcass Characteristics and Meat Quality of Beef Cattle: A review. **Journal of Agricultural Science**, 9, n. 5, 2017.

DARR, K. C.; SCHULTZ, E. Hindlimb suspension suppresses muscle growth and satellite cell proliferation. **Journal of Applied Physiology**, 67, n. 5, p. 1827-1834, 1989.

DAS GRAÇAS PADRE, R.; ARICETTI, J. A.; MOREIRA, F. B.; MIZUBUTI, I. Y. *et al.* Fatty acid profile, and chemical composition of Longissimus muscle of bovine steers and bulls finished in pasture system. **Meat Science**, 74, n. 2, p. 242-248, 2006.

DAY, K.; SHEFER, G.; RICHARDSON, J. B.; ENIKOLOPOV, G. *et al.* Nestin-GFP reporter expression defines the quiescent state of skeletal muscle satellite cells. **Developmental biology**, 304, n. 1, p. 246-259, 2007.

DE MEDEIROS, S. R.; ALBERTIN, T.; MARINO, C. Lipídios na nutrição de ruminantes. *In*: MEDEIROS, S. R. d.; GOMES, R. d. C., *et al.* (Ed.). **Nutrição de bovinos de corte Fundamentos e aplicações**. Campo Grande - MS: Embrapa Gado de Corte, 2015. v. 1, p. 63 - 76.

DESVERGNE, B.; WAHLI, W. Peroxisome proliferator-activated receptors: nuclear control of metabolism. **Endocrine reviews**, 20, n. 5, p. 649-688, 1999.

DU, M.; HUANG, Y.; DAS, A.; YANG, Q. *et al.* Meat Science and Muscle Biology Symposium: manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle. **Journal of animal science**, 91, n. 3, p. 1419-1427, 2013.

DU, M.; TONG, J.; ZHAO, J.; UNDERWOOD, K. *et al.* Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. **Journal of animal science**, 88, n. suppl_13, p. E51-E60, 2010.

DU, M.; WANG, B.; FU, X.; YANG, Q. *et al.* Fetal programming in meat production. **Meat science**, 109, p. 40-47, 2015.

DU, M.; YAN, X.; TONG, J. F.; ZHAO, J. *et al.* Maternal obesity, inflammation, and fetal skeletal muscle development. **Biology of reproduction**, 82, n. 1, p. 4-12, 2010.

DU, M.; ZHU, M. Fetal programming of skeletal muscle development. **Applied muscle biology and meat science**, p. 81-96, 2009.

DUARTE, J. H.; RAMÍREZ, G. D.; CASTAÑEDA, R. Bypass fat: applications and its production process for feeding ruminants in the tropic. **Revista Colombiana de Ciencia Animal**, 8, n. 2, p. 228-242, 2016.

DUARTE, M. S.; GIONBELLI, M. P.; PAULINO, P. V. R.; SERÃO, N. V. L. *et al.* Effects of maternal nutrition on development of gastrointestinal tract of bovine fetus at different stages of gestation. **Livestock Science**, 153, n. 1, p. 60-65, 2013.

DUARTE, M. S.; GIONBELLI, M. P.; PAULINO, P. V. R.; SERÃO, N. V. L. *et al.* Maternal overnutrition enhances mRNA expression of adipogenic markers and collagen deposition in skeletal muscle of beef cattle fetuses. **Journal of Animal Science**, July 8, 2014 2014.

DUCKETT, S.; PRATT, S.; PAVAN, E. Corn oil or corn grain supplementation to steers grazing endophyte-free tall fescue. II. Effects on subcutaneous fatty acid content and lipogenic gene expression. **Journal of Animal Science**, 87, n. 3, p. 1120-1128, 2009.

FAHEY, A.; BRAMELD, J.; PARR, T.; BUTTERY, P. The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. **Journal of Animal Science**, 83, n. 11, p. 2564-2571, 2005.

FAJAS, L.; DEBRIL, M.; AUWERX, J. Peroxisome proliferator-activated receptor-gamma: from adipogenesis to carcinogenesis. **Journal of Molecular Endocrinology**, 27, n. 1, p. 1-9, 2001.

FAUSTMAN, C.; SUN, Q.; MANCINI, R.; SUMAN, S. P. Myoglobin and lipid oxidation interactions: Mechanistic bases and control. **Meat Science**, 86, n. 1, p. 86-94, 2010/09/01/2010.

FERRAZ, J. B. S.; DE FELÍCIO, P. E. Production systems—An example from Brazil. **Meat science**, 84, n. 2, p. 238-243, 2010.

FIORENTINI, G.; BERCHIELLI, T. T.; SANTANA, M. C. A.; DIAN, P. H. M. *et al.* Qualitative characteristics of meat from confined crossbred heifers fed with lipid sources. **Scientia Agricola**, 69, n. 5, p. 336-344, 2012.

FIORENTINI, G.; CARVALHO, I.; MESSANA, J.; CASTAGNINO, P. *et al.* Effect of lipid sources with different fatty acid profiles on the intake, performance, and methane emissions of feedlot Nellore steers. **Journal of Animal Science**, 92, n. 4, p. 1613-1620, 2014.

FIORENTINI, G.; SANTANA, M. C. A.; SAMPAIO, A. A. M.; REIS, R. A. *et al.* Intake and performance of confined crossbred heifers fed different lipid sources. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 41, n. 6, p. 1490-1498, 2012.

FUNSTON, R. N.; LARSON, D. M.; VONNAHME, K. Effects of maternal nutrition on conceptus growth and offspring performance: implications for beef cattle production. **Journal of animal science**, 88, n. suppl_13, p. E205-E215, 2010.

GAGNIÈRE, H.; PICARD, B.; JURIE, C.; GEAY, Y. Comparison of foetal metabolic differentiation in three cattle muscles. **Reproduction Nutrition Development**, 39, n. 1, p. 105-112, 1999.

GARCIA, P. T.; CASAL, J. J. Effect of dietary plant lipids on conjugated linoleic acid (CLA) concentrations in beef and lamb meats. **Soybean—Bio-Active Compounds**, p. 135-159, 2013.

GERBENS, F.; PAS, M.; EVERTS, M.; HAAGSMAN, H. Genetic control of intramuscular fat accretion. **Muscle development of livestock animals**. Eds te Pas MFW, Everts ME, Haagsman HP, p. 343-361, 2004.

GIONBELLI, T.; VELOSO, C.; ROTTA, P.; VALADARES FILHO, S. *et al.* Foetal development of skeletal muscle in bovines as a function of maternal nutrition, foetal sex and gestational age. **Journal of animal physiology and animal nutrition**, 102, n. 2, p. 545-556, 2018.

GLATZ, J. F.; LUIKEN, J. J.; BONEN, A. Membrane fatty acid transporters as regulators of lipid metabolism: implications for metabolic disease. **Physiological reviews**, 2010.

GODFREY, K. M.; BARKER, D. J. Fetal programming and adult health. **Public health nutrition**, 4, n. 2b, p. 611-624, 2001.

GREENWOOD, P. L.; CAFE, L. M. Prenatal and pre-weaning growth and nutrition of cattle: long-term consequences for beef production. **Animal**, 1, n. 9, p. 1283-1296, 2007.

GREENWOOD, P. L.; SLEPETIS, R. M.; BELL, A. W.; HERMANSON, J. W. Intrauterine growth retardation is associated with reduced cell cycle activity, but not myofibre number, in ovine fetal muscle. **Reproduction, Fertility and Development**, 11, n. 5, p. 281-291, 1999.

GREGOIRE, F. M.; SMAS, C. M.; SUL, H. S. Understanding adipocyte differentiation. **Physiological reviews**, 78, n. 3, p. 783-809, 1998.

GUPTA, R. K.; MEPANI, R. J.; KLEINER, S.; LO, J. C. *et al.* Zfp423 expression identifies committed preadipocytes and localizes to adipose endothelial and perivascular cells. **Cell metabolism**, 15, n. 2, p. 230-239, 2012.

GUYON, C.; MEYNIER, A.; DE LAMBALLERIE, M. Protein and lipid oxidation in meat: A review with emphasis on high-pressure treatments. **Trends in Food Science & Technology**, 50, p. 131-143, 2016.

HADDAD, S.; YOUNIS, H. The effect of adding ruminally protected fat in fattening diets on nutrient intake, digestibility and growth performance of Awassi lambs. **Animal Feed Science and Technology**, 113, n. 1-4, p. 61-69, 2004.

HOUTEN, S. M.; VIOLANTE, S.; VENTURA, F. V.; WANDERS, R. J. The biochemistry and physiology of mitochondrial fatty acid β -oxidation and its genetic disorders. **Annual review of physiology**, 78, p. 23-44, 2016.

HUANG, Y.; DAS, A. K.; YANG, Q.-Y.; ZHU, M.-J. *et al.* Zfp423 promotes adipogenic differentiation of bovine stromal vascular cells. **PloS one**, 7, n. 10, p. e47496, 2012.

HUANG, Y.; ZHAO, J.-X.; YAN, X.; ZHU, M.-J. *et al.* Maternal obesity enhances collagen accumulation and cross-linking in skeletal muscle of ovine offspring. **PloS one**, 7, n. 2, p. e31691, 2012.

JENKINS, T.; WALLACE, R.; MOATE, P.; MOSLEY, E. Board-invited review: Recent advances in biohydrogenation of unsaturated fatty acids within the rumen microbial ecosystem. **Journal of animal science**, 86, n. 2, p. 397-412, 2008.

KAMBADUR, R.; BISHOP, A.; SALERNO, M. S.; MCCROSKERY, S. *et al.* Role of myostatin in muscle growth. **Muscle development of livestock animals physioly, genetic and meat quality**. CABI, USA, p. 297-312, 2004.

KASSAR-DUCHOSSOY, L.; GAYRAUD-MOREL, B.; GOMÈS, D.; ROCANCOURT, D. *et al.* Mrf4 determines skeletal muscle identity in Myf5: Myod double-mutant mice. **Nature**, 431, n. 7007, p. 466-471, 2004.

KASSAR-DUCHOSSOY, L.; GIACONE, E.; GAYRAUD-MOREL, B.; JORY, A. *et al.* Pax3/Pax7 mark a novel population of primitive myogenic cells during development. **Genes & development**, 19, n. 12, p. 1426-1431, 2005.

KERSTEN, S. Integrated physiology and systems biology of PPAR α . **Molecular Metabolism**, 3, n. 4, p. 354-371, 2014.

KIM, G.-D.; YANG, H.-S.; JEONG, J.-Y. Comparison of characteristics of myosin heavy chain-based fiber and meat quality among four bovine skeletal muscles. **Korean journal for food science of animal resources**, 36, n. 6, p. 819, 2016.

KIM, J. B.; SPIEGELMAN, B. M. ADD1/SREBP1 promotes adipocyte differentiation and gene expression linked to fatty acid metabolism. **Genes & development**, 10, n. 9, p. 1096-1107, 1996.

KUANG, S.; KURODA, K.; LE GRAND, F.; RUDNICKI, M. A. Asymmetric self-renewal and commitment of satellite stem cells in muscle. **Cell**, 129, n. 5, p. 999-1010, 2007.

LADEIRA, M.; MACHADO NETO, O.; CHIZZOTTI, M.; OLIVEIRA, D. *et al.* Lipids in the diet and the fatty acid profile in beef: A review and recent patents on the topic. **Recent patents on food, nutrition & agriculture**, 4, n. 2, p. 123-133, 2012.

LADEIRA, M.; SANTAROSA, L.; CHIZZOTTI, M.; RAMOS, E. *et al.* Fatty acid profile, color and lipid oxidation of meat from young bulls fed ground soybean or rumen protected fat with or without monensin. **Meat Science**, 96, n. 1, p. 597-605, 2014.

LADEIRA, M.; SCHOONMAKER, J.; GIONBELLI, M.; DIAS, J. *et al.* Nutrigenomics and beef quality: a review about lipogenesis. **International journal of molecular sciences**, 17, n. 6, p. 918, 2016.

LADEIRA, M.; SCHOONMAKER, J.; SWANSON, K.; DUCKETT, S. *et al.* Nutrigenomics of marbling and fatty acid profile in ruminant meat. **animal**, 12, n. s2, p. s282-s294, 2018.

LADEIRA, M. M.; MACHADO NETO, O. R.; SANTAROSA, L. d. C.; CHIZZOTTI, M. L. *et al.* Desempenho, características de carcaça e expressão de genes em tourinhos alimentados com lipídeos e monensina. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 49, n. 9, p. 728-736, 2014.

LANSFORD, A. C. Supplementation and reproductive strategies for beef females as part of a May-calving herd in the Nebraska Sandhills. 2018.

LEFTEROVA, M. I.; LAZAR, M. A. New developments in adipogenesis. **Trends in Endocrinology & Metabolism**, 20, n. 3, p. 107-114, 2009.

LEMOS, B. J. M.; DE SOUZA, F. M.; MOREIRA, K. K. G.; GUIMARÃES, T. P. *et al.* Suplementação de bovinos de corte em pastejo. **PUBVET**, 6, p. Art. 1455-1459, 2012.

LIGHT, N.; CHAMPION, A. E.; VOYLE, C.; BAILEY, A. J. The role of epimysial, perimysial and endomysial collagen in determining texture in six bovine muscles. **Meat science**, 13, n. 3, p. 137-149, 1985.

