UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE ZOOTECNIA E ENGENHARIA DE ALIMENTOS

MARIANE BELINE

Perfil morfométrico e metabolismo *post mortem* de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano

PIRASSUNUNGA
2018

MARIANE BELINE

Perfil morfométrico e metabolismo *post mortem* de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano

Versão corrigida

Dissertação de Mestrado apresentado à Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de Concentração: Qualidade e Produtividade Animal.

Orientador: Prof. Dr. Saulo da Luz e Silva.

PIRASSUNUNGA

2018

Ficha catalográfica elaborada pelo

Serviço de Biblioteca e Informação, FZEA/USP,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Beline, Mariane

BM333p Perfil morfométrico e metabolismo post mortem de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano / Mariane Beline ; orientador Saulo da Luz e Silva. -- Pirassununga, 2018.

65 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia) -- Faculdade de Zootecnia e

Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo.

1. crescimento animal. 2. fibras musculares. 3. glicólise. 4. qualidade de carne . I. da Luz e Silva, Saulo, orient. II. Título.

Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte - o autor

MARIANE BELINE

Perfil morfométrico e metabolismo post mortem de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano

Dissertação de Mestrado apresentado à Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de Concentração: Qualidade e Produtividade Animal.

Data de Aprovação: 23/08/2018

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Saulo da Luz e Silva
Instituição: Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos – FZEA/USP Presidente da Banca Examinadora

Dra. Alessandra Fernandes Rosa
Instituição: Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos – FZEA/USP

Prof. Dr. Luis Artur Loyola Chardulo
Instituição: Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia – FMVZ/UNESP

Profa. Dra. Marina de Nadai Bonin Gomes
Instituição: Universidade Federal do Mato Grosso do Sul – UFMS

Agradecimentos

Aos meus pais Júnior e Tânia, meu irmão Neto, minha Tia Luci e toda minha família, por não terem medido esforços pra permitir que eu chegasse até aqui, além da força em todos os momentos difíceis. Vocês são minha base, meu tudo!

Ao Professor Saulo da Luz e Silva pelas oportunidades que me proporcionou, pela confiança, pela orientação, por servir de inspiração e pelos conselhos que levarei para a vida toda. Por ser mais que um orientador.

Aos meus amigos Ricardo, Laura, Danilo, Gabriel, Henrique, Maria Eduarda, Lina, Fabio, amigas de república e todos os demais pela amizade, pelas palavras de motivação e companheirismo nos momentos difíceis. Jamais esquecerei vocês. Bruna, obrigada pela amizade, pela força, e pelo companheirismo que foi muito importante na reta final do meu mestrado.

Em especial Juan e Daniel, que desde o inicio estiveram presentes, tanto nos momentos bons como nos ruins. Obrigada pelos ensinamentos, conversas, companheirismo e parceria! Vocês dois foram essenciais para que eu conseguisse chegar ate aqui.

À equipe LAAQC, e aos funcionários, principalmente Dione e Ricardinho, pela ajuda diária e parceria.

Resumo

BELINE, M. **Perfil morfométrico e metabolismo post mortem de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano.** 2018. 71f. Dissertação (Mestrado) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2018.

O trabalho tem como objetivo avaliar o perfil morfométrico e o metabolismo *post mortem* de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano. Foram confinados 154 bovinos Nelore, machos não-castrados, com idade média de 18 meses e 350 kg de peso vivo. Os animais foram designados a um delineamento inteiramente casualizado com dois tratamentos (alta taxa de crescimento [ATC] e baixa taxa de crescimento [BTC] da desmama ao sobreano). Foram selecionados cinco animais extremos de ATC e cinco extremos de BTC (10 animais de cada ano) para realização das analises de cor (L*, a*, e b*), força de cisalhamento, perdas por cocção, e também analise do perfil morfométrico muscular. Amostras também foram coletadas para simulação da glicólise *in vitro* para a determinação de pH, glicose, glicose-6-fosfato e glicogênio nos pontos 0, 0,5, 2, 4, 8, 12 e 24 horas. Os dados foram analisados utilizando o software SAS 9.4. Não houve efeito da taxa de crescimento sobre as características de desempenho, carcaça nem qualidade de carne. Animais BTC apresentaram maior frequência de fibras do tipo I, enquanto animais ATC apresentaram frequência de fibras tipo IIa 4% maior. Em relação à área transversal das fibras musculares, fibras do tipo I provenientes de animais ATC foram 17% maiores. Os animais ATC apresentaram maior concentração de glicogênio nos pontos 0 e 8 horas. Os animais BTC apresentaram maiores concentrações de G6P nos postos 2 e 8 horas. Animais BTC apresentaram maiores concentrações de glicose nos pontos 8 e 24 horas. Em conclusão, a seleção de bovinos com alta taxa de crescimento no período da desmama ao sobreano promove um perfil de fibras mais glicolítico. Entretanto, essa mudança no perfil morfométrico não altera a queda do pH nem a qualidade da carne.

Palavras-chave: crescimento animal, fibras musculares, glicólise, qualidade de carne

Abstract

BELINE, M. **Morphometric profile and postmortem metabolism of Nellore cattle with different growth rates from weaning to yearling.** 2018. 71p. Dissertation (Masters) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2018.

The objective of this study was to evaluate the morphometric profile and the postmortem metabolism of Nellore cattle with different growth rates from weaning to yearling. 154 non castrated Nellore males with 18 mo/old and 350 kg live weight were confined. The animals were assigned to a completely randomized design with two treatments (high growth rate [ATC] and low growth rate [BTC] from weaning to yearling). Five animals from ATC group and five animals from BTC group (10 animal each year) were selected. Analysis of color (L*, a*, and b*), shear force, morphometric profile, simulation of in vitro glycolysis for the determination of pH, glucose, glucose-6-phosphate and glycogen in 0, 0,5, 2, 4, 8, 12 e 24h were performed. The data were analyzed using SAS 9.4 software. There was no effect of growth rate on performance, carcass or meat quality characteristics. BTC Animals had a higher frequency of type I fibers, while ATC animals presented a 4% greater frequency of type IIa fibers. Regarding the cross-sectional area of muscle fibers, Type I fibers from ATC animals were 17% larger. ATC animals showed higher glycogen concentration at 0 h and 8 h. BTC animals had higher concentrations of G6P at 2h and 8h. BTC animals presented higher glucose concentrations at 8 h and 24 h. In conclusion, the selection of cattle with a high growth rate from weaning to yearling leads to a more glycolytic fiber profile. However, this change in the morphometric profile neither alters the pH drop nor the meat quality.

Key words: animal growth, glycolysis, meat quality, muscle fibers

Lista de Ilustrações

Figura 1 - Identificação dos principais pontos de uma curva de crescimento em formato sigmoidal. 17

Figura 2 - Curvas de crescimento de animais com alta e baixa taxa de crescimento. 18

Figura 3 - Estrutura geral dos músculos esqueléticos. 21

Figura 4 - Mecanismo da contração muscular. 22

Figura 5 - Contribuição do sistema fosfágeno na produção de ATP e H+. 29

Figura 6 - Enzimas e metabolitos intermediários da glicólise. 30

Figura 7 - Fatores controlando a extensão do metabolismo post mortem. 34

Figura 8 - Valores médios da curva de pH in vitro de acordo com o tempo da avaliação. 49

Figura 9 - Médias dos valores de glicogênio in vitro, em função do tempo post mortem e das taxas de crescimento. 49

Figura 10 - Médias dos valores de G6P in vitro, em função do tempo post mortem e das taxas de crescimento..... 50

Figura 11 - Médias dos valores de glicose in vitro, em função do tempo post mortem e das taxas de crescimento. 51

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Características de fibras musculares em animais domésticos. 23

Tabela 2 - Isoformas de miosina em músculo esquelético de mamíferos. 25

Tabela 3 - Composição percentual da dieta a ser utilizada (na matéria seca). 41

Tabela 4 - Média, erro padrão da média (EPM) e probabilidade das características de desempenho e qualidade de carne. 47

Tabela 5 - Médias, erro padrão da média e probabilidades das frequências e das áreas transversais das fibras musculares do *Longissimus*em função da taxa de crescimento. 48

Tabela 6 - Valores de correlação entre medidas de desempenho, carcaça e perfil morfométrico muscular. 52

Tabela 7 - Valores de correlação entre curva de pH e características de qualidade de carne. 52

Lista de Abreviaturas e siglas

ADP	Adenosina difosfato
AK	Adenilato quinase
AMP	Adenosina monofosfato
ATC	Alta taxa de crescimento
ATP	Adenosina trifosfato
BTC	Baixa taxa de crescimento
CK	Creatina quinase
CS	Citrato sintase
DEP	Diferença esperada na progênie
DFD	Escura, firme e seca
F1F0	Subunidade da enzima ATP sintase da mitocôndria
F1P	Frutose-1-fosfato
FC	Força de cisalhamento
FG	Glicolítica rápida
FOG	Oxidativa e glicolítica rápida
G1P	Glicose-1-fosfato
G6P	Glicose-6-fosfato
GAPDH	Glicose-3-fosfato desidrogenase
GMD	Ganho médio diário
GP	Glicogênio fosforilase
ICDH	Isocitrato desidrogenase
IGF-1	Fator de crescimento semelhante à insulina
LDH	Lactato desidrogenase
Mb	Mioglobina
MDH	Malato desidrogenase
MyHC	Cadeia pesada de miosina
PCQ	Peso de carcaça quente
PCr	Fosfocreatina
PFK	Fosfofrutoquinase
Pi	Fósforo inorganico
PK	Piruvato quinase
PPC	Perdas por cocção
PSE	Pálida, macia e exudativa
RCQ	Rendimento de carcaça quente
SO	Oxidativa lenta
Tipo I	Fibras oxidativas
Tipo IIa	Fibras intermediárias
Tipo IIx	Fibras glicolíticas

Sumário

1. Introdução 13

2. Revisão de Literatura 14

2.1. Seleção genética 14

2.2. Crescimento animal 16

2.3. Tecido muscular esquelético 18

2.3.1. Fibras musculares 22

2.4. Metabolismo energético muscular 25

2.5. Conversão do músculo em carne 26

2.5.1. Metabolismo post mortem 27

2.6. Qualidade de carne 34

2.7. Influencia da taxa de crescimento na qualidade de carne 35

3. Hipóteses 37

4. Objetivo Geral 38

4.1. Objetivos específicos 38

5. Material e Métodos 38

5.1. Delineamento, animais e instalações 38

5.2. Abate e coleta de amostras 39

5.3. Análises instrumentais 40

5.3.1. Cor 40

5.3.2. Perdas por cocção e Força de cisalhamento 40

5.4. Análises químicas 41

5.4.1. Glicólise in vitro 41

5.5. Análises do perfil morfométrico do músculo esquelético 42

5.6. Análise de dados 43

6. Resultados 43

6.1. Desempenho, caraterísticas de carcaça e qualidade de carne 43
6.2. Perfil Morfométrico Muscular 44
6.3. pH e metabólitos in vitro 45
6.4. Correlações 48
7. Discussão 49
7.1. Perfil morfométrico muscular 49
7.2. Metabolismo post mortem 51
7.3. Qualidade de Carne 53
8. Conclusão 54
9. Referências 55

1. Introdução

Nos últimos anos tem-se observado um aumento significativo da eficiência produtiva na cadeia da carne bovina brasileira, que pode ser comprovado pelo crescimento do rebanho em relação a área utilizada. De acordo com dados da Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO, 2018), no período de 2010 a 2016, o rebanho bovino brasileiro aumentou de 209,5 milhões para 218,2 milhões de cabeças enquanto que a área utilizada se manteve a mesma, indicando ganhos importantes em produtividade. Grande parte desse crescimento na produção deve-se a aplicação de tecnologias nas diferentes fases do segmento produtivo, como na genética, nutrição, sanidade e manejo dos animais, entre outras.

Nesse sentido, a seleção genética dos animais com base em características produtivas e de interesse econômico tem ganhado cada vez mais ênfase, uma vez que a identificação e o uso de animais mais eficientes, além de trazerem benefícios em curto prazo, também são importantes para fixar as características de interesse na população.

No Brasil, a maioria dos programas de melhoramento genético utilizam características de crescimento, tais como o peso vivo e o ganho de peso diário, como a principal base para a seleção de animais, uma vez que essas características estão relacionadas com o tempo necessário para o animal atingir o ponto de abate. No entanto, a seleção direcionada para peso vivo e ganho de peso diário tem levado à produção de animais de tamanho adulto elevado, os quais necessitam maior exigência energética para mantença e são mais tardios, o que pode exercer um impacto negativo na cadeia produtiva (VAN MELIS e RIBEIRO, 2006). Portanto, animais com diferentes taxas de crescimento chegam à maturidade em idades diferentes e, quando avaliados em uma mesma idade cronológica, podem apresentar diferentes proporções de tecidos depositados (GERRARD e GRANT, 2006).