LIMA, E. d. S.; MORAIS, J. P. G. d.; ROÇA, R. d. O.; VALENTE, T. N. P. *et al.* Performance and carcass characteristics of cattle fed lipid sources in the diet. **Canadian Journal of Animal Science**, 96, n. 4, p. 581-588, 2016.

LIU, R.-M.; PRAVIA, K. G. Oxidative stress and glutathione in TGF- β -mediated fibrogenesis. **Free Radical Biology and Medicine**, 48, n. 1, p. 1-15, 2010.

LIU, X.; MOFFITT-HEMMER, N.; DEAVILA, J.; LI, A. *et al.* Wagyu–Angus cross improves meat tenderness compared to Angus cattle but unaffected by mild protein restriction during late gestation. **Animal**, p. 100144, 2020.

MARESCA, S.; VALIENTE, S. L.; RODRIGUEZ, A. M.; TESTA, L. M. *et al.* The influence of protein restriction during mid-to late gestation on beef offspring growth, carcass characteristic and meat quality. **Meat science**, 153, p. 103-108, 2019.

MARQUEZ, D.; PAULINO, M.; RENNÓ, L.; VILLADIEGO, F. *et al.* Supplementation of grazing beef cows during gestation as a strategy to improve skeletal muscle development of the offspring. **animal**, 11, n. 12, p. 2184-2192, 2017.

MARTIN, J.; VONNAHME, K.; ADAMS, D.; LARDY, G. *et al.* Effects of dam nutrition on growth and reproductive performance of heifer calves. **Journal of animal science**, 85, n. 3, p. 841-847, 2007.

MATARNEH, S. K.; ENGLAND, E. M.; SCHEFFLER, T. L.; GERRARD, D. E. The conversion of muscle to meat. *In: Lawrie's Meat Science*: Elsevier, 2017. p. 159-185.

MIYAMOTO, J.; HASEGAWA, S.; KASUBUCHI, M.; ICHIMURA, A. *et al.* Nutritional signaling via free fatty acid receptors. **International journal of molecular sciences**, 17, n. 4, p. 450, 2016.

MOSS, F.; LEBLOND, C. Satellite cells as the source of nuclei in muscles of growing rats. **The Anatomical Record**, 170, n. 4, p. 421-435, 1971.

OLDHAM, J.; MARTYN, J.; SHARMA, M.; JEANPLONG, F. *et al.* Molecular expression of myostatin and MyoD is greater in double-muscled than normal-muscled cattle fetuses. **American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, 280, n. 5, p. R1488-R1493, 2001.

OLGUIN, H. C.; YANG, Z.; TAPSCOTT, S. J.; OLWIN, B. B. Reciprocal inhibition between Pax7 and muscle regulatory factors modulates myogenic cell fate determination. **The Journal of cell biology**, 177, n. 5, p. 769-779, 2007.

OLIVEIRA, E.; SAMPAIO, A. A. M.; HENRIQUE, W.; PIVARO, T. *et al.* Quality traits and lipid composition of meat from Nelore young bulls fed with different oils either protected or unprotected from rumen degradation. **Meat Science**, 90, n. 1, p. 28-35, 2012.

OWENS, F. N.; GILL, D. R.; SECRIST, D. S.; COLEMAN, S. Review of some aspects of growth and development of feedlot cattle. **Journal of animal science**, 73, n. 10, p. 3152-3172, 1995.

OWENS, F. N.; SECRIST, D. S.; HILL, W. J.; GILL, D. R. Acidosis in cattle: A review. **Journal of Animal Science**, 76, p. 275-286, 1998.

PALMQUIST, D. L.; MATTOS, W. R. Metabolismo de lipídeos. **Nutrição de ruminantes**, 2006.

PICARD, B.; CASSAR-MALEK, I. Evidence for expression of IIB myosin heavy chain isoform in some skeletal muscles of Blonde d'Aquitaine bulls. **Meat Science**, 82, n. 1, p. 30-36, 2009.

PICARD, B.; GAGAOUA, M. Muscle fiber properties in cattle and their relationships with meat qualities: an overview. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 2020.

PICARD, B.; JURIE, C.; DURIS, M.; RENAND, G. Consequences of selection for higher growth rate on muscle fibre development in cattle. **Livestock Science**, 102, n. 1-2, p. 107-120, 2006.

PICARD, B.; LEFAUCHEUR, L.; BERRI, C.; DUCLOS, M. J. Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. **Reproduction Nutrition Development**, 42, n. 5, p. 415-431, 2002.

PICARD, B.; ROBELIN, J.; PONS, F.; GEAY, Y. Comparison of the foetal development of fibre types in four bovine muscles. **Journal of Muscle Research & Cell Motility**, 15, n. 4, p. 473-486, 1994.

PINTO, A. C. J.; MILLEN, D. D. Nutritional recommendations and management practices adopted by feedlot cattle nutritionists: The 2016 brazilian survey. **Canadian Journal of Animal Science**, n. ja, 2018.

POLESSKAYA, A.; SEALE, P.; RUDNICKI, M. A. Wnt signaling induces the myogenic specification of resident CD45+ adult stem cells during muscle regeneration. **Cell**, 113, n. 7, p. 841-852, 2003.

PUTRINO, S. M.; LEME, P. R.; SILVA, S. d. L.; ALLEONI, G. F. *et al.* Exigências líquidas de proteína e energia para ganho de peso de novilhos Nelore alimentados com dietas contendo grão de milho úmido e gordura protegida. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 35, n. 1, p. 301-308, 2006.

RAMANATHAN, R.; HUNT, M. C.; MANCINI, R. A.; NAIR, M. N. *et al.* Recent Updates in Meat Color Research: Integrating Traditional and High-Throughput Approaches. **Meat and Muscle Biology**, 4, n. 2, 2020.

RAVELLI, A. C.; VAN DER MEULEN, J. H.; MICHELS, R.; OSMOND, C. *et al.* Glucose tolerance in adults after prenatal exposure to famine. **The Lancet**, 351, n. 9097, p. 173-177, 1998.

RELAIX, F.; MONTARRAS, D.; ZAFFRAN, S.; GAYRAUD-MOREL, B. *et al.* Pax3 and Pax7 have distinct and overlapping functions in adult muscle progenitor cells. **The Journal of cell biology**, 172, n. 1, p. 91-102, 2006.

RELAIX, F.; ROCANCOURT, D.; MANSOURI, A.; BUCKINGHAM, M. A Pax3/Pax7-dependent population of skeletal muscle progenitor cells. **Nature**, 435, n. 7044, p. 948-953, 2005.

REYNOLDS, L. P.; BOROWICZ, P. P.; CATON, J. S.; CROUSE, M. S. *et al.* Developmental programming of fetal growth and development. **Veterinary Clinics: Food Animal Practice**, 35, n. 2, p. 229-247, 2019.

RHOADS, R.; RATHBONE, C.; FLANN, K. Satellite Cell Biology. **Applied muscle biology and meat science**. CRC Press, Boca Raton, p. 47-68, 2009.

ROSA, B. L.; SAMPAIO, A. A. M.; HENRIQUE, W.; OLIVEIRA, E. A. d. *et al.* Performance and carcass characteristics of Nelore young bulls fed different sources of oils, protected or not from rumen degradation. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 42, n. 2, p. 109-116, 2013.

ROSEN, E. D.; MACDOUGALD, O. A. Adipocyte differentiation from the inside out. **Nature reviews Molecular cell biology**, 7, n. 12, p. 885, 2006.

ROTTA, P.; VALADARES FILHO, S.; GIONBELLI, T.; E SILVA, L. C. *et al.* Effects of day of gestation and feeding regimen in Holstein× Gyr cows: III. Placental adaptations and placentome gene expression. **Journal of dairy science**, 98, n. 5, p. 3224-3235, 2015.

RUSSELL, R. G.; OTERUELO, F. An ultrastructural study of the differentiation of skeletal muscle in the bovine fetus. **Anatomy and embryology**, 162, n. 4, p. 403-417, 1981.

SAMPAIO, C. B.; DETMANN, E.; PAULINO, M. F.; VALADARES FILHO, S. C. *et al.* Intake and digestibility in cattle fed low-quality tropical forage and supplemented with nitrogenous compounds. **Trop Anim Health Prod**, 42, n. 7, p. 1471-1479, Oct 2010.

SCOLLAN, N.; HOCQUETTE, J.-F.; NUERNBERG, K.; DANNENBERGER, D. *et al.* Innovations in beef production systems that enhance the nutritional and health value of beef lipids and their relationship with meat quality. **Meat Science**, 74, n. 1, p. 17-33, 9// 2006.

SEO, J. B.; MOON, H. M.; NOH, M. J.; LEE, Y. S. *et al.* Adipocyte determination-and differentiation-dependent factor 1/sterol regulatory element-binding protein 1c regulates mouse adiponectin expression. **Journal of biological chemistry**, 279, n. 21, p. 22108-22117, 2004.

SHIMANO, H. Sterol regulatory element-binding proteins (SREBPs): transcriptional regulators of lipid synthetic genes. **Progress in lipid research**, 40, n. 6, p. 439-452, 2001.

SHORT, B. Developmental modification of fleece structure by adverse maternal nutrition. **Australian Journal of Agricultural Research**, 6, n. 6, p. 863-872, 1955.

SILVA, S. d. L.; LEME, P. R.; PUTRINO, S. M.; VALINOTE, A. C. *et al.* Milho grão seco ou úmido com sais de cálcio de ácidos graxos para novilhos Nelore em confinamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 36, n. 5, p. 1426-1434, 2007.

SIRI-TARINO, P. W.; SUN, Q.; HU, F. B.; KRAUSS, R. M. Meta-analysis of prospective cohort studies evaluating the association of saturated fat with cardiovascular disease. **The American journal of clinical nutrition**, 91, n. 3, p. 535-546, 2010.

SMITH, S.; GO, G.; JOHNSON, B.; CHUNG, K. *et al.* Adipogenic gene expression and fatty acid composition in subcutaneous adipose tissue depots of Angus steers between 9 and 16 months of age. **Journal of Animal Science**, 90, n. 8, p. 2505-2514, 2012.

SOLNICA-KREZEL, L.; SEPICH, D. S. Gastrulation: making and shaping germ layers. **Annual review of cell and developmental biology**, 28, p. 687-717, 2012.

STALKER, L. A.; ADAMS, D. C.; KLOPFENSTEIN, T. J.; FEUZ, D. M. *et al.* Effects of pre-and postpartum nutrition on reproduction in spring calving cows and calf feedlot performance. **Journal of Animal Science**, 84, n. 9, p. 2582-2589, 2006.

STALKER, L. A.; CIMINSKI, L. A.; CLARK, R. T. Effects of weaning date and prepartum protein supplementation on cow performance and calf growth. **Rangeland Ecology & Management**, 60, n. 6, p. 578-587, 2007.

SUMMERS, A.; BLAIR, A.; FUNSTON, R. Impact of supplemental protein source offered to primiparous heifers during gestation on II. Progeny performance and carcass characteristics. **Journal of animal science**, 93, n. 4, p. 1871-1880, 2015.

SYMONDS, M.; GOPALAKRISHNAN, G.; BISPHAM, J.; PEARCE, S. *et al.* Maternal nutrient restriction during placental growth, programming of fetal adiposity and juvenile blood pressure control. **Archives of physiology and biochemistry**, 111, n. 1, p. 45-52, 2003.

TAPLIN, D.; EVERITT, G., 1964, **The influence of prenatal nutrition on postnatal performance of Merino lambs**. Citeseer. 72-81.

TAPSCOTT, S. J. The circuitry of a master switch: Myod and the regulation of skeletal muscle gene transcription. **Development**, 132, n. 12, p. 2685-2695, 2005.

TEIXEIRA, P. D.; OLIVEIRA, D. M.; CHIZZOTTI, M. L.; CHALFUN-JUNIOR, A. *et al.* Subspecies and diet affect the expression of genes involved in lipid metabolism and chemical composition of muscle in beef cattle. **Meat Science**, 133, n. Supplement C, p. 110-118, 2017/11/01/ 2017.

UNDERWOOD, K.; TONG, J.; PRICE, P.; ROBERTS, A. *et al.* Nutrition during mid to late gestation affects growth, adipose tissue deposition, and tenderness in cross-bred beef steers. **Meat science**, 86, n. 3, p. 588-593, 2010.

VALE, P.; GIBBS, H.; VALE, R.; CHRISTIE, M. *et al.* The expansion of intensive beef farming to the Brazilian Amazon. **Global Environmental Change**, 57, p. 101922, 2019.

VAN SOEST, P. J. **Nutritional Ecology of the Ruminant**. 2nd ed. Ithaca, NY, USA: Comstock Publishing Associates, 1994. 476 p.

VAN WEZEMAEL, L.; VERBEKE, W.; DE BARCELLOS, M. D.; SCHOLDERER, J. *et al.* Consumer perceptions of beef healthiness: results from a qualitative study in four European countries. **BMC Public Health**, 10, n. 1, p. 342, 2010.

VASCONCELOS, J. T.; GALYEAN, M. L. Nutritional recommendations of feedlot consulting nutritionists: The 2007 Texas Tech University survey. **Journal of Animal Science**, 85, p. 2772-2781, 2007.

WADA, F. Y.; DO PRADO, I. N.; SILVA, R. R.; MOLETTA, J. L. *et al.* Grãos de linhaça e de canola sobre o desempenho, digestibilidade aparente e características de carcaça de novilhas nelore terminadas em confinamento. **Ciência Animal Brasileira**, 9, n. 4, p. 883-895, 2008.

WADHWA, M.; GREWAL, R.; BAKSHI, M.; BRAR, P. Effect of supplementing bypass fat on the performance of high yielding crossbred cows. **Indian Journal of Animal Sciences**, 82, n. 2, p. 200, 2012.

WANAPAT, M.; MAPATO, C.; PILAJUN, R.; TOBURAN, W. Effects of vegetable oil supplementation on feed intake, rumen fermentation, growth performance, and carcass characteristic of growing swamp buffaloes. **Livestock Science**, 135, n. 1, p. 32-37, 2011.

WANG, B.; YANG, Q.; HARRIS, C. L.; NELSON, M. L. *et al.* Nutrigenomic regulation of adipose tissue development — role of retinoic acid: A review. **Meat Science**, 120, p. 100-106, 10// 2016.

WANG, Y.; KIM, K.-A.; KIM, J.-H.; SUL, H. S. Pref-1, a preadipocyte secreted factor that inhibits adipogenesis. **The Journal of nutrition**, 136, n. 12, p. 2953-2956, 2006.

WARD, R.; WOODWARD, B.; OTTER, N.; DORAN, O. Relationship between the expression of key lipogenic enzymes, fatty acid composition, and intramuscular fat content of Limousin and Aberdeen Angus cattle. **Livestock Science**, 127, n. 1, p. 22-29, 2010.

WARNER, C. M.; HAHM, S.-W.; ARCHIBEQUE, S. L.; WAGNER, J. J. *et al.* A comparison of supplemental calcium soap of palm fatty acids versus tallow in a corn-based finishing diet for feedlot steers. **Journal of animal science and technology**, 57, n. 1, p. 25, 2015.

WATERS, S. M.; KELLY, J. P.; O'BOYLE, P.; MOLONEY, A. P. *et al.* Effect of level and duration of dietary n-3 polyunsaturated fatty acid supplementation on the transcriptional regulation of $\Delta 9$ -desaturase in muscle of beef cattle¹. **Journal of Animal Science**, 87, n. 1, p. 244-252, 2009.

WEBB, M. J.; BLOCK, J.; FUNSTON, R.; UNDERWOOD, K. *et al.* Influence of maternal protein restriction in primiparous heifers during mid-and/or late-gestation on meat quality and fatty acid profile of progeny. **Meat science**, 152, p. 31-37, 2019.

WU, G.; BAZER, F.; WALLACE, J.; SPENCER, T. Board-invited review: intrauterine growth retardation: implications for the animal sciences. **Journal of animal science**, 84, n. 9, p. 2316-2337, 2006.

ZAMMIT, P. S.; RELAIX, F.; NAGATA, Y.; RUIZ, A. P. *et al.* Pax7 and myogenic progression in skeletal muscle satellite cells. **Journal of cell science**, 119, n. 9, p. 1824-1832, 2006.

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**, 71, n. 6, p. 1968-1973, 2004.

ZINN, R.; SHEN, Y. Interaction of dietary calcium and supplemental fat on digestive function and growth performance in feedlot steers. **Journal of animal science**, 74, n. 10, p. 2303-2309, 1996.

ZINN, R. A.; JORQUERA, A. P. Feed value of supplemental fats used in feedlot cattle diets. **Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice**, 23, n. 2, p. 247-268, 2007.

SEGUNDO CAPÍTULO – ARTIGO

Effect of rumen-protected fat on performance, carcass characteristics and beef quality of the progeny from Nellore cows fed by different planes of nutrition during gestation

Highlights

- Maternal supplementation affects the expression of genes related to lipid turnover.
- Meat brightness is affected by maternal supplementation.
- Rumen-protected fat does not affect feed efficiency in feedlots.
- Rumen-protected fat upregulate fibrogenic genes.
- Aging improves the brightness of the meat.

Abstract

The objective of this research was to evaluate the performance, carcass traits, meat quality and the expression of myogenic and lipogenic genes in muscle of steers finished with or without rumen-protected fat and born from dams that were supplemented with protein or not during mid- to late gestation. Forty-eight Nellore steers with an initial body weight of 341 ± 7.54 kg at 21 ± 0.7 months of age, were distributed in a completely randomized design using a 2×2 factorial arrangement with the following treatments: two offspring feedlot diets and two nutritional planes for pregnant dams. Steers born from dams of both maternal nutritional planes and reared on pasture, were allocated to individual pens for 135 days, with half of each group being fed a diet without (NFAT) or rumen-protected fat (RPF; 6% calcium salts and 7.6% ether extract - EE). Regarding maternal nutritional planes, after 124 ± 21 days of gestation until calving, half of the grazed cows received 1 kg/cow/day protein supplement (SUPP; ~369 g of crude protein - CP), and the other half received only mineral salt (CTL). Steers were weighed at the beginning and at the end of the experimental period, and the weight of the feed and orts was recorded daily for performance measures. After slaughter in a commercial slaughterhouse, carcass evaluations were performed and collect *longissimus lumborum et thoracis* muscle samples for meat quality and gene expression analyses using RT-qPCR. There was no interaction between the finishing diets and the maternal nutritional background for performance, carcass and meat quality traits, and gene expression of the offspring. Feeding with RPF decreased the dry matter intake, final body weight, average daily gain and carcass weight ($P < 0.05$). Diet with RPF upregulated the *MyHC I*, *MyHC IIx*, *IGF1*, *COL3A1*, *FNI* and *ACACA* genes ($P < 0.05$) and tended to upregulate the *SREBF1* ($P = 0.07$). Maternal supplementation did not affect feedlot performance, carcass and meat quality traits ($P > 0.05$). Maternal supplementation upregulated the *MyHC I* and *CPT2* genes ($P < 0.05$) and tended to upregulate the *FASN* and *ACACA* genes ($P < 0.10$) of the offspring. In conclusion, the finishing with RPF in the offspring regardless of maternal nutritional background affects the performance and weight of the carcasses, as well as the expression of

myogenic and fibro/lipogenic genes, without affecting the deposition of intramuscular fat, total collagen or meat tenderness.

Keywords: fetal programming, growth, lipogenesis, myogenesis, mRNA

Introduction

The productivity of the Brazilian beef industry has evolved considerably over the past few years as a consequence of the reduced profitability of agribusiness (Lima et al., 2016), as well as by the increase in demand for meat from domestic and export markets (Vale et al., 2019). In view of this, the number of feedlots using high-energy starch-based diets from corn is increasing (Pinto and Millen, 2018). However, these diets with fast fermenting carbohydrates can cause digestive disorders such as ruminal acidosis (Owens et al., 1998), and consequently affect the animal performance and carcass traits. Additionally, it has been shown that a drop in ruminal pH negatively affects the deposition of intramuscular fat from meat due to changes in the biohydrogenation pathway of conjugated linoleic acid that downregulates the expression of lipogenic genes, such as *SREBF1* (Teixeira et al., 2017). Therefore, the inclusion of protected lipids or inert fats in the diet can partially reduce the risk of metabolic disorders caused by the rapid fermentation of carbohydrates (Ladeira et al., 2014); as well as, increasing microbial protein synthesis (Wadhwa et al., 2012), and reducing the production of trans-10 isomers (Schmidely et al., 2017) and methane, which can lead to better performance (Fiorentini et al., 2014) and meat quality (Fiorentini et al., 2012a).

The supply of fatty acids in the diet, mainly PUFAs, regulates the expression of genes in muscle cells (Waters et al., 2009) and adipocytes (Bionaz et al., 2012) that can affect performance, carcass characteristics and meat quality. However, these responses of the animals to the feeding with fatty acids during the finishing phase can be variable due to the maternal nutritional background. This is due to the fact that gestational nutrition can alter the development of muscle, adipose and connective tissues through the regulation of myogenic and fibro-adipogenic genes (Du et al., 2015), as well as changes in the energy metabolism of the offspring skeletal muscle, where the muscle fibers can use as the main source of energy more fatty acid than carbohydrates (Aragão et al., 2014).

These changes in the composition and metabolism of fetal tissues caused by the maternal nutritional environment may be more noticeable in tropical farming systems. Since most breeding herds are managed in systems that depend on pasture as the main feed source (Bell and Greenwood, 2012). Therefore, the supply and quality of forage are limited to

environmental seasonality, and coincidentally happens when the dams are in mid- to late gestation (Lemos et al., 2012), which is the critical point for the development of muscle and adipose tissues in the fetus (Du et al., 2015). Research with protein restriction during mid- to late gestation has shown effects on performance in the finishing phase, carcass characteristics, marbling and tenderness of the meat of the offspring (Underwood et al., 2010; Maresca et al., 2019; Webb et al., 2019). Thus, protein supplementation can be a strategy to increase the intake and digestibility of low-quality forages, improving the flow of nutrients to the pregnant cow and the fetus (Marquez et al., 2017).

We hypothesized that feeding with rumen-protected fat during feedlot may affect differently the performance and meat quality of the offspring from dams fed with different nutritional planes during gestation. Since, during mid- to late gestation, it is critical for the development of muscle fibers and recruitment of adipocytes of the fetus. Accordingly, the supply of fatty acids in the offspring's finishing diet may upregulate the expression of myogenic and lipogenic genes. Therefore, the objective was to evaluate the performance, carcass traits, meat quality and the expression of myogenic and lipogenic genes in muscle of steers finished with or without rumen-protected fat and born from dams that were supplemented with protein or not during mid- to late gestation.

Materials and methods

This study was carried out at the Experimental Farm of Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios, Regional Center of Colina (APTA-Colina) and at Federal University of Lavras, Brazil. All procedures were approved by the Ethics Committee on Animal Use of State University of São Paulo, Jaboticabal Campus (protocol number 174337/2015).

Experimental design, animals and diets

After ~12 months in the rearing phase, all forty-eight steers were immunocastrated with an initial BW of 341 ± 7.54 kg at 21 ± 0.7 months of age. Steers were housed in individual pens equipped with individual feeders and automatic water drinkers. Steers were allotted in a completely randomized design using a 2×2 factorial arrangement, with 12 replicates per treatment. The following treatments were assessed: finishing diets without rumen-protected fat (NFAT) or rumen-protected fat (RPF; 6% calcium salts); and nutritional management of dams during pregnancy, protein nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP). Half of the offspring from CTL and SUPP cows were fed the NFAT or

RPF diet during the feedlot period. The finishing diets were formulated to meet the nutritional requirements of animals according to NASEM (2016) (Table 1) and were provided *ad libitum* in two equal meals at 07:00 and 14:00 hours, ensuring between 3 and 5% orts.

The steers came from forty-eight multiparous (4 ± 3.6) Nellore cows inseminated from the same sire, and were subsequently randomly allocated to two experimental groups (CTL or SUPP). After 124 ± 21 days of gestation until parturition, each dam in the SUPP group received a protein supplement with ~396 g of CP per day (Table 1), while CTL cows received only mineral salt *ad libitum*. Both the SUPP and CTL cow groups were kept in paddocks of *Brachiaria brizanta* cv. Marandu, with a stocking rate of ~1.9 animal units/ha. At dry-season, which was the months of June, July, and August, the forage supply was 4.3, 4.0, and 6.4 kg of DM/100 kg BW and CP content of forage was 7.5, 5.9 and 7.4%, respectively. Dry matter intake from grazing cows during the gestation period evaluated was estimated according to the equations proposed by Gionbelli et al. (2016). Since measurements using markers were not possible, due to the indocility of Nellore dams compared to taurine breeds, which could cause abortions (Rodrigues et al., 2020). Supplementation during the mid- and late gestation phases met 100% of the protein requirements, and cows without supplementation only met 75% of their CP needs, which was considered a moderate restriction (Rodrigues et al., 2020). The body weights of dams in the insemination period (day 0), precalving (270 days after FTAI), and postcalving (45 days postpartum) was not affected by the maternal nutrition program. However, weight gain during pregnancy and reproductive performance in the next breeding season was improved in SUPP cows, which demonstrated the positive effect of CP supplementation on those animals (Rodrigues et al., 2020).

At the cow-calf, the SUPP and CTL groups were kept in the same pasture used during pregnancy; however, they only received mineral salt until weaning. Calves from CTL dams had a lower BW at birth (33.7 vs. 35.8 kg; $P < 0.05$); however, there was no difference in BW at weaning (205.5 vs. 207.3 kg; $P = 0.77$). The calves weaned from both groups were kept in the same pasture area with *Panicum maximum* cv. Tanzania during the rearing phase, and supplemented with a protein-energetic mineral mixture (0.3% body weight) until the beginning of the feedlot.

Performance measures

The feedlot lasted 175 days, with 40 days for diet and pen adaptation and 135 days for the experimental period. At the beginning of adaptation, steers were dewormed with Dectomax[®] (Doramectin 1%, Zoetis, Morumbi, SP, Brazil) and injected with two doses of the

Bopriva[®] vaccine (GnRF analog, Zoetis, São Paulo, SP, Brazil) with an interval of 30 days between the two doses. The body weight (BW) of the steers was recorded at the beginning and end of the experimental period using a digital scale (model RUDD 300, Coimma LTDA, Dracena, SP, Brazil). Weighing was performed 16 h after water and feed restrictions. The average daily gain (ADG) of the animals was calculated as $ADG, \text{ kg/day} = \text{final BW} - \text{initial BW} / \text{days in the experimental period}$.