A seleção intensiva para crescimento e musculatura causa uma mudança na composição e tipo de fibra, aumentando a proporção de fibras glicolíticas além de aumentar o tamanho das fibras em geral (RUUSUNEN e PUOLANNE, 2004).

Portanto, a seleção de animais com base em características de crescimento pode levar a alterações no perfil morfométrico muscular e, consequentemente, no metabolismo post mortem e qualidade da carne. Dessa forma, é importante que estudos sejam realizados com o objetivo de avaliar se animais com alto potencial de crescimento no pós-desmama possuem perfil muscular e metabolismo post mortem diferentes e, em caso positivo, como essas características influenciam na qualidade da carne bovina.

2. Revisão de Literatura

2.1. Seleção genética

Nos últimos anos o melhoramento genético na pecuária de corte tem ganhado muita importância, sendo fundamental selecionar animais com alto potencial genético para as características produtivas, visando melhorias nos índices produtivos e reprodutivos, pois estes irão determinar a eficiência total de produção, tanto do ponto de vista genético como econômico (BOLIGON, et al., 2008). A avaliação genética é o ponto de partida para o processo de seleção, pois fornece aos produtores informações sobre os valores genéticos dos animais, os quais são essenciais para avaliar o potencial genético do rebanho e auxiliar na tomada de decisão quanto ao uso de reprodutores, visando o progresso genético contínuo e o aumento da produtividade (ZUIN, 2010).

Programas de melhoramento genético foram implantados no Brasil para diferentes raças de bovinos de corte. No delineamento desses programas de seleção, primeiramente são definidos os objetivos a serem alcançados e, posteriormente, são estabelecidos os critérios de seleção (PEREIRA, 2003). O critério de seleção é o meio utilizado para se atingir os objetivos de seleção através da combinação de características economicamente importantes dentro do sistema de produção (ALENCAR, 2002).

Uma das ferramentas mais utilizadas para identificar o valor genético dos animais é a estimativa das diferenças esperadas na progênie (DEPs), a qual prediz o valor genético aditivo de um animal como pai, que pode ser transmitido para os filhos (PEREIRA, 2008). Segundo Lôbo et al. (2015), a DEP prevê a habilidade de transferência genética do animal analisado como

progenitor, sendo indicada na unidade da característica, com sinal negativo ou positivo. De acordo com os mesmos autores, as DEPs podem ser de três tipos: DEP de pedigree que é estimada a partir de informações de genealogia do animal, a DEP interina pelas informações de genealogia e desempenho do animal e a DEP de progênie que é obtida através da informação de genealogia e desempenhos do animal e das progênies.

Diferentes valores de DEPs para uma determinada característica, entre dois touros da mesma raça, possibilitam predizer diferenças no desempenho das proles dos mesmos, quando acasalados com fêmeas de mesmo mérito genético, identificando animais mais eficientes geneticamente para as características de interesse e utilizando-os como reprodutores no rebanho para transmitir essas características aos seus filhos (OKUT et al., 2013; SAPP et al., 2002).

Quanto maior o número de dados que forem incluídos no cálculo, maior será a acurácia. A acurácia é obtida durante a avaliação genética e quanto mais próximo de um for o seu valor, mais acurado é o valor da DEP (PEREIRA, 2008).

Dentre os critérios de seleção utilizados para bovinos de corte, as características relacionadas ao crescimento e desenvolvimento de bovinos, tais como peso corporal e ganho médio diário, têm recebido ênfase por parte dos programas de melhoramento genético (OLIVEIRA, 2003). A ampla utilização de características de crescimento como critério de seleção justifica-se por elas serem de fácil obtenção e também apresentarem herdabilidade de média a alta magnitude, o que resulta em elevado progresso genético (MALHADO et al., 2008).

Para fins de avaliação genética, o ganho de peso é normalmente avaliado por períodos, como ganho pré e pós-desmama. O ganho de peso no período que antecede a desmama apresenta grande influência da habilidade materna e das condições ambientais, enquanto que

Paneto et al. (2002) avaliaram dados de ganho de peso da raça Nelore e encontraram herdabilidade direta de 0,16 e 0,21 para ganho de peso entre as idades de 240-365 e 365-455 dias, respectivamente. Similarmente, Figueiredo (2001) encontrou estimativas de herdabilidade direta variando de 0,21 a 0,3

para ganho de peso aos 345 dias quando avaliado dois rebanhos de bovinos Nelore a pasto.

A seleção para maior taxa de crescimento resulta em animais com rápido crescimento. Consequentemente, estes animais tendem a apresentar maior peso corporal em todas as idades, tamanho adulto elevado e maior exigência nutricional para a mantença (YOKOO et al. 2010).

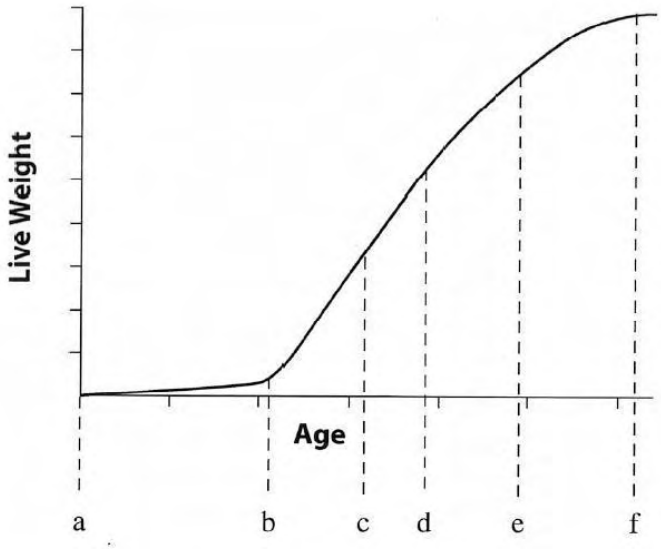
Diferenças na massa muscular obtidas por cruzamento e seleção são devidas a alterações no número de fibras musculares e no tamanho das fibras musculares (REHFELDT et al., 1999). A seleção para taxa de crescimento leva ao aumento das taxas de proliferação de mioblastos ou células satélites, e estas quando ativas, se proliferam, se diferenciam, se fundem com as fibras e incorporam seu DNA às fibras musculares aumentando a capacidade da célula produzir proteínas durante a fase hipertrofia (GERRARD e GRANT, 2006). A seleção leva a alterações no sistema hormonal, especialmente em relação ao fator de crescimento semelhante a insulina (IGF-1), sendo este um importante fator de crescimento que estimula a proliferação celular de mioblastos e células satélites (WHITE e ESSER, 1989; FLORINI, EWTON e MAGRI, 1991).

2.2. Crescimento animal

De acordo com Owens, Dubeski e Hanson (1993) e Gerrard e Grant (2006), o crescimento é definido como acréscimo em tamanho e massa (osso, musculo e gordura) por um período de tempo, e isso pode se dar por meio dos processos de hiperplasia (aumento no numero de células) e hipertrofia (aumento no tamanho das células).

Segundo Owens, Dubeski e Hanson (1993), o crescimento líquido é a diferença entre a sínteses e degradação dos tecidos do corpo, sendo os dois processos contínuos. A relação entre esses dois processos também é conhecida como “turnover”. Segundo Koohmaraie et al. (2002) existem três cenários que podem levar a hipertrofia do músculo: o primeiro é um aumento na síntese de proteína e diminuição da degradação da proteína; o segundo, pelo aumento na síntese maior do que um aumento na degradação; e por último, redução na síntese menor do que na redução da degradação.

Figura 1. Identificação dos principais pontos de uma curva de crescimento em formato sigmoidal.



a) concepção, b) nascimento, c) fase de auto-aceleração, d) ponto de inflexão freqüentemente associado à puberdade, e) fase auto-retardadora, e f) maturidade

Fonte: OWENS, F. N.; DUBESKI, P.; HANSONT, C. F. Factors that Alter the Growth and Development of Ruminants. Journal of Animal Science, v. 71, n. 11, p. 3138–3150, 1993.

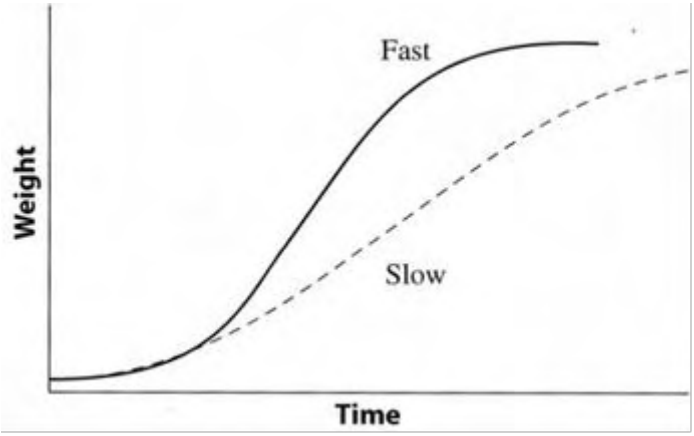
De acordo com Jones (2014), a maioria dos animais apresentam padrões de crescimento similares, variando somente no tempo em que levam para atingirem a maturidade. Quando os animais são criados em condições alimentares e ambientais "ideais", o padrão de crescimento ou curva de crescimento tem formato de S ou sigmoidal (Figura 1; OWENS; DUBESKI; HANSON, 1993).

A curva de crescimento bem como a composição corporal do animal pode ser influenciada por diferentes fatores intrínsecos do animal tais como idade e maturidade, frame ou porte do animal, genética, raça e sexo. Essas mudanças na curva de crescimento e na composição do ganho têm como base mudanças na estrutura muscular e em todos os tecidos corporais (OWENS; DUBESKI; HANSONT, 1993; OWENS et al., 1995).

Animais com diferentes taxas de crescimento podem apresentar a mesma idade cronológica, porém diferente idade fisiológica. A idade fisiológica refere-se ao estagio de desenvolvimento que pode ser discernido por estágios

físicos e químicos específicos, tais como peso, altura, composição, ou puberdade, e é utilizada para estabelecer maturidade (GERRARD e GRANT, 2006).

Figura 2. Curvas de crescimento de animais com alta e baixa taxa de crescimento.



Fonte: Adaptado de GERRARD, D. E.; GRANT, A. L. Whole body animal growth. In: Principles of animal growth and development. Kendall Hunt, 2006.

Animais com rápida taxa de crescimento atingem a maturidade mais rapidamente do que animais de baixa taxa de crescimento. Animais de maturidade tardia são mais magros enquanto animais de maturidade precoce apresentam mais gordura e se encontram mais avançados na curva de crescimento (GERRARD e GRANT, 2006). De acordo com os mesmos autores, aumento do crescimento muscular está associado com aumento em fibras musculares glicolíticas, sendo assim, quando avaliados em uma mesma idade cronológica animais mais precoces apresentarão uma maior abundancia de fibras musculares glicolíticas do que animais mais tardios.

2.3. Tecido muscular esquelético

O principal componente da carne é o músculo, o qual é dividido em músculo liso, musculo estriado esquelético e estriado cardíaco. O músculo esquelético é o mais importante dos três em razão de sua maior quantidade na carcaça e de seu valor econômico (LUCHIARI FILHO, 2000). O músculo é

composto principalmente por água (75%), proteína (20%), e outras substâncias incluindo sais inorgânicos, minerais, gordura e carboidratos (5%) (FRONTERA e OCHALA, 2015). A principal função do musculo esquelético é a contração, portanto, é necessário que haja o desenvolvimento de um aparelho especifico que permita as células musculares contraírem antes do musculo estar completamente desenvolvido (GERRARD e GRANT, 2006).

Gerrard e Grant (2006) definiram a miogênese como o processo embrionário de desenvolvimento do tecido muscular. A fase de hiperplasia (multiplicação das fibras musculares) nos mamíferos ocorre na fase de gestação e o número de fibras é fixado por ocasião do parto ou rapidamente após este. Um pequeno aumento no número de células observado após o nascimento dos animais pode ser devido à maturação de miotubos pré-existentes ou de grupos de fibras não identificadas. Durante o período de crescimento pós-natal do animal, o crescimento muscular ocorre somente por hipertrofia (aumento do tamanho da célula). De acordo com os mesmos autores, variação animal, músculo, espécie, nutrição, idade, raça e seleção genética e sexo podem influenciar tanto o número de fibras musculares como o seu tamanho.