Feedstuffs and orts were weighed daily and collected twice a week for analysis of dry matter and adjustment of intake of each animal. Dry matter intake (DMI) was calculated from the records of the feed offered daily and the weight of the feed remaining the next day. Dry matter intake relative to body weight (DMI_{bw}) was calculated as $DMI_{bw}, \% = \text{DMI, kg/BW, kg} \times 100$. Dry matter intake variation (DMI_{var}) was calculated as the difference in the DMI on two consecutive days using the following equation proposed by Bevens et al. (2005): $DMI_{var}, \% = [(\text{DMICD} - \text{DMIPD}) / \text{DMIPD}] \times 100$, in which DMICD = DMI of the current day in kg and DMIPD = DMI of the previous day in kg. When the value was negative, it was multiplied by -1. The feed efficiency (G:F) was calculated as the ratio of ADG and DMI and inversely calculated as the feed conversion ratio (FCR).

Slaughter and carcass assessment

Steers were slaughtered at a commercial slaughterhouse in Barretos (SP, Brazil), 34 km from the feedlot. The animals were previously stunned by the use of a captive bolt and then bled via the jugular vein, in accordance with humane slaughter practices following the Sanitary and Industrial Inspection Regulation for Animal Origin Products (Brasil, 1997). After removing the hide, head, feet, and viscera, the hot carcass weight (HCW) was recorded. Dressing percent was calculated as follows: $\text{Dressing percent, \%} = \text{HCW} / \text{final BW} \times 100$.

After 24 hours of cooling at 4°C in a cold room, the carcasses were weighed again to obtain the cold carcass weight (CCW). Chilling weight loss was calculated using the following equation: $\text{Chilling weight loss, \%} = [(\text{HCW} - \text{CCW}) / \text{HCW}] \times 100$. The pH and temperature of the carcasses were also measured after 24 hours of cooling, taking this measurement in the *longissimus thoracis* (LT) muscle between the 12th and 13th ribs of the left half of the carcass, using a calibrated portable pH/temperature meter (Model HI 99163; Hanna, Woonsocket, RI, USA).

Rib eye area (REA) and backfat thickness (BFT) were measured in sections of the LT muscle with bone between the 12th and 13th ribs of the left half of the carcass. The muscle area were traced on transparent paper and then scanned along with a standard measurement to be

later estimated using ImageJ[®] software (National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA). Backfat thickness was measured with a precision caliper with a millimeter scale positioned at $\frac{3}{4}$ of the medial border of the LT muscle.

Skeletal muscle collection and meat quality analyses

After removing the hide and noncarcass components, samples of LT muscle were collected from each animal from the left half of the carcass at the 13th rib height, transported in liquid nitrogen and stored in an ultrafreezer at -80°C for gene expression analyses. Twenty-four hours after cooling, six 2.54-cm-thick *longissimus lumborum* (LL) steaks were collected from the left half of the carcass and frozen at -20°C for further analysis of chemical composition and quality traits. The meat samples were vacuum-packed, frozen at -20°C and transported to the Meat Laboratory of the Animal Science Department of the Federal University of Lavras.

Meat quality analyses were performed on steaks with aging times of 0, 7, and 14 days, while the chemical composition was performed only on steaks with no aging time. The chemical composition was determined on 100 grams of each sample with subcutaneous fat previously removed and ground for near-infrared analyses using a FoodScan[™] (AOAC method: 2007-04; FOSS, Hillerod, Denmark).

The CIE color indices were estimated on the surface of steaks previously thawed overnight at 4°C. The steaks were removed from the vacuum packs for exposure to the oxygen for 30 minutes for the purpose of blooming. Meat surface reflectance data were recorded from the average of five consecutive measurements using a CM-700 spectrophotometric colorimeter (Kônica Minolta Sensing Inc., Osaka, Japan), with 8 mm aperture size, illuminant D65, 10° observer angle and in specular component excluded mode (SCE). From the readings obtained in SCE mode, brightness (L^*), redness (a^*) and yellowness (b^*) values were determined.

Steaks weights were recorded frozen and thawed after 16 hours at 4°C for thawing loss calculations that were reported as a percentage of the initial weight. The same steaks were cooked on a grill until they reached an internal temperature of 71°C, which was monitored using a portable digital thermometer. After cooking, the steaks remained at room temperature until the temperature stabilized and were subsequently weighed (AMSA, 1995). The cooking loss calculations were reported as a percentage of thawed steaks weight. Warner-Bratzler Square Shear Force (WBsSF) was performed on the same steaks used to estimate cooking losses according to the methodology described by Silva et al. (2015). For each steak, five

rectangular cores ($1.0 \times 1.0 \times 2.5$ cm) were obtained in the muscle fibers direction. Each rectangular core was sheared transversely at 200 mm/min by a Warner - Bratzler blade coupled to a TA.XTplus texturometer (Stable Micro Systems Ltd., Godalming, Surrey, United Kingdom). The cut resistance results were measured in Newtons from the average value of the five rectangular cores.

Gene expression analyses

The design of target and reference primers was performed using sequences that are registered and published in the GenBank and National Center for Biotechnology Information (NCBI) platforms (Table 2). Primers were designed using OligoPerfect Designer software (Invitrogen, Karlsruhe, Germany) and synthesized (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). Total RNA was extracted from muscle samples using QIAzol (QIAGEN, Valencia, CA) and treated with DNA-free DNase (Ambion, Austin, TX) according to the manufacturer's instructions. To analyse the 28S and 18S rRNA bands, the total RNA was electrophoresed in a 1.0% (m/v) agarose gel, stained with GelRed nucleic acid gel stain (Biotium, Hayward, CA) and visualized with a E-gel Imager Camera Hood (life technologies, Neve Yamin, Israel). The RNA quantity (ng/ μ L) and quality (260/280 and 260/230) were assessed using a spectrophotometer (DeNovix DS-11 Spectrophotometer, USA) at 260 nm. cDNA synthesis was performed using the HighCapacity cDNA Reverse Transcription Kit (Applied Biosystems, Foster City, CA) according to the manufacturer's instructions, and samples were stored at -20°C .

Real-time qPCR (RT-qPCR) was performed on an Eppendorf Realplex system (Eppendorf, Hamburg, Germany) with a SYBR Green detection system (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). PCRs were incubated in a 96-well plate at 50°C for 2 min, followed by 95°C for 10 min, and then 40 cycles of 95°C for 15 s and 60°C for 1 min. RT-qPCR analyses of each studied gene were performed using cDNA from 10 biological replicates, with 2 technical replicates per biological replicate. Biological replicates were selected at random within each treatment. Reference genes were tested, and the best individual gene or combination of endogenous controls was chosen using the web-based tool RefFinder. This tool selected the *β -actin* and *CASC3* (cancer susceptibility candidate 3) genes as more stable for use in gene expression analyses in bovine muscles (Coelho, 2018). A validation assay was performed to demonstrate that the amplification efficiencies of the target and reference genes were approximately equivalent. Standard curves were generated for the studied genes with the

following dilutions: 1:5, 1:25, 1:125, 1:625 and 1:3125. Relative expression levels were calculated according to the method described by Pfaffl (2001).

Statistical analyses

Performance measurement, carcass characteristics, meat quality and skeletal muscle gene expression in steers were analyzed in a 2×2 factorial scheme, with finishing diets (NFAT vs. RPF), maternal nutrition (CTL vs. SUPP) and their interactions as fixed effects. Additionally, for meat quality analysis, aging time was included within the model. The performance, carcass characteristics, skeletal muscle gene expression and chemical composition of meat from steers were analyzed using the GLM procedure (SAS Inst., Inc., Cary, NC). Meat quality traits were analyzed using the PROC MIXED procedure (SAS Inst. Inc., Cary, NC). Steers were considered as experimental units. The Shapiro-Wilk test was performed to assess the normality of all collected data. When data were not normally distributed, they were transformed using PROC RANK (SAS Inst. Inc., Cary, NC). Means were considered significant when $P \leq 0.05$, and trends were discussed when $0.05 < P \leq 0.10$.

We inform for the present research, a steer coming from the SUPP treatment and fed with the RPF diet suffered chronic tympanism during the experimental phase, therefore, all data of this animal were removed from the analyzes.

Results

There was no interaction between finishing diets and maternal nutrition for performance measures, carcass characteristics and gene expression or interaction with aging time for meat quality. Therefore, the data are shown and the effects were discussed separately by finishing diet, maternal nutritional management, and meat aging time.

The use of RPF in feedlot diets reduced the DMI and DMibw of the steers ($P < 0.01$; Table 3), and consequently, the final BW, ADG, and hot and cold carcass weights were lower ($P < 0.05$). Although the average daily gain of steers finished with RPF was lower, the FCR and G:F did not show differences between the diets ($P > 0.05$). In addition, a trend of a smaller REA was observed in the carcasses of steers that received RPF compared with the NFAT group ($P = 0.07$). However, when REA was adjusted to 100 kg of carcass, there was no difference between treatments ($P = 0.39$). Regarding maternal nutrition, there was no effect on feedlot performance or carcass characteristics of the offspring ($P > 0.05$; Table 3), except for pH_{24h}, which was higher in carcasses of steers born from SUPP dams than in the CTL group ($P = 0.01$).

There was no effect of the finishing diets or maternal nutrition on the chemical composition of the offspring meat ($P > 0.05$; Table 4). For color parameters, only a higher L^* value was observed in the meat of steers from CTL dams compared to the SUPP group ($P = 0.04$; Table 5). However, regarding other characteristics of meat quality, such as exudate losses and WBSF, there were no effects of maternal nutrition or the finishing diets ($P > 0.05$).

Regardless of the finishing diet or maternal nutritional background of the offspring, aging had an effect on most meat quality traits ($P < 0.01$; Table 6). There was an increase in L^* values and a decrease in b^* intensity over the aging period ($P < 0.01$), but the brightness in the meat on days 7 and 14 did not differ (Table 6). Thawing losses increased progressively with aging, and cooking losses were opposite when the meats were aged ($P < 0.01$). In addition, a decrease in WBSF of approximately 30% was observed in meat at 14 days compared to 0 aging time ($P < 0.01$).

Figures 1 and 2 present the relative gene expression in the LT muscle of steers fed to finishing diets with or without rumen-protected fat and born from cows supplemented or not supplemented during mid- to late gestation, respectively. Steers fed RPF showed a greater abundance of mRNA for *MyHC I* ($P = 0.03$), *MyHC IIx* ($P = 0.04$), *IGF1* ($P = 0.005$), *COL3A1* ($P = 0.03$), *FNI* ($P < 0.001$), and *ACACA* ($P = 0.02$) and tended to increase the mRNA expression of the *SREBF1* ($P = 0.07$) gene than the NFAT group. Steers born from SUPP dams had a greater mRNA of genes *MyHC I* ($P = 0.04$) and *CPT2* ($P = 0.03$) and a tendency toward greater mRNA expression of *FASN* ($P = 0.09$) and *ACACA* ($P = 0.06$) than steers from CTL dams.

Discussion

The use of rumen-protected fat in diets for ruminants is a strategy to increase energy density and reduce the risk of metabolic disorders (Ladeira et al., 2014) and methane emissions, which can result in improvements in performance, carcass characteristics and meat quality (Fiorentini et al., 2012a; Fiorentini et al., 2014). However, in the present study, the use of RPF reduced the DMI of steers by ~21% during the finishing phase (Table 3). This result contrasts with other studies using sources of protected fat in feedlot diets (Fiorentini et al., 2012b; Santana et al., 2014; Barducci et al., 2015) and may be associated with high levels of dietary fat. For example, the studies previously cited did not exceed the EE content of the diet by 7%, which is lower than that used in the present study (Table 1).

According to Zinn and Jorquera (2007), to avoid affecting the dietary value of supplementary fat, 7% of the total dry matter intake is recommended. Since high plasma concentrations of long-chain fatty acids can lead to an inhibition of gastric emptying due to direct effects within the hypothalamus or through the vasovagal reflex via vagal afferents, reducing the intake of dry matter (Chelikani et al., 2004).

As a consequence of low DMI using RPF, ADG, final BW and carcass weight were lower (Table 3), which is consistent with the results reported in the literature (Araujo et al., 2010; Warner et al., 2015). The ribeye area is a measure that relates to carcass muscularity (Williams, 2002), and in this case, there was a tendency toward a lower value for steers fed with RPF ($P = 0.07$). However, this measure is affected by the animal's body weight, so when it was adjusted for each 100 kg of carcass (Leme et al., 2000), this difference between treatments disappeared, indicating that the deposition of muscle tissue was similar in both diets (Table 3).

Regarding maternal nutritional background, previous studies have shown that protein restriction in dams from the second third of gestation can affect the performance and carcass characteristics of the offspring during the finishing phase (Greenwood and Cafe, 2007; Stalker et al., 2007; Underwood et al., 2010). However, other studies that evaluated the effect of protein supplementation during mid- to late gestation on the performance and carcass characteristics of the offspring did not find effects of the fetal programming protocols (Larson et al., 2009; Mulliniks et al., 2012; Maresca et al., 2019), similar to the findings of the current study. In this case, the discrepancies found in the literature and those observed in this study may be associated with differences in severity, time and stage of pregnancy, which led to nutritional restriction of the dam (Paradis et al., 2017). In view of this, a reduction of ~25% of the protein requirements in pregnant cows can be considered a moderate restriction (Rodrigues et al., 2020), which can be compensated with metabolic and physiological adaptations of the dam (Rotta et al., 2015) to maintain fetal concentrations of glucose (Vonnahme et al., 2006) and amino acids (Jobgen et al., 2008). Therefore, the effects on the growth and performance of offspring from birth to the finishing phase can be minimal or null (Mulliniks et al., 2015). In addition, the maternal nutrition effect may be disguised when the feedlot occurs when steers are approximately 18 - 24 months old, a normal condition in the Brazilian system.

Knowledge of the genes that regulate the metabolic properties of skeletal muscle has aroused interest in animal production, since the type of muscle fiber plays an important role in growth dynamics (Moreno-Sánchez et al., 2010), as well as in the organoleptic properties of

meat (Picard and Gagaoua, 2020). In the present study, steers fed with RPF during feedlot showed a greater expression of *MyHC I*, as well as *MyHC IIx*, in skeletal muscle (Figure 1). The abundance of *MyHC I* mRNA may be associated with a drop of ~21% in DMI, as well as a lower intake of starch that was replaced by rumen-protected fat (Table 1). On the other hand, it has been demonstrated in mice that high plasma concentrations of triglycerides, at the beginning of a nutritional fat regime, can encourage the conversion of muscle fibers to an oxidative type (de Wilde et al., 2008). This fact was explained by the initial insulin resistance increase caused by high concentrations of lipids in plasma, which leads to upregulation of the expression of genes related to the oxidative phosphorylation complex. However, high plasma concentrations of fatty acids over a prolonged period also reduce the oxidative capacity of muscle fibers (de Wilde et al., 2008). Therefore, changes in muscle fiber types can occur with the use of a high-EE diet in beef cattle feedlots.

In conditions of restricted intake, as in the case of steers fed RPF, the plasma levels of growth hormone may be elevated, in contrast to a reduction in IGF-1. Although the plasma concentrations of these hormones were not measured in our study, the increase in mRNA expression of *IGFIR* can be a compensatory mechanism (Busato et al., 2016). On the other hand, studies have shown that IGF1 receptors, as well as insulin receptors, have structural and functional homologies. Therefore, the same receptor may have an affinity for IGF1 or insulin and perform the same glucose uptake function (LeRoith and Yakar, 2007; O'Neill et al., 2015). In this sense, the upregulation of *IGFIR* in steers fed RPF may be an alternative to an insulin resistance process probably caused by high plasma concentrations of fatty acids due to the high inclusion of lipids in the diet. In muscle, insulin binding to IR or IGF1R activates the PI3-kinase pathway by phosphorylation of insulin receptor substrates 1 and 2, which induces SREBP1 (Guillet-Deniau et al., 2002; Nadeau et al., 2004). This protein, which is encoded by the *SREBF1* gene, usually controls the expression of *ACACA*, *FASN* and *SCD1*, which are involved in *de novo* fatty acid synthesis (Shimano, 2001). Additionally, it has been reported that SREBP1 regulates the expression of *Slc2a4* in muscle through its binding in the promoter region of that gene (Poletto et al., 2015). Therefore, despite the fact that we have not assessed the glucose-signaling pathway at protein level, the upregulation of mRNA expression of *SREBF1* in steers fed RPF may indicate a mechanism for glucose uptake (Figure 1).

Another important fact is that IGF1 receptors are also involved in the translocation of GLUT4 transporters to the sarcolemma by activating the PI3-kinase and MAP-kinase pathways (Siddle, 2011). Although gene expression for GLUT4 receptors has not been evaluated, upregulation of mRNA expression of *MyHC IIx* in steers fed RPF suggests an

increased use of glucose in the muscle (Figure 1). *MyHC IIx* expression is a marker of glycolytic fibers (Blaauw et al., 2011), and these fibers use glucose as the main energy source (Picard and Gagaoua, 2020).

Regarding the effect of the maternal nutritional background of offspring, it was evidenced that steers born from SUPP dams showed greater expression of *MyHC I* during finishing phase, which is a marker of type I fibers (Figure 2). However, these same animals at birth and during the preweaning phase did not show effects of gestational nutrition when expressing the *MyHCs* isoforms ($P > 0.05$). This shows that the metabolic plasticity of skeletal muscle can be regulated by nutritional stimuli not only during the prenatal phase, but also in the long term during the postnatal life (Aragão et al., 2014; Picard and Gagaoua, 2020). Therefore, it is likely that the greater expression of *MyHC I* in steers from SUPP dams is a consequence of nutritional management during the rearing phase. Bearing in mind that, in central Brazil, the majority cow-calf operations wean calves in conditions of low supply and quality forage (Ferraz and de Felício, 2010). In this sense, it is possible that calves from SUPP dams with a lower capacity for nutrient absorption due to impaired development of the intestinal villi during fetal phase (da Cruz et al., 2019; Rodrigues et al., 2020), have gone through a nutritional restriction process during the rearing phase. Therefore changes in the muscle fiber composition, expressing a more oxidative phenotype, are more evident during the postweaning phase (White et al., 2000; Greenwood et al., 2009), as it is a way to spend less energy and produce more ATP per unit of glucose with respect to glycolytic fibers (Lehnert et al., 2006).

Differences in the expression of biomarkers for type of muscle fiber caused by maternal nutritional management can affect some carcass characteristics and meat quality of offspring. Therefore, it is possible that the higher muscle pH in the carcasses of offspring born from SUPP cows is related to a greater concentration of type I fibers (Table 3). This happens because muscles with high concentrations of oxidative fibers have a low rate and extent of postmortem pH decline due to the low accumulation of lactic acid (Kim, Yang, & Jeong, 2016). Consequently, a higher pH of the carcasses of offspring from SUPP cows may have reduced the brightness of the meats compared to the offspring from CTL group (Table 5). Since high pH values can induce a greater retention of intracellular water that manifests itself as increasing light absorption and decreasing reflectance (Ramanathan et al., 2020).

Intramuscular fat is a very popular aspect in some markets due to its positive effects on the tenderness, flavor and juiciness of meat (Hunt et al., 2014). The development of this tissue is intensified during the fetal and neonatal stages and provides places for the

accumulation of fat through lipogenesis during the finishing phase (Du et al., 2015). Therefore, transcription factors such as *ZFP423* and *PPARG* have important roles in adipogenic impairment and differentiation, respectively (Gupta et al., 2010; Duarte et al., 2013). In view of the fact that gestational supplementation positively affects the expression of these adipogenic genes in the offspring at weaning (Rodrigues et al., 2020). It is possible that a greater number of intramuscular adipocytes was recruited during the preweaning phase in calves born from SUPP dams, which is known as the marbling window (Du et al., 2015).

In our study with these same animals used by Rodrigues et al. (2020), our goal of using RPF in the diet during the finishing phase was to increase the uptake of PUFAs in the body, which could regulate the expression of *PPARs* (Varga et al., 2011), as well as others genes linked to lipid metabolism (Oliveira et al., 2014). On the other hand, it is known that SREBP1 encoded by *SREBF1* gene, is an enhancer of the regulation of Slc2a4/GLUT4 in adipocytes (Im et al., 2006) and muscle cells (Poletto et al., 2015), which could increase the glucose uptake from diets high in concentrates, aiming to increase the synthesis of intramuscular fat. Regardless of the maternal nutritional background, feeding with RPF of both offspring during the finishing phase had an effect on the upregulation of the *SREBF1* and consequently of *ACACA*, which are markers of lipogenesis induction. However, no difference was observed in intramuscular fat (Table 4). On the other hand, when the effect of maternal nutritional background on the regulation of genes in skeletal muscle of offspring during the finishing phase was evaluated, the upregulation of *ACACA* and *FASN* genes of steers born from SUPP dams was observed. This is a fact, which may be related to a higher lipogenic activity (Ward, Woodward, Otter, & Doran, 2010), probably due to a greater number of adipocytes recruited during the fetal phase.

In *de novo* fatty acid synthesis, acetyl-CoA carboxylase and fatty acid synthase are responsible for catalyzing the synthesis of malonyl-CoA and subsequently the formation of long-chain fatty acids (Ladeira et al., 2016). However, although the mRNA of *ACACA* and *FASN* genes were more highly expressed in steers from SUPP dams, the percentage of intramuscular fat in meat did not differ compared to the CTL group (Table 4). Therefore, part of our hypothesis that maternal supplementation could upregulate the expression of lipogenic genes in the offspring during the finishing phase was verified. The lack of difference in the intramuscular fat content of steers from SUPP cows may be related to the greater expression of the *CPT2* gene (Figure 2). The enzyme encoded by the *CPT2* gene is responsible for transforming acyl-carnitine into acyl-CoA in the mitochondria to then enter the beta-oxidation pathway (Ladeira et al., 2018), and the upregulation of this gene is related to a greater

abundance of *MyHC I* (Boufroua et al., 2018). Therefore, an increase in the oxidative isoforms of muscle fibers increases the oxidation of fatty acids as an energy source (Kim, Wellmann, Smith, & Johnson, 2018; Picard and Gagaoua, 2020). In view of this, the greater mRNA expression of genes related to *de novo* synthesis (*ACACA* and *FASN*) and degradation (*CPT2*) of fatty acids in muscle of steers from SUPP dams may result in an increase in lipid turnover, which prevents the deposition of intramuscular fat (Teixeira et al., 2017).

Adipocytes and fibroblasts are derived from the same pool of cells called fibroadipogenic progenitors that differ from myogenic progenitors during early development (Du et al., 2013). Both adipogenic and fibrogenic cell lines are located in the extracellular matrix (ECM) that surrounds muscle fibers (Duarte et al., 2013). The collagen content in skeletal muscle is a balance between synthesis and degradation, and an increase in the production of connective tissue constituents contributes to meat toughness (Duarte et al., 2011; Purslow, 2014). Different stimuli can affect collagen deposition, especially nutritional status. Restriction of nutrient intake in cattle has shown increases in the deposition of collagen in meat (Archile-Contreras et al., 2010). However, in our study, with a ~21% reduction in DMI of steers fed with RPF, an increase in the total collagen in the meat was not evident (Tables 4), although there was an upregulation of the *COL3A1* and *FNI* genes in the muscle of these animals (Figure 1). A study with 35% nutritional restriction in lambs showed an increase in mRNA abundance for genes related to collagen and fibronectin deposition (Zhao et al., 2015). Several studies have indicated that external stress stimuli, such as nutrient restriction, are responsible for the activation of the p38 MAPK pathway, which directly upregulates fibrogenic genes (Kamaraju and Roberts, 2005; Zheng et al., 2011; Zhao et al., 2015).

Although a nutritional restriction can regulate fibrogenic genes in skeletal muscle, also, the uptake of high concentrations of lipids in the body can control the expression of these genes. For example, studies in humans and adult mice indicate that high plasma concentrations of lipids can upregulate genes that control collagen deposition, but other genes related to metalloproteinases, proteoglycans and laminins, which are associated with inflammatory processes in ECM, are also upregulated (Richardson et al., 2005; Williams et al., 2015). In this case, it is possible that an excess of triglycerides due to a high intake of RPF for a long period during the feedlot could have upregulated the *COL3A1* and *FNI* genes as a proinflammatory response and not for collagen deposition in muscle.

In a previous study with the same animals used in this trial, it was evidenced through molecular markers that maternal supplementation during mid- to late gestation positively

affected the myogenesis and adipogenesis of calves at weaning (Rodrigues et al., 2020). Therefore, with the supply of RPF in the finishing diet for offspring born from SUPP dams, we expected that the supply of fatty acids could be used by the adipocytes for a greater deposition of intramuscular fat. Although, the effects of RPF feeding during the finishing phase were not related to maternal nutritional background, the regulation of lipogenic and type of muscle fiber genes in the offspring was positive. However, phenotypic effects such as intramuscular fat and meat tenderness were not affected (Tables 4 and 5). On the other hand, differences in meat quality throughout aging did not depend on the finishing diets used in this trial or the maternal nutritional background of the offspring (Table 6). Therefore, the results of the meat aging presented will not be discussed, since it is not the focus of this study.

Conclusions

The finishing with rumen-protected fat in the offspring regardless of maternal nutritional background affects the performance and weight of the carcasses, as well as the expression of myogenic and fibro/lipogenic genes, without affecting the deposition of intramuscular fat, total collagen or meat tenderness. Finishing of offspring with rumen-protected fat and maternal nutritional background do not affect the physical-chemical traits of meat aged.

Declaration of Competing Interest

None

Acknowledgements

Authors thanks Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG; Grant# CVZ-PPM-00441-14), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES; Grant# 2116/2014), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; Brasilia DF, Brazil), Trouw Nutrition (Campinas, São Paulo, Brazil) and Nutricorp (São Paulo, São Paulo, Brazil). The authors also thank the Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios, Regional Center of Colina (APTA; Colina, São Paulo, Brazil) for technical support, facilities and provide the animals for this research.