O crescimento muscular e suas propriedades intrínsecas determinam, pelo menos em parte, a quantidade e a qualidade da carne produzida. A massa muscular é determinada principalmente pelo número e tamanho da fibra (REHFELDT et al., 2011). Nos animais de produção, novas fibras musculares são formadas durante o estágio pré-natal (início e meio da gestação), com fibras primárias se formando primeiro, seguidas pelas fibras secundárias que se desenvolvem ao redor dessas primárias.

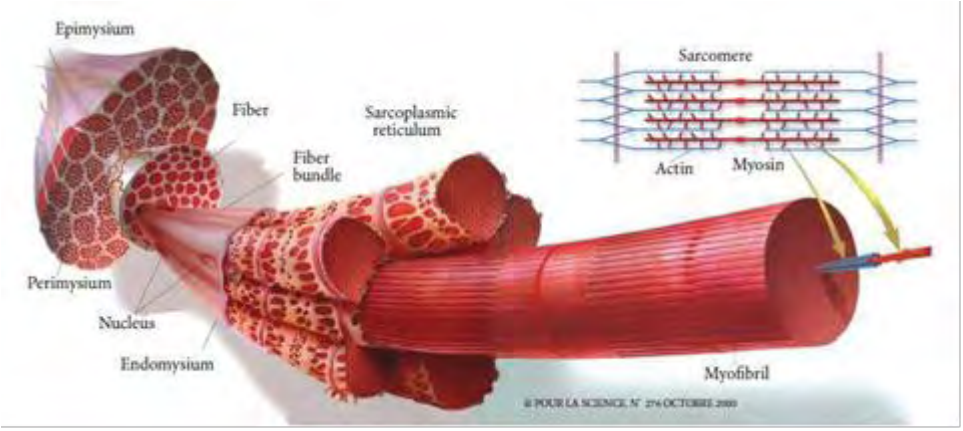
Ao nascimento, o número de fibras musculares já está completo (DU et al., 2010), e o desenvolvimento do músculo esquelético pós-natal deve-se principalmente ao aumento do tamanho das fibras musculares (hipertrofia), pois as células satélites, uma população de células miogênicas comprometidas, proliferam e se fundem com as fibras existentes aumentando o conteúdo de DNA e a capacidade sintética das proteínas resultando em hipertrofia da fibra muscular (REHFELDT et al., 2011).

A disposição do músculo esquelético é caracterizada por um arranjo particular e bem descrita das fibras musculares e tecido conjuntivo (JAVAN et

al., 2013; FORTIN et al., 2014). As fibras musculares são constituídas de uma membrana externa (sarcolema), de um citoplasma diferenciado (sarcoplasma), que está praticamente tomado pelas miofibrilas. O sarcômero constitui a menor unidade contrátil estrutural repetitiva da miofibrila (Figura 1), apresentando um papel importante no ciclo de contração e relaxamento muscular (LISTRAT et al., 2016).

Ainda de acordo com os mesmos autores, o músculo esquelético contribui significantemente com muitas funções corporais. Do ponto de vista metabólico, o papel deste músculo inclui a contribuição para o metabolismo energético basal, pode ser lugar de armazenagem de substratos importantes como aminoácidos e carboidratos, produção de calor para a mantença da temperatura e o consumo da maioria do oxigênio e combustível usado durante a atividade física. Do ponto de vista mecânico, a principal função do músculo esquelético é converter energia química em energia mecânica para gerar força, manter a postura, e produzir movimento que influencia a atividade física (FRONTERA e OCHALA, 2015).

Figura 3. Estrutura geral dos músculos esqueléticos.



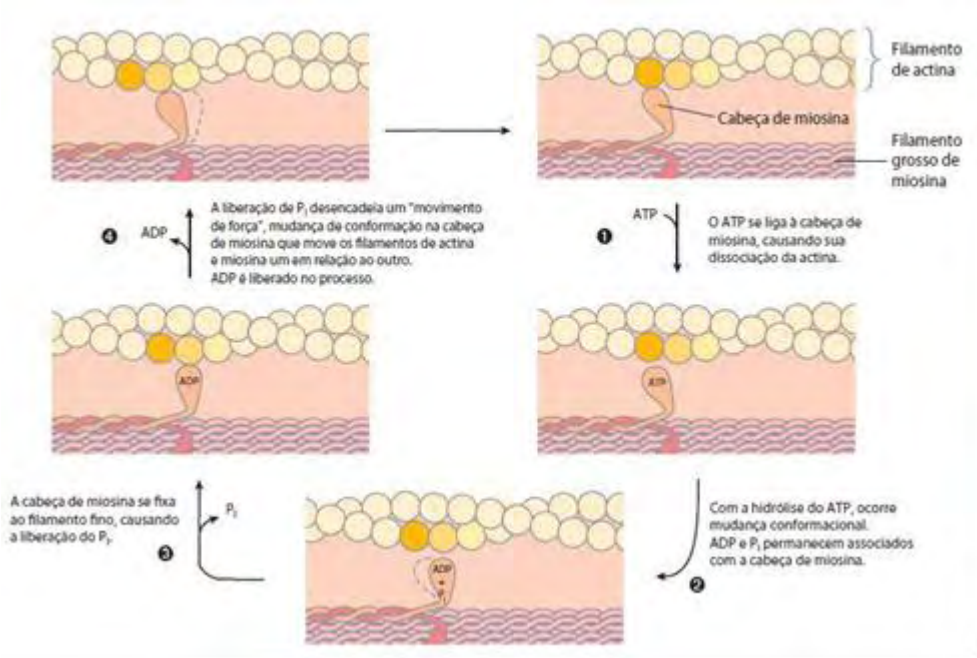
Fonte: LISTRAT et al., 2016. How muscle structure and composition influence meat and flesh quality. Scientific World Journal. http://doi.org/10.1155/2016/3182746.

Em resposta a estimulações neurais, o cálcio é liberado no sarcoplasma permitindo que haja contração (FERGUSON e GERRARD, 2014); a miosina e a actina se interagem para criar movimento através do consumo de Adenosina Trifosfato (ATP), via ATPase miofibrilar, cuja hidrólise converte energia química em energia mecânica. Ou seja, as pontes de miosina durante interações

transitórias com ligações em um filamento de actina, agem como transdutor biológico de energia (BARCLAY, 2015).

De acordo com Lodish et al. (2000) e Purslow (2017), o ciclo das pontes cruzadas possui quatro etapas (Figura 2), na qual se inicia com a ligação do ATP à cabeça da miosina fazendo com que ela se desassocie da actina (etapa 1). Posteriormente, o ATP é hidrolisado à ADP e o músculo volta ao repouso, com a actina sendo bloqueada de se ligar a miosina devido ao complexo troponina-tropomiosina. A partir de um estímulo elétrico, o cálcio é liberado pelo retículo sarcoplasmático, se liga ao complexo da troponina, movendo a tropomiosina e permitindo a ligação da cabeça da miosina com a actina (etapa 2), que libera o fosfato inorgânico (Pi) e promove uma mudança na conformação da cabeça, desencadeando um movimento de força (etapa 3).

Figura 4. Mecanismo da contração muscular.



Fonte: Adaptado de NELSON, David L.; COX, Michael M. Princípios de bioquímica de Lehninger. Artmed Editora, 2014.

Finalmente, o ADP é liberado (etapa 4) e, caso haja ATP disponível, a cabeça da miosina pode se ligar ao ATP, começando novamente o ciclo. A contração é terminada devido ao sequestro de cálcio pelo retículo sarcoplasmático, o que leva o complexo tropomina-tropomiosina a bloquear a ligação miosina-actina. No músculo post mortem, os níveis baixos de ATP e

altos níveis de cálcio devido à falha das bombas de ATP dependente de cálcio fazem com que as pontes cruzadas de miosina formadas entre as cabeças de miosina e actina fiquem ligadas, estabelecendo, desse modo, o rigor mortis (LODISH et al., 2000; PURSLOW, 2017).

2.3.1. Fibras musculares

Um dos atributos únicos que o músculo esquelético apresenta é seu numeroso tipo de fibra e suas distintas características funcionais e de composição (PETTE e STARON, 2001). Fibras musculares são formadas por células multinucleadas que apresentam diâmetro de 10 a 100 µm e comprimento que pode variar de milímetros a até mais que 30 centímetros (BECHTEL, 1986). O padrão de estrias da miofibrila se repete com uma periodicidade de aproximadamente 2 a 3 µm e no músculo vertebrado, o sarcômero é uma estrutura complexa contendo pelo menos 28 proteínas diferentes (CRAIG e PADRON, 2004).

Os tipos de fibra se diferem de acordo com suas propriedades moleculares, metabólicas e contrateis. Desse modo, podem ser agrupados de acordo com vários parâmetros (Tabela 1), incluindo isoformas de proteina miofibrilar, perfil metabólico enzimático, e propriedades contrateis e estruturais (BOTTINELLI e REGGIANI, 2000).

As fibras do tipo I, ou fibras de contração lenta, geram energia para a síntese de ATP predominantemente por transferência de energia aeróbica, possuem um baixo nível de atividade da ATPase da miosina e uma capacidade glicolítica que é menos desenvolvida que em fibras de contração rápida (CHOI e KIM, 2009). Além disso, nas fibras vermelhas, a organização do reticulo sarcoplasmático é mais complexa e as linhas Z são espessas. Elas possuem maior leito capilar, o que facilita a transferência de resíduos metabólicos, nutrientes e oxigênio a partir dos vasos sanguíneos. Por esse motivo, elas se contraem mais lentamente e por um período de tempo maior, se fadigam menos e geram tensão muscular relativamente menor que as fibras do Tipo IIx e IIB, ou fibras de contração rápida (FORREST et al., 1979; BANKS, 1991).

Tabela 1. Características de fibras musculares em animais domésticos.

Características	Tipo 1	Tipo 2A	Tipo 2X(D)	Tipo 2B
Vermelhidão	++++	+++	+	+
Quantidade de mioglobina	++++	+++	+	+
Diâmetro da fibra	+	+	+++	++++
Velocidade de Contração	+	+++	+++	++++
Resistência à fadiga	++++	+++	+	+
Ação de contração	tônico	tônico	fásico	fásico
Número de mitocôndria	++++	+++	+	+
Tamanho da mitocôndria	++++	+++	+	+
Densidade de capilares	++++	+++	+	+
Metabolismo oxidativo	++++	++++	+	+
Metabolismo glicolítico	+	+	+++	++++
Quantidade de lipídios	++++	+++	+	+
Quantidade de glicogênio	+	+	++++	++++
Espessura do disco Z	++++	+++	+	+

Fonte: Adaptado de GERRARD, D. E.; GRANT, A. L. Muscle fiber plasticity and growth. In: Principles of animal growth and development. Kendall Hunt, 2006.

As fibras do Tipo IIx são maiores, ricas em enzimas glicolíticas e pobres em atividade enzimática Tipo I. As mitocôndrias estão presentes em pequena quantidade e são de menor tamanho que as fibras do Tipo I, possuindo uma pequena quantidade de mioglobina. A organização do reticulo sarcoplasmático é simples e as linhas Z são finas. O metabolismo glicolítico que predomina nas fibras do Tipo IIx e IIB acontece tanto na presença como na ausência de oxigênio, além de terem um menor leito capilar que as do Tipo I e apresentarem um sistema tubular T muito mais desenvolvido. Portanto, elas se contraem rapidamente, gerando grandes picos de tensão muscular, porém se fadigam com facilidade (FORREST et al., 1979; BANKS, 1991).

As fibras do Tipo IIa, ou fibras de contração intermediária, se contraem mais rapidamente que as do Tipo I e são mais resistentes à fadiga que as do Tipo IIx e IIb. Isto ocorre devido a pequena quantidade de mioglobina e uma quantidade intermediaria de mitocôndria. Desse modo, apresentam ambos os metabolismos oxidativo e glicolítico (BANKS et al., 1991).

Com base nas diferenças na sensibilidade da atividade da ATPase da actomiosina à pré-incubação do pH, três tipos principais de fibras foram convencionalmente determinados por histoquímica no músculo esquelético

adulto, isto é, fibras dos tipos I, IIA e IIB (Brooke e Kaiser, 1970). A velocidade de contração aumenta na ordem de classificação I < IIa < IIx < IIb (SCHIAFFINO & REGGIANI, 1996). A cadeia pesada da miosina é a proteína mais abundante expressa no músculo esquelético, compreendendo cerca de 35% do pool de proteínas. A atividade da ATPase da isoforma da cadeia pesada de miosina (MyHC) é fundamental para determinar a taxa de ciclagem entre pontes e, portanto, a velocidade de contração.