References

- AMSA, 1995. Research guidelines for cookery, sensory evaluation, and instrumental tenderness measurements of fresh meat. American Meat Science Association and National Live Stock and Meat Board, Chicago, IL.
- Aragão, R.d.S., Guzmán-Quevedo, O., Pérez-García, G., Manhaes-de-Castro, R., Bolanos-Jiménez, F., 2014. Maternal protein restriction impairs the transcriptional metabolic flexibility of skeletal muscle in adult rat offspring. *British journal of nutrition* 112, 328-337.
- Araujo, D., Cooke, R., Hansen, G., Staples, C., Arthington, J., 2010. Effects of rumen-protected polyunsaturated fatty acid supplementation on performance and physiological responses of growing cattle after transportation and feedlot entry. *J. Anim. Sci.* 88, 4120-4132.
- Archile-Contreras, A., Mandell, I., Purslow, P., 2010. Disparity of dietary effects on collagen characteristics and toughness between two beef muscles. *Meat Science* 86, 491-497.
- Barducci, R.S., Sarti, L.M.N., Millen, D.D., Putarov, T.C., Ribeiro, F.A., Franzói, M.C.d.S., Costa, C.F.d., Martins, C.L., Arrigoni, M.D.B., 2015. Ácidos graxos no desempenho e nas respostas imunológicas de bovinos Nelore confinados. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 50, 499-509.
- Bell, A.W., Greenwood, P.L., 2012. Optimizing maternal cow, grower and finisher performance in beef production systems. *Optimization of feed use efficiency in ruminant production systems*, 45.
- Bevans, D., Beauchemin, K., Schwartzkopf-Genswein, K., McKinnon, J., McAllister, T., 2005. Effect of rapid or gradual grain adaptation on subacute acidosis and feed intake by feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 83, 1116-1132.
- Bionaz, M., Thering, B.J., Loo, J.J., 2012. Fine metabolic regulation in ruminants via nutrient–gene interactions: saturated long-chain fatty acids increase expression of genes involved in lipid metabolism and immune response partly through PPAR- α activation. *British Journal of Nutrition* 107, 179-191.
- Blaauw, B., Schiaffino, S., Reggiani, C., 2011. Mechanisms modulating skeletal muscle phenotype. *Comprehensive Physiology* 3, 1645-1687.
- Boufroura, F.-Z., Le Bachelier, C., Tomkiewicz-Raulet, C., Schlemmer, D., Benoist, J.-F., Grondin, P., Lamotte, Y., Mirguet, O., Mouillet-Richard, S., Bastin, J., 2018. A new AMPK activator, GSK773, corrects fatty acid oxidation and differentiation defect in CPT2-deficient myotubes. *Human molecular genetics* 27, 3417-3433.

- Brasil, 1997. Regulamento de Inspeção Industrial e Sanitária de Produtos de Origem Animal: Decreto nº 30.691, de 29 de março de 1952, e alterações. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento.
- Busato, K., Gomes, R., Ladeira, M., Duarte, M., Freitas, N., Rodrigues, A., Chalfun-Junior, A., Paiva, L., Chizzotti, M., 2016. Expression of genes related to the regulation of muscle protein turnover in Angus and Nellore bulls. *J. Anim. Sci.* 94, 1472-1481.
- Carvalho, J.R.R.d., 2015. Performance and postruminal starch digestion of Nellore and Angus young bulls fed with whole shelled corn without forage. *Animal Science*. Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brazil, p. 126.
- Chelikani, P.K., Glimm, D.R., Keisler, D.H., Kennelly, J.J., 2004. Effects of feeding or abomasal infusion of canola oil in Holstein cows. 2. Gene expression and plasma concentrations of cholecystokinin and leptin. *The Journal of dairy research* 71, 288.
- Coelho, T.C., 2018. Avaliação de genes de referência em diferentes tecidos de bovinos de corte. *Zootecnia*. Universidade Federal de Lavras, Lavras, p. 45.
- da Cruz, W.F., Schoonmaker, J.P., de Resende, F.D., Siqueira, G.R., Rodrigues, L.M., Zamudio, G.D., Ladeira, M.M., 2019. Effects of maternal protein supplementation and inclusion of rumen-protected fat in the finishing diet on nutrient digestibility and expression of intestinal genes in Nellore steers. *Animal Science Journal* 90, 1200-1211.
- de Wilde, J., Mohren, R., van den Berg, S., Boekschoten, M., Dijk, K.W.-V., De Groot, P., Muller, M., Mariman, E., Smit, E., 2008. Short-term high fat-feeding results in morphological and metabolic adaptations in the skeletal muscle of C57BL/6J mice. *Physiological genomics* 32, 360-369.
- Du, M., Huang, Y., Das, A., Yang, Q., Duarte, M., Dodson, M., Zhu, M.-J., 2013. Meat Science and Muscle Biology Symposium: manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 91, 1419-1427.
- Du, M., Wang, B., Fu, X., Yang, Q., Zhu, M.-J., 2015. Fetal programming in meat production. *Meat science* 109, 40-47.
- Duarte, M., Paulino, P., Fonseca, M., Diniz, L., Cavali, J., Serão, N., Gomide, L., Reis, S., Cox, R.B., 2011. Influence of dental carcass maturity on carcass traits and meat quality of Nellore bulls. *Meat Science* 88, 441-446.
- Duarte, M.S., Paulino, P.V.R., Das, A.K., Wei, S., Serão, N.V.L., Fu, X., Harris, S.M., Dodson, M.V., Du, M., 2013. Enhancement of adipogenesis and fibrogenesis in skeletal muscle of Wagyu compared with Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 91, 2938-2946.

- Ferraz, J.B.S., de Felício, P.E., 2010. Production systems—An example from Brazil. *Meat science* 84, 238-243.
- Fiorentini, G., Berchielli, T.T., Santana, M.C.A., Dian, P.H.M., Reis, R.A., Sampaio, A.A.M., Biehl, M.V., 2012a. Qualitative characteristics of meat from confined crossbred heifers fed with lipid sources. *Scientia Agricola* 69, 336-344.
- Fiorentini, G., Carvalho, I., Messana, J., Castagnino, P., Berndt, A., Canesin, R., Frighetto, R., Berchielli, T.T., 2014. Effect of lipid sources with different fatty acid profiles on the intake, performance, and methane emissions of feedlot Nellore steers. *J. Anim. Sci.* 92, 1613-1620.
- Fiorentini, G., Santana, M.C.A., Sampaio, A.A.M., Reis, R.A., Ribeiro, A.F., Berchielli, T.T., 2012b. Intake and performance of confined crossbred heifers fed different lipid sources. *Revista Brasileira de Zootecnia* 41, 1490-1498.
- Gionbelli, M.P., Valadares Filho, S., Duarte, M., 2016. Nutritional requirements for pregnant and non-pregnant beef cows. *Nutrient Requirements of Zebu and Crossbred Cattle*. (Eds SC Valadares Filho, LFC Costa e Silva, MP Gionbelli, PP Rotta, MI Marcondes, ML Chizzotti, LF Prados.) pp, 251-272.
- Greenwood, P., Tomkins, N., Hunter, R., Allingham, P., Harden, S., Harper, G., 2009. Bovine myofiber characteristics are influenced by postweaning nutrition. *J. Anim. Sci.* 87, 3114-3123.
- Greenwood, P.L., Cafe, L.M., 2007. Prenatal and pre-weaning growth and nutrition of cattle: long-term consequences for beef production. *Animal* 1, 1283-1296.
- Guillet-Deniau, I., Mieulet, V., Le Lay, S., Achouri, Y., Carré, D., Girard, J., Fougère, F., Ferré, P., 2002. Sterol regulatory element binding protein-1c expression and action in rat muscles: insulin-like effects on the control of glycolytic and lipogenic enzymes and UCP3 gene expression. *Diabetes* 51, 1722-1728.
- Gupta, R.K., Arany, Z., Seale, P., Mepani, R.J., Ye, L., Conroe, H.M., Roby, Y.A., Kulaga, H., Reed, R.R., Spiegelman, B.M., 2010. Transcriptional control of preadipocyte determination by Zfp423. *Nature* 464, 619.
- Hunt, M., Garmyn, A., O'Quinn, T., Corbin, C., Legako, J., Rathmann, R., Brooks, J., Miller, M., 2014. Consumer assessment of beef palatability from four beef muscles from USDA Choice and Select graded carcasses. *Meat science* 98, 1-8.
- Im, S.-S., Kwon, S.-K., Kang, S.-Y., Kim, T.-H., Kim, H.-I., Hur, M.-W., Kim, K.-S., Ahn, Y.-H., 2006. Regulation of GLUT4 gene expression by SREBP-1c in adipocytes. *Biochemical Journal* 399, 131-139.

- Jobgen, W., Ford, S., Jobgen, S., Feng, C., Hess, B., Nathanielsz, P., Li, P., Wu, G., 2008. Baggs ewes adapt to maternal undernutrition and maintain conceptus growth by maintaining fetal plasma concentrations of amino acids. *J. Anim. Sci.* 86, 820-826.
- Kamaraju, A.K., Roberts, A.B., 2005. Role of Rho/ROCK and p38 MAP kinase pathways in transforming growth factor- β -mediated Smad-dependent growth inhibition of human breast carcinoma cells in vivo. *Journal of Biological Chemistry* 280, 1024-1036.
- Kim, G.-D., Yang, H.-S., Jeong, J.-Y., 2016. Comparison of characteristics of myosin heavy chain-based fiber and meat quality among four bovine skeletal muscles. *Korean journal for food science of animal resources* 36, 819.
- Kim, J., Wellmann, K.B., Smith, Z.K., Johnson, B.J., 2018. All-trans retinoic acid increases the expression of oxidative myosin heavy chain through the PPAR δ pathway in bovine muscle cells derived from satellite cells. *J. Anim. Sci.* 96, 2763-2776.
- Ladeira, M., Schoonmaker, J., Gionbelli, M., Dias, J., Gionbelli, T., Carvalho, J.R., Teixeira, P., 2016. Nutrigenomics and beef quality: a review about lipogenesis. *International journal of molecular sciences* 17, 918.
- Ladeira, M., Schoonmaker, J., Swanson, K., Duckett, S., Gionbelli, M., Rodrigues, L., Teixeira, P., 2018. Nutrigenomics of marbling and fatty acid profile in ruminant meat. *animal* 12, s282-s294.
- Ladeira, M.M., Machado Neto, O.R., Santarosa, L.d.C., Chizzotti, M.L., Oliveira, D.M.d., Carvalho, J.R.R.d., Alves, M.C.L., 2014. Desempenho, características de carcaça e expressão de genes em tourinhos alimentados com lipídeos e monensina. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 49, 728-736.
- Larson, D.M., Martin, J.L., Adams, D.C., Funston, R.N., 2009. Winter grazing system and supplementation during late gestation influence performance of beef cows and steer progeny. *J. Anim. Sci.* 87, 1147-1155.
- Lehnert, S., Byrne, K., Reverter, A., Nattrass, G., Greenwood, P., Wang, Y., Hudson, N., Harper, G., 2006. Gene expression profiling of bovine skeletal muscle in response to and during recovery from chronic and severe undernutrition. *J. Anim. Sci.* 84, 3239-3250.
- Leme, P., Boin, C., Margarido, R., Tedeschi, L., Hausknecht, J., Alleoni, G., Luchiarri Filho, A., 2000. Growth performance in feedlot and carcass characteristics of beef cattle from several crossbreds slaughtered in three body weight ranges. *Revista Brasileira de Zootecnia (Brazil)*.

- Lemos, B.J.M., de Souza, F.M., Moreira, K.K.G., Guimarães, T.P., Pereira, M.L.R., Ferreira, S.F., da Silva, R.M., 2012. Suplementação de bovinos de corte em pastejo. *PUBVET* 6, Art. 1455-1459.
- LeRoith, D., Yakar, S., 2007. Mechanisms of disease: metabolic effects of growth hormone and insulin-like growth factor 1. *Nature clinical practice Endocrinology & metabolism* 3, 302-310.
- Lima, E.d.S., Morais, J.P.G.d., Roça, R.d.O., Valente, T.N.P., Andrade, E.N.d., Deminicis, B.B., 2016. Performance and carcass characteristics of cattle fed lipid sources in the diet. *Canadian Journal of Animal Science* 96, 581-588.
- Maresca, S., Valiente, S.L., Rodriguez, A.M., Testa, L.M., Long, N.M., Quintans, G.I., Pavan, E., 2019. The influence of protein restriction during mid-to late gestation on beef offspring growth, carcass characteristic and meat quality. *Meat science* 153, 103-108.
- Marquez, D., Paulino, M., Rennó, L., Villadiego, F., Ortega, R., Moreno, D., Martins, L., De Almeida, D., Gionbelli, M., Manso, M., 2017. Supplementation of grazing beef cows during gestation as a strategy to improve skeletal muscle development of the offspring. *animal* 11, 2184-2192.
- Moreno-Sánchez, N., Rueda, J., Carabaño, M.J., Reverter, A., McWilliam, S., González, C., Díaz, C., 2010. Skeletal muscle specific genes networks in cattle. *Functional & integrative genomics* 10, 609-618.
- Mulliniks, J., Sawyer, J., Harrelson, F., Mathis, C., Cox, S., Löest, C., Petersen, M., 2015. Effect of late gestation bodyweight change and condition score on progeny feedlot performance. *Anim. Prod. Sci.* 56, 1998-2003.
- Mulliniks, J., Sawyer, J., Mathis, C., Cox, S., Petersen, M., 2012. Winter protein management during late gestation alters range cow and steer progeny performance. *J. Anim. Sci.* 90, 5099-5106.
- Nadeau, K.J., Leitner, J.W., Gurerich, I., Draznin, B., 2004. Insulin regulation of sterol regulatory element-binding protein-1 expression in L-6 muscle cells and 3T3 L1 adipocytes. *Journal of Biological Chemistry* 279, 34380-34387.
- National Academies of Sciences, E., Medicine, 2016. *Nutrient Requirements of Beef Cattle: Eighth Revised Edition*. The National Academies Press, Washington, DC.
- O'Neill, B.T., Lauritzen, H.P., Hirshman, M.F., Smyth, G., Goodyear, L.J., Kahn, C.R., 2015. Differential role of insulin/IGF-1 receptor signaling in muscle growth and glucose homeostasis. *Cell reports* 11, 1220-1235.