A taxa de diferenciação das fibras musculares é variável, e em animais mais jovens, a proporção de fibras Tipo Is é maior (ASHMORE e DOERR, 1972) e conforme o animal envelhece a proporção de fibras glicolíticas aumentam (GERRARD e GRANT, 2006).

Cada tipo de fibra pode ser classificado de acordo com o tipo da MyHC predominante em cada uma, pois cada isoforma é produzida a partir de um gene diferente (Tabela 2). Quatro isoformas foram identificadas no músculo esquelético de várias espécies: tipo 1 (lenta); 2A (rápida); 2X/2D (rápida); e 2B (rápida).

Tabela 2. Isoformas de miosina em músculo esquelético de mamíferos.

Gene	Isoforma da cadeia pesada de miosina (MyHC)	Local onde é expresso
MYH1	MyHC- IIx	Fibras do tipo IIx
MYH2	MyHC- IIa	Fibras do tipo IIa
MYH4	MyHC- IIb	Fibras do tipo IIb
MYH7	MyHC- I	Fibras do tipo I

Fonte: Adaptado de SCHIAFFINO, S; REGGIANI, C. Fiber types in mammalian skeletal muscles. Physiological reviews, v. 91, n. 4, p. 1447-1531, 2011.

Os tipos de fibras podem ser identificados também de acordo com as enzimas que permitem a realização do metabolismo oxidativo ou glicolítico (GERRARD e GRANT, 2006). Enzimas presentes na via glicolítica, tais como fosfofrutoquinase (PFK), gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase (GAPDH) e lactato desidrogenase (LDH) são mais ativas em fibras musculares brancas, enquanto que as enzimas envolvidas na via oxidativa, tais como citrato sintase (CS), isocitrato desidrogenase (ICDH), malato desidrogenase (MDH) prevalecem em fibras musculares vermelhas (PURSLOW, 2017).

2.4. Metabolismo energético muscular

A hidrólise de ATP fornece energia que pode ser utilizada para trabalho mecânico (contração muscular), químico (biossíntese e anabolismo) e osmótico (transporte ativo) (SCHEFFLER et al., 2011). De acordo com os mesmos autores, a quebra de ATP é balanceada pelas vias produtoras de energia que catabolizam nutrientes estocados, como glicogênio ou gordura, para gerar ATP, mantendo assim a célula viva e permitindo a mesma manter-se em homeostase. A transição entre o estado de repouso e exercício requer que o músculo seja um tecido dinâmico com habilidade de adaptar-se a mudanças dramáticas no gasto de energia (SCHEFFLER E GERRARD, 2007). De acordo com os mesmos autores, a contração muscular é um processo rápido e que requer energia vinda da quebra do ATP para que possam ser mantidos os níveis de energia necessários para a contração e relaxamento, sequestro de cálcio e mantença dos gradientes de concentração.

Em descanso, o músculo tem uma demanda energética relativamente menor que outros tecidos, como cérebro e fígado (SCHEFFLER et al., 2011). Portanto, de acordo com os mesmo autores, a necessidade de ATP pelo músculo em repouso é facilmente suprida pelo metabolismo aeróbico (oxidativo), no qual o glicogênio (ou glicose) é metabolizado pela glicólise em piruvato, o qual é convertido em acetil-CoA.

A fosfocreatina (PCr), ou creatina-fosfato, atua como uma fonte imediata de grupos fosforila para síntese rápida de ATP a partir de ADP (MATARNEH et al., 2017). A concentração de PCr no músculo esquelético é de cerca de 30mM, quase 10 vezes maior que a concentração de ATP (NELSON e COX, 2014). De acordo com os mesmos autores, quando o ATP é esgotado devido a uma súbita demanda energética, o reservatório de PCr é utilizado para reposição de ATP em uma velocidade maior do que a síntese de ATP pelas vias catabólicas. Desse modo, a reação reversível é realizada pela enzima creatina quinase (CK), a qual suporta atividades de alta intensidade com curta duração (alguns segundos) devido às reservas de ATP e de PCr nas fibras musculares serem baixas (FRONTERA e OCHALA, 2015).

Quando o oxigênio é limitante, o piruvato é reduzido a lactato pela LDH, e assim, o NAD+ é regenerado para assegurar que a glicólise continue a

operar em condições anaeróbicas. A glicólise anaeróbica produz ATP rapidamente para manter o trabalho muscular por alguns minutos, porém os produtos finais (H+ e lactato) prejudicam a função muscular e também estão associados com a fadiga muscular (FRONTERA e OCHALA, 2015), o que explica, em parte, a diferenciação do mecanismo de ação das fibras musculares.

2.5. Conversão do músculo em carne

Durante o período post mortem, muitos mecanismos homeostáticos do animal são interrompidos, o que leva a uma série de mudanças energéticas, bioquímicas e físicas que ocorrem rapidamente no músculo, resultando na sua conversão em carne (MATARNEH et al., 2017). A partir da sangria, o animal perde a habilidade de distribuir oxigênio para os tecidos, entrando em um estado de anoxia. Do mesmo modo, o músculo esquelético continua a sintetizar e utilizar ATP através do glicogênio e compostos de fosfato de alta energia armazenados no músculo (SCHEFFLER et al., 2011). Devido ao metabolismo anaeróbico ser menos eficiente do que o metabolismo aeróbico, o consumo de ATP excede a sua produção e consequentemente desencadeia o início do rigor mortis (SANTOS, 2006).

O rigor mortis, também conhecido por rigidez cadavérica, é um processo irreversível de contração muscular caracterizado pela inextensibilidade e rigidez do músculo (MATARNEH et al., 2017). O rigor mortis apresenta três fases: na fase de pré-rigor, os níveis de ATP e glicogênio muscular ainda são elevados e o músculo ainda é extensível; na fase de rigor ocorre um aumento gradativo da contração muscular até que atinja seu grau máximo (PRATES, 2000), quando as cabeças de miosina permanecem aderidas aos sítios de ligação da actina devido à deficiência de ATP para sua liberação (SANTOS, 2006); e a pós-rigor que é caracterizada pela diminuição da dureza da carne até que se atinjam valores semelhantes aos encontrados antes do abate através das calpainas (PRATES, 2000). O termino do rigor mortis ocorre entre 1-12 horas post mortem, dependendo principalmente da espécie, tipo de fibra muscular e condições ante e post mortem (MATARNEH et al., 2017).

Outra mudança que ocorre no post mortem é que o produto final da glicólise e da hidrolise de ATP, lactato e H+, respectivamente, se acumulam no músculo por não haver meios de eliminação de produtos residuais, causando assim a queda do pH (SCHEFFLER e GERRARD, 2007; MATARNEH et al., 2017). Uma vez que o pH final é bastante consistente, mesmo entre as espécies, ele é considerado responsável por parar a glicólise do músculo no post mortem (ENGLAND et al., 2014). A taxa e a extensão da queda do pH durante a conversão do músculo em carne causam um impacto significante no desenvolvimento de atributos de qualidade de carne (SCHEFFLER e GERRARD, 2007).

2.5.1. Metabolismo post mortem

O ATP que é o principal composto energético da célula, é uma molécula de três ligações de fosfato de alta energia ligadas a uma adenosina que a partir da hidrolise da ligação de fosfato gera energia necessária para processos celulares (GREASER, 1986; ENGLAND et al., 2017), através da equação:

$$ATP + H_2O \xrightarrow{ATPase} ADP + P_i + H^+$$

Quando o animal é abatido o músculo não perde a atividade imediatamente, pois muitas reações catabólicas tentam manter a homeostase do ATP (ENGLAND et al., 2017). O músculo esquelético tem uma reserva limitada de ATP (5-8 µmol/g de tecido muscular) que é suficiente para manter a demanda energética muscular por apenas alguns segundos (MATARNEH et al., 2017). Portanto, o ATP deve ser continuamente gerado por outros mecanismos que envolvem o catabolismo de compostos energéticos armazenados, como carboidratos e lipídios.

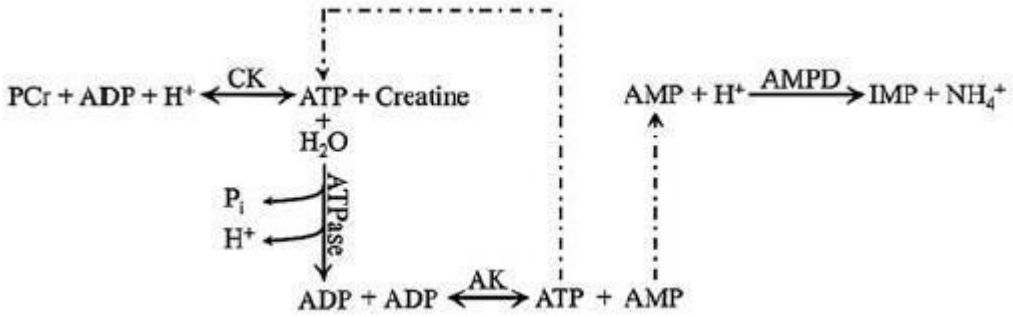
2.5.1.1. Sistema Fosfágeno

No início do metabolismo *post mortem*, a reação reversível da enzima CK supre o ATP, porém quando aproximadamente 70% da PCr é degradada, os níveis de ATP decrescem rapidamente (BENDALL, 1951). Enquanto isso, a quebra de ATP resulta no aumento de ADP, que é utilizado pela reação da

adenilato quinase (AK), e consequentemente a Adenosina Monofosfato AMP aumenta e é convertido em inosina monofosfato (IMP), que é acumulada no músculo *post mortem* (Figura 3) (SCHEFFLER et al., 2011).

Devido a limitada reserva de PCr no músculo (aproximadamente 25 µmol/g), ela consegue sustentar o ATP celular no *post mortem* por um curto período de tempo (ENGLAND et al., 2017). Quando a concentração de PCr fica menor que 4 µmol/g de músculo, o catabolismo do glicogênio através da glicogenólise e glicólise tornam-se as vias predominantes para a produção de ATP (BENDALL, 1973).

Figura 5. Contribuição do sistema fosfageno na produção de ATP e H+.

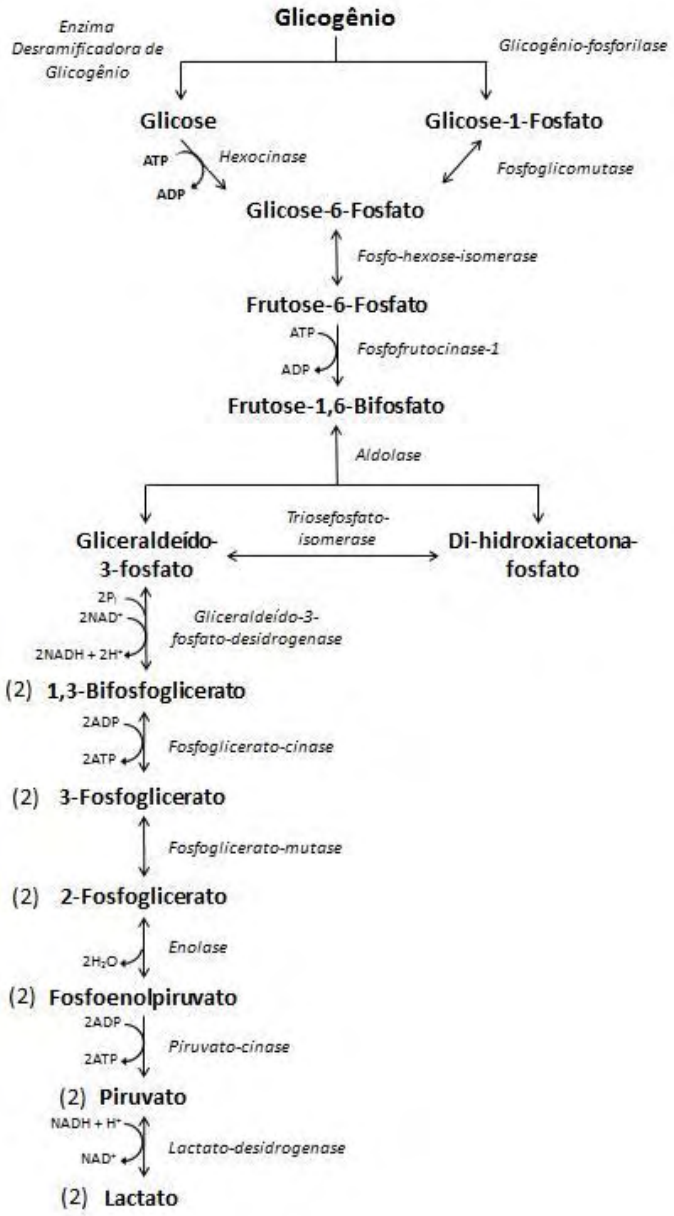


Fonte: MATARNEH, et al. The conversion of muscle to meat. In: Lawrie's Meat Science, Fidel (Ed.). Woodhead Publishing, 2017.

2.5.1.2. Glicólise e Glicogenólise

O glicogênio é a primeira e única fonte de carboidrato utilizada na refosforilação do ADP durante a conversão do músculo em carne (ENGLAND et al., 2017). Apresenta uma concentração de 75 a 120 µmol/g de músculo em bovinos (FERGUSON et al., 2007), e é encontrado em forma de grânulos (10-40 nm) no sarcoplasma das fibras musculares, onde existem as enzimas necessárias para realização da glicogenólise (MATARNEH et al., 2017). Na glicogenólise, a glicogênio-fosforilase catalisa a reação para gerar glicose-1-fosfato e, em seguida, a fosfoglicomutase catalisa a isomeração da glicose-1-fosfato (G1P) em glicose-6-fosfato (G6P), e pode proceder para a glicólise (NELSON e COX, 2014).

Figura 6. Enzimas e metabolitos intermediários da glicólise.



Fonte: Adaptado de SCHEFFLER, T. L.; GERRARD, D. E. Mechanisms controlling pork quality development: The biochemistry controlling post mortem energy metabolism. Meat science, v. 77, n. 1, p. 7-16, 2007.

A glicólise consiste em uma serie de 10 reações bioquímicas que metabolizam uma molécula de seis átomos de carbono em duas moléculas de piruvato, cada uma com três carbonos, e durante esse processo ocorre geração de ATP (NELSON e COX, 2014).

De acordo com os mesmos autores, as cinco primeiras reações constituem a fase preparatória, na qual a glicose é metabolizada a gliceraldeído-3-fosfato com gasto de ATP e o ganho de energia vem da fase

de pagamento, constituída das cinco reações finais, mantendo as duas moléculas de três carbonos em forma de piruvato. Em condições anaeróbicas, o piruvato é reduzido a lactato pela enzima lactato desidrogenase (MATARNEH et al., 2017).

A formação de lactato durante o metabolismo anaeróbico pela enzima LDH é importante para regeneração do NAD+, que é requerido pela reação da gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase (FERGUSON e GERRARD, 2014). É importante também, pois, durante a reação esta enzima retira um hidrogênio do NADH e um do sarcoplasma fazendo com que a concentração de H+ não se eleve rapidamente e com isso o músculo consegue manter sua capacidade tampão e evitar uma queda rápida do pH adiando a acidose (BAKER, MCCORMICK e ROBERGS, 2010).

Uma das enzimas responsáveis pela regulação da glicólise é a PFK (MATARNEH et al., 2017). Ela é uma proteina tetramérica de 340 kDa (DUNAWAY, 1983), que catalisa a conversão da frutose-6-fosfato em frutose-1,6-bifosfato, é frequentemente citada por ser o ponto de maior controle da glicólise em tecido vivo e isso pode facilitar a terminação do metabolismo muscular post mortem (FERGUSON e GERRARD, 2014). Esta enzima é fortemente regulada por substratos e metabólitos, sendo eles ATP, lactato, e citrato como inibidores, e ADP, AMP, cálcio e frutose-2,6-bifosfato como ativadores (ENGLAND et al., 2014). De acordo com os mesmo autores a PFK também é regulada pelo pH e começa a perder sua atividade com o pH em torno de 5,9 enquanto outras enzimas como GP e PK se mantem ativas em pH de 5,5, sugerindo assim que a PFK funciona como uma barreira de substrato.

2.5.1.3. Mitocôndria

Os modelos de taxa de queda de pH tendem a enfatizar o potencial glicolítico (TALMANT et al., 1986) devido a importância do metabolismo anaeróbico na condução da taxa e extensão da síntese de ácido lático e subsequentemente da queda do pH, e a disponibilidade de substratos de carboidratos na velocidade e extensão dos processos metabólicos anaeróbicos (HUDSON, 2012).

De acordo com Hamilton et al. (2003), o potencial glicolítico é uma medida de todos os componentes presentes no músculo que poderiam ser convertidos em ácido lático. É também, uma medida da capacidade muscular de glicólise post mortem e, portanto, o potencial de extensão da queda do pH muscular após o abate (MONIN e SELLIER, 1985). Assim sendo, a mitocôndria sempre foi considerada irrelevante para este processo (MATARNEH et al., 2017). Entretanto, a mitocôndria não morre imediatamente após o abate, ela mantém sua funcionalidade e sua estrutura por vários minutos (TANG et al., 2005).

Quando o oxigênio é limitante, a cadeia transportadora de elétrons cessa o seu funcionamento e a produção de ATP é realizada pela glicólise anaeróbica (ENGLAND et al., 2014). Segundo os mesmos autores, o desbalanço causado pela produção e utilização de ATP cria alguns desafios para a manutenção da homeostase, devido à diminuição gradual do potencial de membrana mitocondrial, e ao mesmo tempo, a redução da eficiência da Ca2+-ATPase do retículo sarcoplasmático contribuindo para a sobrecarga de Ca2+ intracelular.

Por sua vez, a mitocôndria acumula grande quantidade de Ca2+ e este aumento na matriz estimula o poro de transição mitocondrial através do qual a membrana interna se torna permeável a substratos (BERNARD et al., 2009). Consequentemente, proteínas indutoras de apoptose, como citocromo C, são liberadas no citosol e ativam as caspases, levando a morte celular (MATARNEH et al., 2017). Para evitar o colapso da força próton motriz, a ATP sintase do F1F0 inverte sua função e começa a bombear H+ através da membrana interna para a hidrólise de ATP (St-PIERRE et al., 2000). A hidrólise de ATP pela ATPase do F1F0 influencia o consumo de ATP celular e pode promover a glicólise e o declínio do pH post mortem (ENGLAND et al., 2013).

Ferguson et al. (2008) afirmaram que a taxa de queda do pH em músculos compostos predominantemente por fibras oxidativas do Tipo I, ricas em mitocôndrias, é geralmente mais rápida do que em músculos compostos por fibras glicolíticas do Tipo IIB, que são pobres em mitocôndrias. De acordo com os mesmos autores, os músculos Longissimus thoracis e lumborum apresentaram maiores medias de taxa de declínio do pH (~0,4 unidades por hora) enquanto o músculo Semitendinosus apresentou a menor taxa de queda do pH (~0,25 unidades por hora) em ovinos da raça merino castrados.

Portanto, a hidrolise de ATP pela ATPase da F1F0 pode explicar parcialmente a observação de que músculos vermelhos e oxidativos, algumas vezes, exibem taxas mais rápidas de quedas do pH do que músculos brancos e glicolíticos (HUDSON, 2012).

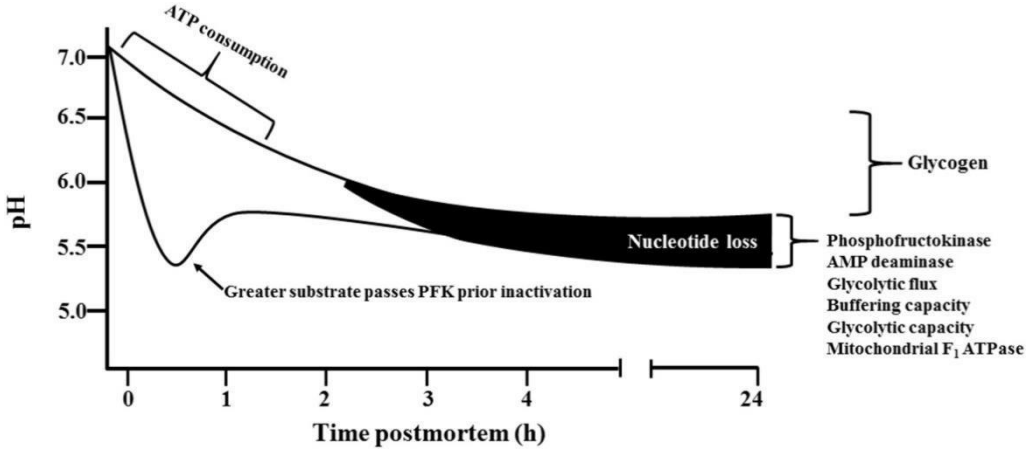
2.5.1.4. pH

A taxa de declínio do pH durante a conversão do músculo em carne reflete a intensidade de metabolismo post mortem. O pH no músculo de mamíferos em descanso varia de 7,1 a 7,3 e normalmente cai para 5,5 a 5,6 no músculo post mortem (PEARSON e YOUNG, 1989).

Quando o músculo apresenta uma queda do pH gradual e sutil, com o pH final maior do que 6,0, a carne é considerada escura, firme e seca (DFD). Esta pequena queda no pH está associada com as reservas limitadas de glicogênio, restringindo assim a capacidade muscular para realizar a post mortem glicólise (SCHEFFLER et al., 2011). No caso de rápida queda do pH, os músculos exibem um pH menor que 6,0 durante a primeira hora após o abate, sendo que esta rápida glicólise post mortem e temperatura muscular elevada estão associadas com o desenvolvimento de carne pálida, macia e exudativa (PSE) em suínos (MATARNEH et al., 2017). Em contraste, músculos com queda do pH estendida, podem apresentar taxas normais de pH no início do post mortem, porém continuam caindo até o pH final atingir um valor próximo de 5,3, resultando em carne ácida (SCHEFFLER et al., 2011).

O pH final da carne é influenciado por muitos fatores (Figura 5). A quantidade e atividade enzimática, tipo de fibra, e o status energético contribuem para a manutenção do turnover de ATP, e consequentemente o andamento e extensão do metabolismo post mortem (SCHEFFLER et al., 2011). Músculos oxidativos possuem menor atividade e abundancia de enzimas glicolíticas (menor capacidade glicolítica) e, portanto, uma taxa de metabolismo post mortem mais lenta quando comparado com músculos brancos (MATARNEH et al., 2017).

Figura 7. Fatores controlando a extensão do metabolismo *post mortem*.



Fonte: MATARNEH, S. K.; BELINE, M.; SILVA, S. L.; GERRARD, D. E. Mitochondrial F1-ATPase extends glycolysis and pH decline in an in vitro model. v. 137, n. July 2017, p. 85 91, 2018.

A resolução do pH final coincide com a terminação da glicólise, e isto tem sido atribuído pela falta de substrato disponível (LAWRIE, 1998; FERGUSON e GERRARD, 2014). Henkel et al. (2002) encontraram que a concentração mínima de glicogênio para que haja uma queda normal de pH é de 53 µmol/g de músculo. De acordo com Van Laack et al. (2001), o aumento nos níveis de glicogênio acima de 53 µml/g de músculo não está associado com maior queda de pH. A resolução do pH final tem sido atribuída também pela inatividade de uma ou mais enzimas glicolíticas devido a condições acidas (LAWRIE, 1998; FERGUSON e GERRARD, 2014). England et al. (2014) indicaram que a PFK começa a perder atividade com o pH em torno de 5,9 e se torna completamente inativa em pH de 5,5. Além disso, a mitocôndria contribui significantemente para o metabolismo post mortem aumentando a degradação de glicogênio, o acumulo de lactato e declínio do pH (MATARNEH et al., 2018).

No entanto, esses fatores não são suficientes para predizer mais do que 50% da variação do pH final (VAN LAACK et al., 2001). Portanto, entender os fatores que determinam o pH é o ponto chave para minimizar as variações na qualidade da carne (MATARNEH et al., 2017).

2.6. Qualidade de carne

De acordo com Joo e Kim (2011), características de qualidade de carne são categorizadas levando em considerações fatores intrínsecos e extrínsecos. De acordo com os mesmos autores, os fatores intrínsecos são características fisiológicas da carne como podendo estar relacionadas com características de qualidade aparente e características de aceitação sensorial do consumidor, enquanto fatores extrínsecos estão relacionados com as caraterísticas de confiabilidade dos produtos cárneos.

Por ser o primeiro indicador de qualidade usado por consumidores na avaliação de qualidade e frescor da carne, a cor é considerada o atributo mais importante de aparência (FAUSTMAN e CASSENS, 1990; ENGLAND et al., 2017). A principal proteína responsável pela coloração da carne é a mioglobina (Mb) (HENCKEL et al., 1997).