- Oliveira, D., Chalfun-Junior, A., Chizzotti, M., Barreto, H., Coelho, T., Paiva, L., Coelho, C., Teixeira, P., Schoonmaker, J., Ladeira, M., 2014. Expression of genes involved in lipid metabolism in the muscle of beef cattle fed soybean or rumen-protected fat, with or without monensin supplementation. *J. Anim Sci.*
- Owens, F.N., Secrist, D.S., Hill, W.J., Gill, D.R., 1998. Acidosis in cattle: A review. *J. Anim. Sci.* 76, 275-286.
- Paradis, F., Wood, K.M., Swanson, K.C., Miller, S.P., McBride, B.W., Fitzsimmons, C., 2017. Maternal nutrient restriction in mid-to-late gestation influences fetal mRNA expression in muscle tissues in beef cattle. *BMC genomics* 18, 632.
- Pfaffl, M.W., 2001. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucl Acids Res* 29.
- Picard, B., Gagaoua, M., 2020. Muscle fiber properties in cattle and their relationships with meat qualities: an overview. *Journal of Agricultural and Food Chemistry.*
- Pinto, A.C.J., Millen, D.D., 2018. Nutritional recommendations and management practices adopted by feedlot cattle nutritionists: The 2016 Brazilian survey. *Canadian Journal of Animal Science.*
- Poletto, A.C., Furuya, D.T., David-Silva, A., Ebersbach-Silva, P., Santos, C.L., Corrêa-Giannella, M.L., Passarelli, M., Machado, U.F., 2015. Oleic and linoleic fatty acids downregulate Slc2a4/GLUT4 expression via NFκB and SREBP1 in skeletal muscle cells. *Molecular and cellular endocrinology* 401, 65-72.
- Purslow, P.P., 2014. New developments on the role of intramuscular connective tissue in meat toughness. *Annual review of food science and technology* 5, 133-153.
- Ramanathan, R., Hunt, M.C., Mancini, R.A., Nair, M.N., Denzer, M.L., Suman, S.P., Mafi, G.G., 2020. Recent Updates in Meat Color Research: Integrating Traditional and High-Throughput Approaches. *Meat and Muscle Biology* 4.
- Richardson, D.K., Kashyap, S., Bajaj, M., Cusi, K., Mandarino, S.J., Finlayson, J., DeFronzo, R.A., Jenkinson, C.P., Mandarino, L.J., 2005. Lipid infusion decreases the expression of nuclear encoded mitochondrial genes and increases the expression of extracellular matrix genes in human skeletal muscle. *Journal of Biological Chemistry* 280, 10290-10297.
- Rodrigues, L.M., Schoonmaker, J.P., Resende, F.D., Siqueira, G.R., Rodrigues Machado Neto, O., Gionbelli, M.P., Ramalho Santos Gionbelli, T., Ladeira, M.M., 2020. Effects of protein supplementation on Nellore cows' reproductive performance, growth, myogenesis, lipogenesis and intestine development of the progeny. *Anim. Prod. Sci.*, -.

- Rotta, P., Valadares Filho, S., Gionbelli, T., e Silva, L.C., Engle, T., Marcondes, M., Guimarães, S., Nascimento, C., Carvalho, B., Silva, F., 2015. Effects of day of gestation and feeding regimen in Holstein× Gyr cows: III. Placental adaptations and placentome gene expression. *J. Dairy. Sci.* 98, 3224-3235.
- Santana, M., Fiorentini, G., Dian, P., Canesin, R., Messana, J., Oliveira, R., Reis, R., Berchielli, T.T., 2014. Growth performance and meat quality of heifers receiving different forms of soybean oil in the rumen. *Animal Feed Science and Technology* 194, 35-43.
- Schmidely, P., Ghazal, S., Berthelot, V., 2017. Effect of rumen-protected conjugated linoleic acid on ruminal biohydrogenation and transfer of fatty acids to milk in dairy goats. *Livestock Science* 199, 7-13.
- Shimano, H., 2001. Sterol regulatory element-binding proteins (SREBPs): transcriptional regulators of lipid synthetic genes. *Progress in lipid research* 40, 439-452.
- Siddle, K., 2011. Signalling by insulin and IGF receptors: supporting acts and new players. *Journal of molecular endocrinology* 47, R1-R10.
- Silva, D.R.G., Torres Filho, R.A., Cazedey, H.P., Fontes, P.R., Ramos, A.L.S., Ramos, E.M., 2015. Comparison of Warner–Bratzler shear force values between round and square cross-section cores from cooked beef and pork Longissimus muscle. *Meat Science* 103, 1-6.
- Sniffen, C.J., O'Connor, J.D., Van Soest, P.J., Fox, D.G., Russell, J.B., 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. *J. Anim. Sci.* 70, 3562-3577.
- Stalker, L.A., Ciminski, L.A., Clark, R.T., 2007. Effects of weaning date and prepartum protein supplementation on cow performance and calf growth. *Rangeland Ecology & Management* 60, 578-587.
- Teixeira, P.D., Oliveira, D.M., Chizzotti, M.L., Chalfun-Junior, A., Coelho, T.C., Gionbelli, M., Paiva, L.V., Carvalho, J.R.R., Ladeira, M.M., 2017. Subspecies and diet affect the expression of genes involved in lipid metabolism and chemical composition of muscle in beef cattle. *Meat Science* 133, 110-118.
- Underwood, K., Tong, J., Price, P., Roberts, A., Grings, E., Hess, B., Means, W., Du, M., 2010. Nutrition during mid to late gestation affects growth, adipose tissue deposition, and tenderness in cross-bred beef steers. *Meat science* 86, 588-593.
- Vale, P., Gibbs, H., Vale, R., Christie, M., Florence, E., Munger, J., Sabaini, D., 2019. The expansion of intensive beef farming to the Brazilian Amazon. *Global Environmental Change* 57, 101922.

- Varga, T., Czimmerer, Z., Nagy, L., 2011. PPARs are a unique set of fatty acid regulated transcription factors controlling both lipid metabolism and inflammation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Basis of Disease* 1812, 1007-1022.
- Vonnahme, K., Hess, B., Nijland, M., Nathanielsz, P., Ford, S., 2006. Placental differentiation may compensate for maternal nutrient restriction in ewes adapted to harsh range conditions. *J. Anim. Sci.* 84, 3451-3459.
- Wadhwa, M., Grewal, R., Bakshi, M., Brar, P., 2012. Effect of supplementing bypass fat on the performance of high yielding crossbred cows. *Indian Journal of Animal Sciences* 82, 200.
- Ward, R., Woodward, B., Otter, N., Doran, O., 2010. Relationship between the expression of key lipogenic enzymes, fatty acid composition, and intramuscular fat content of Limousin and Aberdeen Angus cattle. *Livestock Science* 127, 22-29.
- Warner, C.M., Hahm, S.-W., Archibeque, S.L., Wagner, J.J., Engle, T.E., Roman-Muniz, I.N., Woerner, D., Sponsler, M., Han, H., 2015. A comparison of supplemental calcium soap of palm fatty acids versus tallow in a corn-based finishing diet for feedlot steers. *Journal of animal science and technology* 57, 25.
- Waters, S.M., Kelly, J.P., O'Boyle, P., Moloney, A.P., Kenny, D.A., 2009. Effect of level and duration of dietary n-3 polyunsaturated fatty acid supplementation on the transcriptional regulation of $\Delta 9$ -desaturase in muscle of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 87, 244-252.
- Webb, M.J., Block, J., Funston, R., Underwood, K., Legako, J., Harty, A., Salverson, R., Olson, K., Blair, A., 2019. Influence of maternal protein restriction in primiparous heifers during mid-and/or late-gestation on meat quality and fatty acid profile of progeny. *Meat science* 152, 31-37.
- White, P., Cattaneo, D., Dauncey, M., 2000. Postnatal regulation of myosin heavy chain isoform expression and metabolic enzyme activity by nutrition. *British journal of nutrition* 84, 185-194.
- Williams, A., 2002. Ultrasound applications in beef cattle carcass research and management. *J. Anim. Sci.* 80, E183-E188.
- Williams, A.S., Kang, L., Wasserman, D.H., 2015. The extracellular matrix and insulin resistance. *Trends in Endocrinology & Metabolism* 26, 357-366.
- Zhao, J., Liu, X., Zhang, J., Li, H., 2015. Effect of different dietary energy on collagen accumulation in skeletal muscle of ram lambs. *J. Anim. Sci.* 93, 4200-4210.
- Zheng, M., Wang, Y.-H., Wu, X.-N., Wu, S.-Q., Lu, B.-J., Dong, M.-Q., Zhang, H., Sun, P., Lin, S.-C., Guan, K.-L., 2011. Inactivation of Rheb by PRAK-mediated phosphorylation is

essential for energy-depletion-induced suppression of mTORC1. *Nature cell biology* 13, 263-272.

Zinn, R.A., Jorquera, A.P., 2007. Feed value of supplemental fats used in feedlot cattle diets. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* 23, 247-268.

Table 1. Ingredients and chemical composition of maternal supplement and offspring feedlot diets with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT)

Item	Maternal supplement	Feedlot diets	
		NFAT	RPF
<i>Ingredient, % of DM</i>			
Soybean meal	50.9	-	-
Ground corn ^a	29.6	-	-
Urea	4.90	-	-
Limestone	7.50	-	-
Sodium chloride	1.90	-	-
Monocalcium phosphate	3.10	-	-
Vitamin-mineral premix ^b	2.10	-	-
Sugarcane bagasse	-	12.7	12.7
Coarsely ground corn ^a	-	73.8	66.4
Cottonseed meal	-	10.0	11.4
Calcium salts ^c	-	-	6.00
Mineral supplement ^d	-	3.00	3.00
Potassium chloride	-	0.50	0.50
<i>Chemical composition, % of DM</i>			
Dry matter	90.6	89.0	89.4
Crude protein	36.9	14.4	14.4
Neutral detergent fiber	12.1	19.2	18.9
nonfibrous carbohydrates ^e	-	56.8	51.0
Ether extract	1.75	2.80	7.60
Ash	16.5	6.8	8.1
Starch	-	43.0	38.7
ME, Mcal/kg DM ^f	-	2.80	2.98

^aFlint corn.

^bAssurance levels per kilogram of product: Ca, 35 g; P, 10 g; Na, 72 g; Mg, 3,4 g; Co, 10 mg; Cu, 150 mg; I, 12 mg; Mn, 165 mg; Se, 2.67 mg; Zn, 500 mg; vitamin A, 24,000 UI; vitamin D, 3800; vitamin E, 380.

^cRumen-protected fat, calcium salts of soybean fatty acids. Assurance levels per kilogram of product: ether extract (min.): 820.00 g/kg, Moisture (max.): 50 g/kg, Ca (min.): 67 g/kg, Ash 727 (max.): 200 g/kg (Nutricorp, Araçatuba, SP, Brazil).

^dAssurance levels per kilogram of product: Ca: 131 g, P: 15.3 g, Na: 53 g, S: 41 g, Mg: 17.2 g, Zn: 1.491 mg, Cu: 452 mg, Mn: 463 mg, F: 106 mg, Co: 59 mg, I: 43 mg, Se: 6 mg, Monensin: 0.775 g/kg, Equivalent Crude Protein from NPN (min.): 108.5%, CP (min.): 110.7%.

^eNonfiber carbohydrates calculated according to Sniffen (1992).

^fME = TDN (g/kg DM) × 4.4 × 0.82 (Carvalho, 2015).