A cor da carne pode ser influenciada pela espécie, idade e tipo muscular, e diferentes concentrações de Mb (JOO et al., 2013). Em geral, carne escura e mais vermelha é indicativo de maior concentração de Mb (JEONG et al., 2009). Muitos fatores contribuem para a descoloração da carne, e a taxa da oxidação da oximioglobina é determinante para a estabilidade da cor da carne (FAUSTMAN et al, 2010). A descoloração rápida da carne ocorre em músculos que contem maiores proporções de fibras do Tipo I devido a maior taxa de consumo de oxigênio (JEONG et al., 2009).

Outro fator importante que interfere na aparência da carne é a perda de água por exsudação (JOO et al., 2013). Ela é dependente da capacidade de retenção de agua da carne, e esta por sua vez, é fortemente relacionada com a coloração da carne devido a sua perda de Mb e refletância na superfície da carne (JOO et al., 1995). O peso que a carne perde durante seu cozimento é principalmente água, embora pequenas quantidades de proteínas solúveis em água e lipídios também sejam perdidas (MILLER, 2014). De acordo com os mesmos autores, quanto menos água for perdida durante o cozimento, menor será a concentração de proteínas das fibras musculares e, consequentemente, quanto maior a concentração dessas proteínas, mais dura será a carne. A capacidade de retenção de agua

influencia outras propriedades físicas incluindo a textura e firmeza da carne crua e propriedades alimentares de carne cozida (JOO et al., 2013).

A maciez da carne é a mais importante característica relacionada à qualidade sensorial por influenciar fortemente a aceitabilidade do consumidor (JOO et al., 2013). De acordo com os mesmos autores, ela é afetada principalmente pela quantidade e solubilidade do tecido conjuntivo, composição e propriedade contrátil de fibras musculares e também é afetada indiretamente pela gordura intramuscular. A quantidade de tecido conjuntivo está relacionada com características das fibras musculares devido a elas ocuparem 75 a 90% do volume muscular e também pela sua morfologia ser o principal determinante da massa muscular (LEE et al., 2010).

O sabor da carne também é considerado uma característica sensorial importante. Devido a carne consistir basicamente de músculo e gordura, o sabor é dependente dos precursores de sabor presente nesses dois tecidos (JOO et al., 2013).

2.7. Influencia da taxa de crescimento na qualidade de carne

A seleção animal para altas taxas de crescimento e musculosidade tem direcionado o metabolismo muscular a ser mais glicolítico e menos oxidativo (RUUSUNEN e POULANE, 2004). Além disso, Rehfeldt et al. (1999) reportaram que o potencial de crescimento muscular está intimamente relacionado com o número total de fibras e a área do corte transversal das fibras, sendo essas duas características inversamente correlacionadas uma com a outra.

A seleção genética para crescimento tem um impacto negativo na capacidade oxidativa (KELMAN et al., 2014) e também faz com que animais apresentem maior tamanho corporal quando o animal atinge a maturidade (HUISMAN e BROWN, 2008). Animais selecionados para alta taxa de crescimento estão associados com baixa quantidade de gordura intramuscular (RENAND et al., 1994), baixo metabolismo oxidativo (CASSAR-MALEK et al., 2003), um maior numero de fibras, maior proporção de fibras glicolíticas e menor proporção de fibras lentas (DURIS et al., 1999). O aumento na

proporção de fibras glicolíticas aumenta a taxa e extensão do declínio do pH no post mortem (KIM et al., 2013).

As características das fibras musculares influenciam atributos de qualidade visual, incluindo a cor da carne, capacidade de retenção de água, maciez e marmoreio (JOO et al., 2013). De acordo com Kim et al. (2010) a quantidade de Mb e a taxa de oxidação da mioglobina é especifica em cada músculo e o aumento em fibras Tipo Is leva a uma maior intensidade de vermelho e maior concentração de Mb na carne. Porém, de acordo com Renerre (1984), a estabilidade da cor é inversamente relacionada com o metabolismo oxidativo em bovinos. Entretanto, um aumento na proporção de fibras glicolíticas pode ter efeitos benéficos em carnes bovinas melhorando a estabilidade da cor, que é uma das características consideradas mais importantes para a aceitabilidade do consumidor (LEFAUCHEUR e GERRARD, 2000).

Outro fator que pode influenciar a cor da carne é a extensão de queda do pH, que esta relacionada com a forma em que a água é mantida e distribuída dentro da carne. Em carnes PSE a agua está livre na parte extracelular e isto contribui para o aumento da refletância (MATARNEH et al., 2017), e também contribui para a perda de proteínas solúveis em agua, como a mioglobina (ENGLAND et al., 2017). Em contraste, em carnes DFD, existe maior proporção de agua na parte intracelular, evitando a perda e desnaturação de proteínas e isto eleva a uma menor refletância pelo tecido resultado em uma cor mais escura (MATARNEH et al., 2017).

De acordo com Lengerken et al. (1997), animais com maior número total de fibras tendem a exibir fibras de menores tamanhos e menor perda por gotejamento do que animais com um menor número total de fibras. Ryu e Kim (2006) afirmaram que a quantidade total de fibras do Tipo I está negativamente correlacionada com perdas por gotejamento e luminosidade. Em contraste, maiores quantidades de fibras do Tipo IIB foram associadas com maior perda por gotejamento (CHOI e KIM, 2009).

O sabor da carne depende em grande parte da quantidade de lipídeos presente. Fibras Tipo Is apresentam maiores quantidades de fosfolipídios do que fibras do Tipo IIx, além disso, fibras do Tipo I contém reservas de lipídios

intracelular na forma de gotas, e que são raramente observadas em fibras do Tipo IIx (JOO et al., 2013).

A quantidade de gordura intramuscular é um fator importante que influencia qualidade de carne (CHOI e KIM, 2009), pois é positivamente relacionada com a maciez (RENAND et al., 2001) e negativamente correlacionada com a área da fibra muscular (KARLSSON et al., 1999). A percentagem de fibras do Tipo I é positivamente correlacionada com gordura intramuscular em bovinos (CALKINS et al., 1981) e maior quantidade de fibras do Tipo I contribui para maior suculência e sabor, enquanto alta concentração de fibras do Tipo IIB tende a ser associada com carne dura (CHOI e KIM, 2009). Hwang et al. (2010) também encontraram correlação positiva entre gordura intramuscular e fibras musculares vermelhas e correlação negativa com fibras musculares brancas de bovinos.

A heterogeneidade das fibras em diferentes músculos também é conhecida por influenciar a maciez da carne (MALTIN et al., 2003). De acordo com Dingboom e Weijs (2004), músculos de bovinos contendo maior percentagem de fibras do Tipo IIB tiveram uma menor concentração de colágeno e apresentaram uma carne mais macia do que músculos com maior percentagem de fibras do Tipo I. Músculos compostos principalmente por fibras do Tipo II são mais susceptíveis a proteólise post mortem do que músculos compostos principalmente por fibras do Tipo I (XIONG et al., 2007). Ouali e Talmant (1990) também reportaram que músculos glicolíticos de contração rápida apresentam maior relação de calpaína/calpastatina do que músculos oxidativos de contração lenta em bovinos, suínos e ovinos. Entretanto, Renand et al. (2001) reportaram que músculos com maior tamanho de fibra, especialmente fibras do Tipo IIx, exibiram carne mais dura do que músculos com fibras de tamanhos menores em bovinos.

3. Hipóteses

Uma maior taxa de crescimento da desmama ao sobreano altera a proporção das fibras musculares, aumentando a proporção de fibras glicolíticas e, consequentemente, afeta o metabolismo post mortem e a qualidade de carne.

4. Objetivo Geral

Avaliar o perfil morfométrico e o metabolismo post mortem de bovinos Nelore com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano.

4.1. Objetivos específicos

• Avaliar o perfil morfométrico do músculo L. lumborum de animais com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano.

• Avaliar se o perfil morfométrico muscular de animais com diferentes taxas de crescimento da desmama ao sobreano estão relacionadas com o pH final e metabolismo do músculo L. lumborum.

• Avaliar e correlacionar o perfil morfométrico e o metabolismo post mortem com as características de qualidade de carne do músculo L. lumborum.

5. Material e Métodos

O experimento foi conduzido nas instalações do confinamento do Departamento de Zootecnia da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos (FZEA) da Universidade de São Paulo campus Fernando Costa. Todos os procedimentos realizados neste experimento foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da FZEA da Universidade de São Paulo (Protocolo nº 8886050916).

5.1. Delineamento, animais e instalações

Durante dois anos consecutivos, 2016 (n=49) e 2017 (n=105), 154 bovinos Nelore, machos não-castrados, com idade média de 18 meses e 350 kg de peso vivo, provenientes do rebanho da Universidade de São Paulo de Pirassununga/SP foram confinados. A avaliação genética dos animais foi realizada pelo Grupo de Melhoramento Animal (GMA) da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo, que utilizaram como ferramenta de seleção a Diferença Esperada da Progênie (DEP) de ganho de peso da desmama ao sobreano.

Dos 154 animais confinados durante os dois anos, foram selecionados 10 animais com as maiores taxas de crescimento da desmama ao sobreano (cinco animais de cada ano) e 10 animais com as menores taxas de crescimento da desmama ao sobreano (cinco animais de cada ano) para realizar as análises de perfil morfométrico, metabolismo post mortem e qualidade de carne.

Os animais foram designados a um delineamento inteiramente casualizado com dois tratamentos (alta taxa de crescimento [ATC] e baixa taxa de crescimento [BTC] da desmama ao sobreano). Os animais receberam a mesma dieta (Tabela 3) nos dois anos de experimento.

Tabela 3. Composição percentual da dieta a ser utilizada (na matéria seca).

Ingredientes	**% da Matéria seca**
Silagem de milho	27,3
Milho moído	20,0
Sorgo grão	23,0
Farelo de Soja	8,0
Polpa cítrica peletizada	20,0
Ureia	0,90
Sal comum	0,20
Núcleo Mineral1	0,60
Nutrientes	
Proteína Bruta, %	13,8
Proteína Degradável no Rúmen, %	9,20
NDT, %2	75,7
Cálcio	0,64
Fósforo	0,40

[1]Minerthal 160MD (Minerthal) Cálcio, 208 g; cobalto, 148 mg; cobre, 2664 mg; enxofre, 64 g; flúor (máx.), 1600 mg; fósforo, 160 g; iodo, 141 g; manganês, 2200 mg; selênio, 37 mg; zinco, 7992 mg; monensina sódica, 4000 mg.
[2]Estimado através de fórmula de (WEISS, W. P.; CONRAD, H. R.; ST. PIERRE, N. R. A theoretically-based model for predicting total digestible nutrient values of forages and concentrates. Animal Feed Science and Technology, Amsterdam, v. 39, p. 95-110, 1992).

5.2. Abate e coleta de amostras

O período de confinamento variou de 84 a 105 dias no ano de 2016, e de 86 a 111 dias no ano de 2017. Após o período de confinamento, os animais foram abatidos no Matadouro Escola da USP de Pirassununga, localizado

aproximadamente 300 metros do confinamento. O abate foi realizado de acordo com procedimentos humanitários, conforme exigido pela legislação brasileira.

Logo após a evisceração, foram colhidas amostras (aproximadamente 10g) do músculo Longissimus, na região entre a 12ª e 13ª costelas, para realização das análises de metabólitos e pH. As amostras foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e, posteriormente, armazenadas a -80 °C. Para a análise do perfil morfométrico muscular, foram retirados fragmentos de aproximadamente 1g no sentido longitudinal das fibras musculares. As sub-amostras foram imediatamente mergulhadas em N-hexano e, posteriormente, em nitrogênio líquido, e mantido em freezer a -80 °C.

Após 24h de resfriamento (0 - 2 ºC), a meia-carcaça esquerda de cada animal foi dividida na região entre a 12ª e a 13ª costelas, para retirada de uma amostra do músculo Longissimus (2,5 cm de espessura), que foi identificada e embalada a vácuo individualmente para posterior realização das análises de qualidade instrumental de qualidade de carne.

5.3. Análises instrumentais

5.3.1. Cor

As amostras foram retiradas das embalagens e deixadas expostas por 30 minutos em temperatura de 4°C a 6°C. Em seguida, foi realizada uma avaliação objetiva da cor da carne utilizando o sistema CIELab (CIE, 1986) através de um espectrofotômetro portátil, modelo CM2500d (Konica Minolta Brasil, São Paulo, Brasil) com iluminante padrão D65, ângulo de observação de 10□ e abertura do obturador de 30mm. Valores finais de L* (luminosidade), a* (intensidade de vermelho) e b* (intensidade de amarelo) de cada amostra foram obtidos através da média de três medidas.

5.3.2. Perdas por cocção e Força de cisalhamento

Após a mensuração da cor, as amostras foram pesadas e assadas em um forno elétrico industrial (Modelo F130/L – Fornos Elétricos Flecha de Ouro Ind. e Com. Ltda., São Paulo, Brasil) equipado com um termostato a 170 °C. A temperatura interna dos bifes foi monitorada por meio de termômetros

individuais (Gulton Instrumentos de Medição e Automação Indústria e Comércio LTDA – Modelo Gulterm 700-10s, São Paulo, Brasil). Ao atingirem temperatura interna de 40°C, as amostras foram viradas e permaneceram no forno até atingirem a temperatura interna de 71°C, conforme recomendado pela American Meat Science Association (AMSA, 2015).

As amostras permaneceram em temperatura ambiente até resfriarem a ±25°C, quando foram novamente pesadas para determinação das perdas por cocção (PPC= peso amostra crua – peso amostra assada). Após isso, as amostras foram envolvidas em filme plástico e colocadas em geladeira (4 a 6°C) por 12 horas, e posteriormente foram retirados seis cilindros (1,27 cm de diâmetro) de cada amostra, no sentido paralelo ao das fibras, para determinação da força de cisalhamento através do equipamento TMS-PRO analisador de textura (Food Technology Corporation, Sterling, Virginia, USA) acoplado com um dispositivo de cisalhamento Warner–Bratzler com velocidade fixada em 200 mm/min (AMSA, 2015). A força de cisalhamento de cada amostra foi considerada como a média das seis repetições.

5.4. Análises químicas

5.4.1. Glicólise in vitro

As amostras do músculo Longissimus foram trituradas em nitrogênio líquido e homogeneizadas em uma relação de 100mg/mL em uma solução de glicólise anaeróbica contendo Na2HPO4 10 mM, MgCl2 5 mM, KCl 60 mM, ATP 5 mM, ADP 0,5 mM, NAD+ 0,5 mM, glicogênio 30 mM, carnosina 25 mM, creatina 30 mM e acetato de sódio 10 mM (pH 7,4), conforme metodologia descrita por ENGLAND et al., (2014). Os tubos foram mantidos a 25°C durante todo o ensaio. Alíquotas foram coletadas após 0, 0,5, 2, 4, 8, 12, e 24 horas para posteriores análises de pH e metabolitos.

5.4.1.2. Mensuração de pH

As amostras de pH foram preparadas utilizando o método proposto por Bendall (1973). As alíquotas coletadas nos tempos 0, 0,5, 2, 4, 8, 12, e 24 horas foram transferidas para um tubo de centrifuga de 1,5 mL contendo 100

uL de solução de iodo-acetato de sódio 25 mM e KCl 750 mM (pH 7,0). Amostras foram mantidas por cinco minutos a 25°C e posteriormente centrifugadas a 13000 rpm por cinco minutos. Em seguida, foi realizada a mensuração do pH utilizando um peagâmetro digital portátil (Hanna Instrumentos – modelo HI99163, São Paulo, Brasil).

5.4.1.3. Metabólitos

Para análise de glicogênio, as alíquotas foram coletadas, homogeneizadas em uma proporção de 1:1 com uma solução de HCl 2,5 M, aquecidas a 90°C por duas horas e centrifugadas a 13000 rpm por 5 minutos. Posteriormente, o sobrenadante foi neutralizado com KOH 1,25 M. Para as análises de glicose e G6P, as alíquotas foram coletadas e adicionadas ao mesmo volume de PCA 1M, incubadas no gelo por 20 minutos e centrifugadas a 13000 rpm por 5 minutos. Posteriormente, o sobrenadante foi neutralizado com 2M KOH. As analises de metabolitos foram realizadas de acordo com a metodologia proposta por Bergmeyer (1984) e modificada para placas de 96 poços (HAMMELMAN et al., 2003). Todos os metabólitos foram analisados em temperatura ambiente e mensurados com espectrofotômetro Multiscan Go FI-01620 (ThermoFisher, Vantaa, Finlandia) em absorbância no comprimento de onda de 340 nm.

5.5. Análises do perfil morfométrico do músculo esquelético

Os cortes histológicos seriados com 12 µm de espessura foram realizados por meio da câmara de um micrótomo criostato (Cryocut-1800-Reichert-Jung), permanecendo a -20°C. Após o processo de elaboração dos cortes seriados, a amostra foi corada com hematoxilina e eosina (HE) e foi utilizada para demonstração da atividade da Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo Tetrazólio Redutase (NADH-TR) segundo a técnica de Pearse (1972) modificada por Dubowitz e Brooke (1984). Análise esta que indica a presença e intensidade da atividade oxidativa, permitindo diferenciar a atividade metabólica das fibras em oxidativa e/ou glicolítica.

A análise do perfil morfométrico foi avaliada por meio do programa de análise de imagens ImageJ 1.52a (National Institudes of Health, USA), na qual

foi mensurada a frequência (%) e a área das fibras. As fibras foram classificadas em oxidativa de contração lenta (SO, metabolismo oxidativo e coloração vermelha), oxidativas-glicolíticas de contração rápida (FOG, metabolismo oxidativo-glicolítico e coloração intermediária) ou glicolíticas de contração rápida (FG, metabolismo glicolítico e coloração branca), conforme proposto por Peter et al. (1972).

5.6. Análise de dados

Os dados de desempenho, perfil morfométrico muscular e qualidade instrumental da carne foram analisados por análise de variância, utilizando o PROC MIXED do software SAS 9.4 (SAS Institute Inc., Cary, NC), em um delineamento inteiramente casualizado com dois tratamentos (alta e baixa taxa de crescimento da desmama ao sobreano) com 10 repetições por tratamento. A taxa de crescimento foi utilizada como efeito fixo e o ano e o abate como efeito aleatório. As médias dos tratamentos foram obtidas pelo PROC LSMeans.

Os dados de pH e metabólitos foram avaliados como medidas repetidas no tempo. As matrizes de covariância foram testadas para cada característica e a de melhor ajuste foi utilizada (CROWDER e HAND, 1990). Além disso, foi utilizado o PROC CORR para realizar as correlações entre o perfil morfométrico, pH, metabólitos e as características de qualidade de carne avaliadas.

6. Resultados

6.1. Desempenho, caraterísticas de carcaça e qualidade de carne

Os animais com ATC da desmama ao sobreano apresentaram maiores valores de DEP do que os animais com BTC; P < 0,0001; Tabela 5). Consequentemente, os animais ATC entraram no confinamento mais pesados (P = 0,0082) e foram abatidos mais pesados do que os animais BTC (P = 0,0230).

Além disso, os animais ATC apresentaram maior PCQ (P = 0,0483) do que animais BTC. No entanto, não houve efeito da taxa de crescimento da

desmama ao sobreano sobre o GMD, a AOL, EGS, atributos de cor e a FC; apesar dos animais ATC apresentarem uma tendência para maior PPC (P = 0,0625).

Tabela 4. Média, erro padrão da média (EPM) e probabilidade das características de desempenho e qualidade de carne.

Características	Alta taxa de crescimento	Baixa taxa de crescimento	EPM	Valor P
DEP	10,36	-1,05	0,65	<0,0001
Peso Inicial	451,20	382,20	16,32	0,0082
Peso Final	603,60	550,40	32,39	0,0230
GMD	1,66	1,62	0,29	0,7308
PCQ	354,67	324,41	19,18	0,0483
RCQ	58,76	58,87	0,54	0,8862
AOL, cm^2	74,3	71,9	4,14	0,5470
EGS, mm	5,27	3,85	0,93	0,0791
EGP, mm	9,3	8,01	1,01	0,1579
L*	30,48	29,28	1,47	0,4639
a*	15,50	17,10	2,01	0,2137
b*	13,80	15,10	1,44	0,2184
PPC	26,22	23,68	2,67	0,0625
FC	71,53	64,26	6,72	0,2711

6.2. Perfil Morfométrico Muscular

Animais do grupo de BTC apresentaram maior frequência de fibras oxidativas (Tipo I) do que as dos animais ATC (P = 0,0250; Tabela 6). Por outro lado, animais ATC apresentaram frequência de fibras oxidativas-glicolíticas (Tipo IIa) 4% maior em comparação aos animais BTC (P = 0,0310). No entanto, nenhuma diferença na frequência de fibras glicolíticas (Tipo IIx) foi observada entre os tratamentos. Consequentemente, o grupo BTC apresentou maior relação Oxid:Glic do que o o grupo ATC (P = 0,0269).

Em relação à área transversal das fibras musculares, as fibras do Tipo I provenientes de animais ATC foram 17% maiores do que as fibras de BTC (P = 0,0536). Por outro lado, a área transversal das fibras do Tipo IIa não foram diferentes entre os tratamentos, enquanto as fibras glicolíticas dos animais do grupo de alta taxa de crescimento apresentaram uma tendência em ter uma área de 8,3% maior do que os animais do grupo de baixa taxa de crescimento (P=0,0864).

Tabela 5. Médias, erro padrão da média e probabilidades das frequências e das áreas transversais das fibras musculares do Longissimus em função da taxa de crescimento.

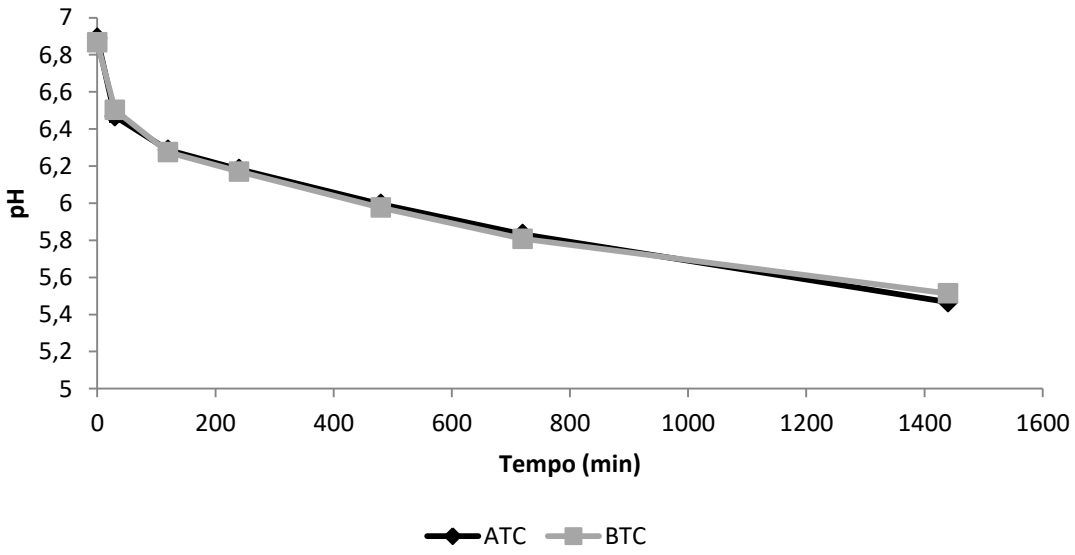
Variável	Taxa de Crescimento		Valor P
	Alta	Baixa	
Frequência (%)			
I	32,7 ± 1,56[b]	38,5 ± 1,67[a]	0,0250
IIa	36,7 ± 1,11[a]	32,7 ± 1,18[b]	0,0310
IIx	30,5 ± 1,36[B]	28,6 ± 1,45	0,3646
Oxid: Glic	0,49 ± 0,03	0,63 ± 0,04	0,0269
Área transversal (um^2)			
I	2770 ± 147	2299 ± 166	0,0536
IIa	5241 ± 175	5171 ± 195	0,7661
IIx	6809 ± 201	6244 ± 228	0,0864

I: fibra oxidativa; IIa: fibra intermediária; IIx: fibra glicolítica.
a,b – Médias com letras minúsculas diferentes na mesma linha diferem entre si.

6.3. pH e metabólitos in vitro

Não houve interação entre os tratamentos e os tempos avaliados para o pH in vitro (Figura 8).