Table 2. Primer sets used to quantify the mRNA expression of genes in *longissimus thoracis* muscle tissue using quantitative real-time PCR

Symbol	Gene	Primer sequences	Accession number	Amplicon	R2	Efficiency
<i>MyHC I</i>	Myosin heavy chain type I	F AGGAGAAACACGCCACAGAG R CTTTTCCTTGGTCAGCTTGG	NM_174117.1	92	0.998	95.7
<i>MyHC IIa</i>	Myosin heavy chain type IIa	F GCCCAAGGAATCTTTTGTCA R CTGTCAGAGTCGCTCCTCCT	NM_001166227.1	89	0.998	92.8
<i>MyHC IIx</i>	Myosin heavy chain type IIx	F AAGCTGTCAAGGGTCTACGC R TCCTGGAGCCTGAGAATGTT	AB059399.2	94	0.999	95.6
<i>MyOD</i>	Myogenic differentiation 1	F CGACGGCATGATGGACTAC R CGCCTCGCTGTAGTAAGTGC	NM_001040478.2	82	0.997	94.0
<i>mTOR</i>	Mammalian target of rapamycin	F CATGGAAATGGCATCCAAG R GAGTTTGAGGTGAAGCGAGC	XM_015475105.1	90	0.993	94.3
<i>IGF1R</i>	Insulin-like growth factor 1 receptor	F TGCGGTTCTGTTGATAGTGG R TGGAGTGCTGTATGCCTCTG	HQ703508.1	101	0.993	97.5
<i>COL3A1</i>	Collagen type III, alpha 1	F AACCAGAACCGTGCCAAATA R TGGGGCAGTCTAATTCTTGG	NM_001076831.1	90	0.997	94.5
<i>FNI</i>	Fibronectin 1	F GGGGGCAGTCCTACAAGATT R TTTGCCATTACCCAGACACA	NM_001163778.1	92	0.990	98.5
<i>PPARG</i>	Peroxisome proliferator-activated receptor gamma	F CGACCAACTGAACCCAGAGT R TCAGCGGGAAGGACTTTATG	NM_181024.2	83	0.986	99.97

<i>PPARA</i>	Peroxisome proliferator-activated receptor alpha	F CAATGGAGATGGTGGACACA R TTGTAGGAAGTCTGCCGAGAG	NM_001034036.1	95	0.992	99.17
<i>SREBF1</i>	Sterol regulatory element-binding protein-1c	F GAGCCACACACTTCAACGAA R TGTCTTCTATGTCCGGTCAGCA	NM_001113302.1	88	0.985	94.61
<i>FABP4</i>	Fatty acid binding protein 4	F GGATGATAAGATGGTGCTGGA R ATCCCTTGGCTTATGCTCTCT	NM_174314.2	73	0.994	92.60
<i>SCD1</i>	Stearoyl-CoA desaturase	F TTATTCCGTTATGCCCTTGG R TTGTCATAAGGGCGGTATCC	NM_173959.4	83	0.981	95.79
<i>FASN</i>	Fatty acid synthase	F ATCAACTCTGAGGGGCTGAA R CAACAAAACCTGGTGCTCACG	U34794.1	83	0.974	99.52
<i>ACACA</i>	Acetyl-CoA carboxylase alpha	F TGAAGAAGCAATGGATGAACACA R TTCAGACACGGAGCCAATAA	NM_174224.2	88	0.994	96.63
<i>ACOX</i>	Acyl-coenzyme A oxidase 1	F GCTGTCCTAAGGCGTTTGTG R ATGATGCTCCCCTGAAGAAA	BC102761.2	83	0.994	99.03
<i>CPT2</i>	Carnitine palmitoyl transferase 2	F CATGACTGTCTCTGCCATCC R ATCACTTTTGGCAGGGTTCA	BC105423.1	91	0.914	99.91
<i>ACTB</i>	Actin beta	F GTCCACCTTCCAGCAGATGT R CAGTCCGCCTAGAAGCATTT	NM_173979.3	90	0.996	105
<i>CASC3</i>	Cancer susceptibility candidate 3	F GGACCTCCACCTCAGTTCAA R GTCTTTGCCGTTGTGATGAA	NM_001098069.1	85	0.976	98

Table 3. Performance measurements and carcass characteristics of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams

Item	Feedlot diet		Maternal nutrition		SEM	<i>P</i> -value		
	NFAT	RPF	CTL	SUPP		FD	MN	FD × MN
<i>Performance</i>								
Initial BW, kg	339	343	340	342	7.54	0.63	0.80	0.37
Final BW, kg	464	435	444	455	12.6	0.02	0.37	0.33
DMI, kg/d	8.25	6.50	7.35	7.40	0.31	< 0.01	0.82	0.24
DMI _{bw} , %/BW	2.05	1.70	1.90	1.85	0.05	< 0.01	0.58	0.84
DMI _{var} , %	4.80	5.15	4.80	5.15	0.49	0.45	0.44	0.60
ADG, kg/d	0.930	0.735	0.851	0.815	0.06	< 0.01	0.57	0.55
FCR, kg/kg	9.15	9.55	9.05	9.65	0.57	0.47	0.30	0.90
G:F, kg/kg	0.112	0.109	0.113	0.108	0.01	0.60	0.35	0.90
<i>Carcass traits</i>								
HCW, kg	269	252	257	264	7.57	0.03	0.34	0.48
CCW, kg	264	248	253	259	7.57	0.03	0.40	0.40
Dressing percent, %	57.8	57.9	57.8	57.8	0.39	0.77	0.90	0.44
Chilling weight loss, %	1.45	1.60	1.55	1.50	0.17	0.43	0.77	0.40
REA, cm ²	68.3	64.3	65.9	66.7	2.21	0.07	0.70	0.30
REA/100 kg HWC, cm ²	25.9	25.3	25.8	25.4	0.80	0.39	0.63	0.81
BFT, mm	4.70	4.45	4.65	4.50	0.43	0.51	0.78	0.74
pH _{24h}	5.65	5.65	5.60	5.70	0.03	0.38	0.01	0.89
Temp _{24h} , °C	12.9	12.6	12.6	12.9	0.23	0.14	0.29	0.59

Table 4. Chemical composition of meat of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams

Item	Feedlot diet		Maternal nutrition		SEM	<i>P</i> -value		
	NFAT	RPF	CTL	SUPP		FD	MN	FD × MN
Moisture, %	72.2	72.3	72.1	72.4	0.26	0.96	0.25	0.99
Protein, %	23.1	23.2	23.1	23.2	0.23	0.72	0.69	0.29
Fat, %	2.20	2.25	2.25	2.20	0.28	0.91	0.88	0.97
Minerals, %	2.25	2.15	2.25	2.15	0.15	0.39	0.62	0.81
Total collagen, %	1.40	1.40	1.45	1.35	0.07	1.00	0.34	0.30

Table 5. Meat quality traits of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams

Item	Feedlot diet		Maternal nutrition			<i>P</i> -value			
	NFAT	RPF	CTL	SUPP	SEM	FD	MN	FD × MN	FD × MN × T
<i>Color L*</i>	41.2	41.1	41.7	40.6	0.57	0.76	0.04	0.64	0.72
<i>Color a*</i>	18.1	18.1	18.0	18.2	0.48	0.92	0.57	0.47	0.84
<i>Color b*</i>	16.2	15.8	16.1	15.9	0.31	0.14	0.39	0.71	0.98
Thawing losses, %	10.1	10.8	10.4	10.6	0.50	0.14	0.70	0.49	0.20
Cooking losses, %	23.2	22.9	23.1	23.0	0.45	0.46	0.81	0.77	0.72
WBsSF, N	53.4	53.1	51.4	55.1	2.94	0.90	0.19	0.49	0.52

Table 6. Meat quality traits of steers fed with (RPF) or without rumen-protected fat (NFAT) from nonsupplemented (CTL) or protein supplemented (SUPP) dams on different days of aging

Item	Aging time (days)			SEM	P-value
	0	7	14		
<i>Color L*</i>	39.7 ^a	41.8 ^b	42.2 ^b	0.61	< 0.01
<i>Color a*</i>	18.0	18.3	18.0	0.41	0.82
<i>Color b*</i>	16.8 ^a	16.0 ^b	15.2 ^c	0.26	< 0.01
Thawing losses, %	7.13 ^a	10.5 ^b	13.8 ^c	0.39	< 0.01
Cooking losses, %	25.1 ^a	23.5 ^b	20.6 ^c	0.39	< 0.01
WBsSF, N	59.9 ^a	57.9 ^b	42.0 ^c	1.82	< 0.01

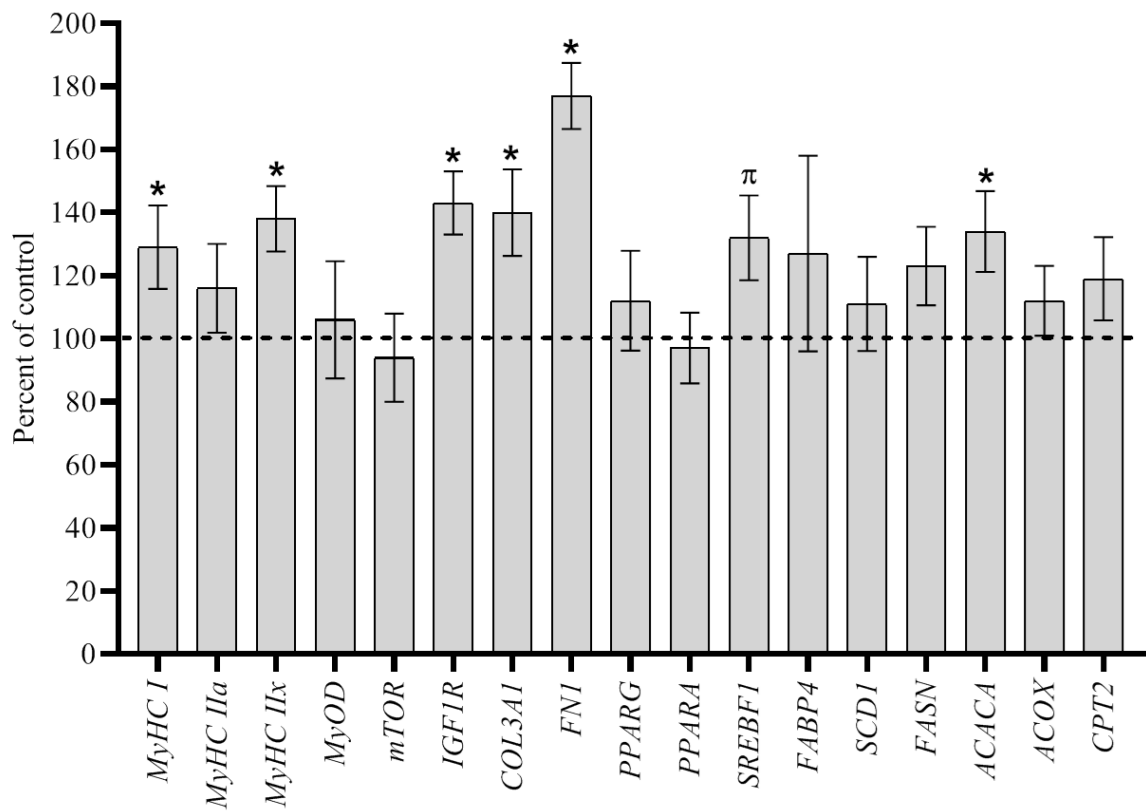


Figure 1. Effect of the feedlot diet on gene expression in the *longissimus thoracis* muscle of steers fed with or without rumen-protected fat. Data are expressed as a percentage of the without rumen-protected fat group. Bars represent the standard error of the mean. The values with asterisks are significantly different ($P \leq 0.05$), and π represents a tendency to be different ($0.05 > P \leq 0.10$).

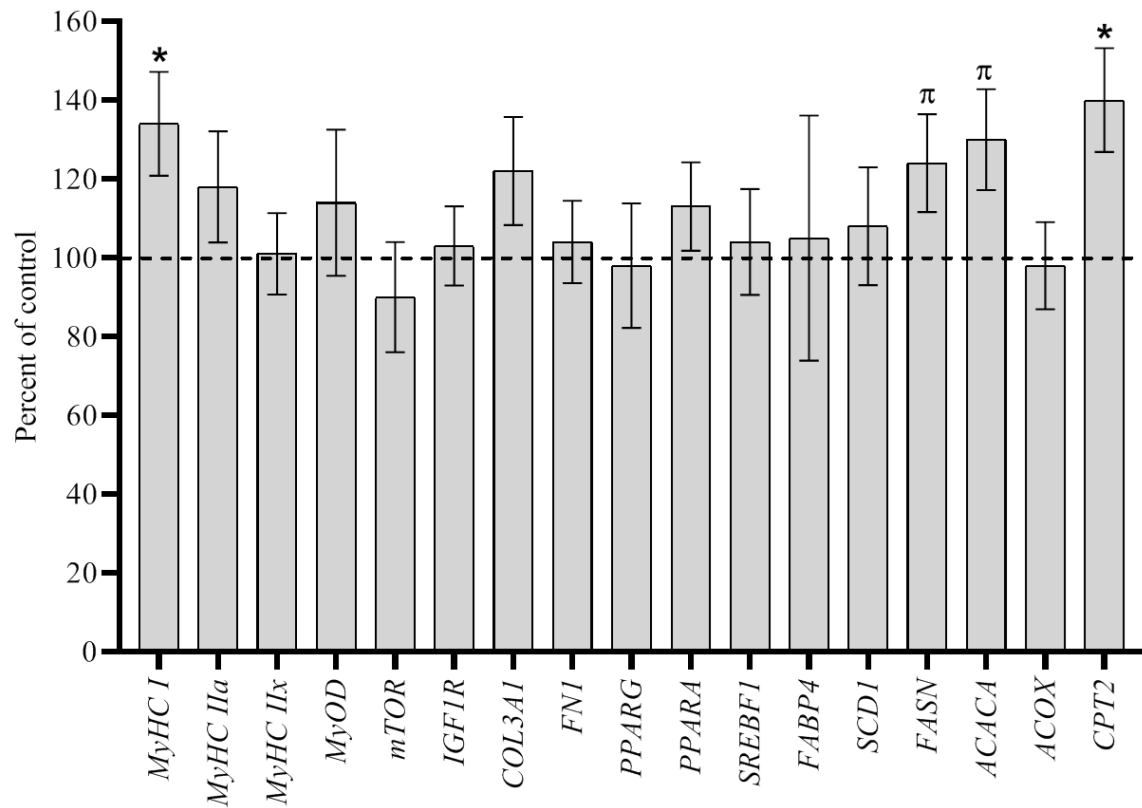


Figure 2. Effect of maternal nutrition on gene expression in *longissimus thoracis* muscle from offspring of nonsupplemented or supplemented dams. Data are expressed as a percentage of the nonsupplemented group. Bars represent the standard error of the mean. The values with asterisks are significantly different ($P \leq 0.05$), and π represents a tendency to be different ($0.05 > P \leq 0.10$).