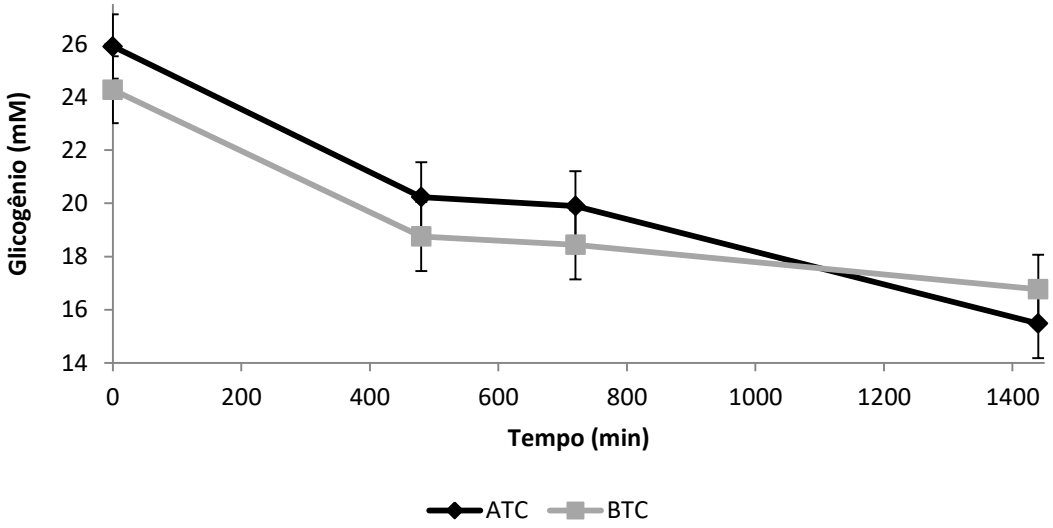
Figura 8. Valores médios da curva de pH in vitro de acordo com o tempo da avaliação.



Fonte: própria

Houve uma interação entre os tratamentos e os tempos avaliados para o glicogênio (*P* = 0,0175), G6P (*P* = 0,0019) e glicose (*P* < 0,0001).

Figura 9. Médias dos valores de glicogênio in vitro, em função do tempo post mortem e das taxas de crescimento.

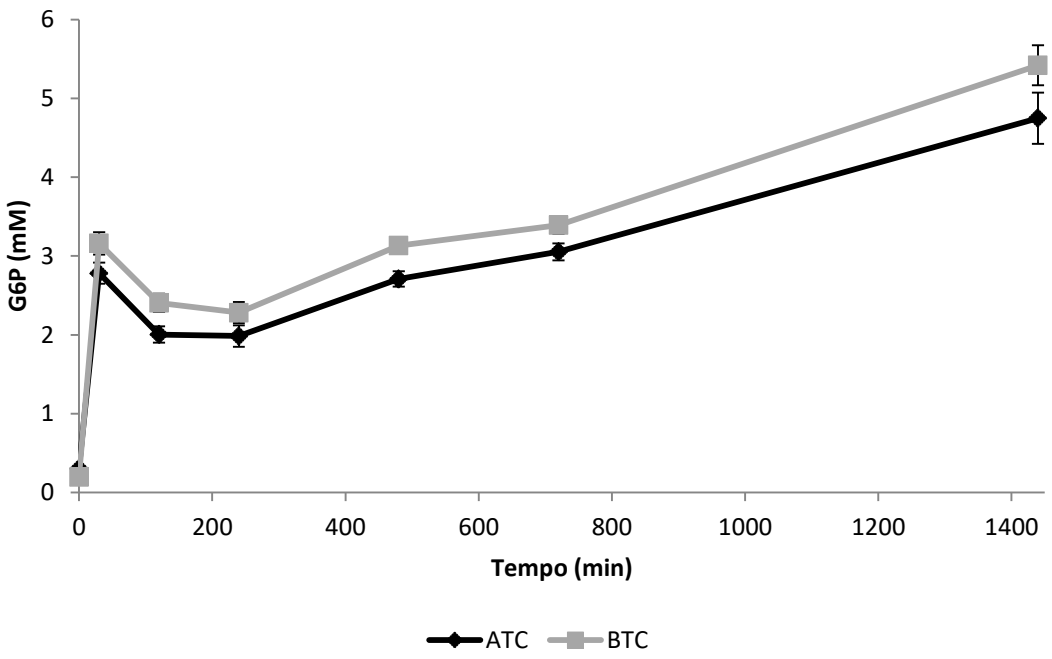


*Representam diferença entre os grupos (P < 0,05).
Fonte: própria autoria.

A concentração de glicogênio diminuiu ao longo do tempo *post mortem* em ambos os tratamentos (Figura 9). Os animais ATC apresentaram maior concentração de glicogênio nos pontos 0 min (*P* = 0,0156) e 480 min (*P* = 0,0490), além de uma tendência para maior glicogênio aos 720 min (*P* = 0,0520) quando comparado aos animais BTC. Por outro lado, os animais BTC apresentaram uma tendência para maior pH aos 1440 min (*P* = 0,0858).

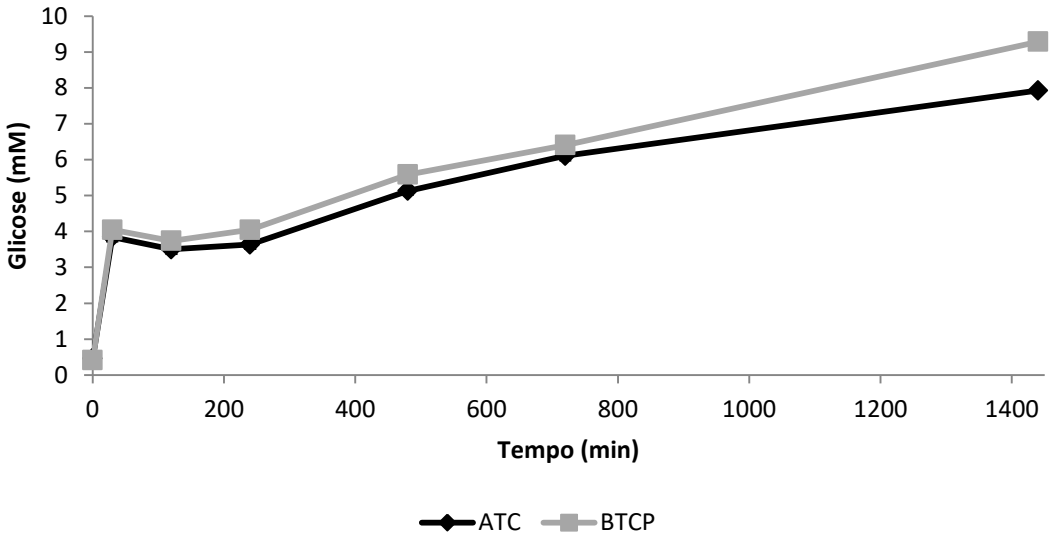
Nos tempos 0, 120 e 480 minutos, as concentrações de G6P foram diferentes entre os tratamentos (P<0,05; Figura 10). No tempo 0, os animais ATC apresentaram uma concentração de G6P 34,5% maior que os animais BTC (*P* = 0,0319). Porém, após 30 minutos, os animais BTC apresentaram uma tendência (*P* = 0,0697) para maiores valores de G6P, além de maiores concentrações de G6P nos tempos 120 (*P* = 0,0215) e 480 (*P* = 0,0144) quando comparado com os animais ATC.

Figura 10. Médias dos valores de G6P *in vitro*, em função do tempo *post mortem* e das taxas de crescimento.



*Representam diferença entre os grupos (P < 0,05).
Fonte: própria autoria.

Figura 11. Médias dos valores de glicose *in vitro*, em função do tempo *post mortem* e das taxas de crescimento.



* Representam diferença entre os grupos
(*P* < 0,05). Fonte: própria autoria.

As concentrações de glicose aumentaram com o passar do tempo (Figura 11). Não houve diferença entre os tratamentos na concentração desse metabólito até os 120 min de incubação *in vitro*. No entanto, no tempo 240,

animais BTC apresentaram uma tendência para maiores valores de glicose (*P* = 0,0511), além de maiores concentrações aos 480 min (*P* = 0,0189) e 1440 min (*P* < 0,0001) quando comparado com os animais ATC.

6.4. Correlações

O peso final apresentou correlação alta positiva com PCQ (r = 0,97; Tabela 7) e correlação positiva moderada com ganho médio diário e com a área de fibras do Tipo IIa (r = 0,49). A frequência de fibras do Tipo I apresentou correlação negativa alta com frequência de fibras IIa e IIx.

Tabela 6. Valores de correlação entre medidas de desempenho, carcaça e perfil morfométrico muscular.

Caract.	GMDTot	AOL	EGS	PCQ	RCQ	% I	% IIa	% IIx	A I	A IIa	A IIx
PF	0,46 *	0,16	0,18	0,97 **	0,17	-0,19	0,44	-0,15	0,38	0,49 *	0,25
GMDTot		0,37	0,12	0,44 *	0,03	0,25	-0,29	-0,07	0,29	0,42	0,30
AOL			0,02	0,19	0,16	0,21	-0,31	0,001	-0,26	0,13	-0,13
EGS				0,12	-0,17	-0,19	0,08	0,18	0,09	-0,3	0,35
PCQ					0,42	-0,16	0,44	-0,21	0,36	0,46	0,17
RCQ						0,10	0,14	-0,27	0,001	-0,01	-0,21
% I							-0,68 *	-0,71 *	-0,06	0,26	-0,12
% IIa								-0,03	0,10	-0,25	-0,11
% IIx									-0,01	-0,18	0,34
A I										0,32	0,34
A IIa											0,36

Significância *: P < 0,05; **: P < 0,0001.

Tabela 7. Valores de correlação entre curva de pH e características de qualidade de carne.

Caract.	pH 30	pH 120	pH 240	pH 480	pH 720	pH 1440	FC	PPC	L*	a*	b*
pH0	-0,15	-0,22	-0,29	0,16	-0,27	-0,4	0,39	0,70 *	-0,44	0,63 *	0,70 *
pH30		0,63 *	0,13	-0,15	-0,07	0,13	-0,03	-0,14	0,26	-0,39	-0,21
pH120			0,67 *	0,3	0,44	-0,11	0,13	-0,22	0,1	-0,36	-0,3
pH240				0,61 *	0,77 *	-0,23	0,08	-0,03	-0,03	-0,2	-0,27
pH480					0,83 **	-0,23	0,25	0,17	-0,26	0,15	0,16
pH720						-0,15	0,09	-0,14	-0,17	-0,09	-0,22
pH1440							-0,68 *	-0,55 *	0,31	-0,2	-0,1
FC								0,62 *	0,01	0,1	0,11
PPC									-0,07	0,32	0,41
L*										0,86 **	0,60 *
a*											0,83 **

Significância *: P < 0,05; **: P < 0,0001.

Os valores de pH inicial (0 min) apresentaram correlação positiva alta com a PPC (r = 0,70), com a* e com b* (r = 0,63; r = 0,70). Similarmente, o pH final (1440 min) apresentou correlação negativa moderada com a PPC (r = -0,55) e correlação negativa alta com FC (r = -0,68). Além disso, L* apresentou correlação positiva alta com valores de a* e b* (r = 0,86; r = 0,60).

7. Discussão

No presente estudo, animais com diferentes taxas de ganho da desmama ao sobreano não apresentaram diferença na taxa de crescimento no período de terminação. Grizard et al. (1995) também relatam que as diferenças entre as características de seleção ocorrem no período em que são avaliadas e podem não ser mantidas após o período de seleção.

Resultados similares ao encontrado no presente estudo foi reportado por Razook et al. (2002), onde a seleção de animais para maior taxa de crescimento resultou em animais com peso ao abate maiores, e consequentemente, maior peso de carcaça embora nenhuma diferença foi observada no rendimento de carcaça. Da mesma forma, Clarke et al., (2009) trabalhando com seleção genética de algumas características em bovinos de diferentes raças, relataram que as características selecionadas no desmame podem não representar diferenças para os rendimentos de carcaça.

Os resultados para EGS não foram diferente entre os tratamentos. Morris et al. (1993) estudando bovinos com diferentes taxas de crescimento, também não observaram diferenças na AOL nem diferenças na EGS. Apesar dos tratamentos não apresentarem diferença na EGS, ambos os grupos apresentaram EGS maior do que o mínimo recomendado para bovinos da raça Nelore (5,0 mm; BALDASSINI et al., 2017), para que não houvesse influência da temperatura no metabolismo post mortem durante o resfriamento na câmara fria nas primeiras 24 horas após o abate, e também para atuar como um isolante térmico retardando o resfriamento rápido da carcaça, e consequentemente, o encurtamento pelo frio (MARSH, 1977).

7.1. Perfil morfométrico muscular

O musculo esquelético é composto por três principais fibras, Tipos I, IIa e IIx, as quais apresentam diferentes níveis de atividades oxidativas e glicolíticas (LEFAUCHEUR, 2010). A proporção de fibras I, IIa e IIx em bovinos varia dentro de cada músculo e entre músculos. Quando se utiliza a seleção ou cruzamento de animais de produção com o objetivo de aumentar a taxa de crescimento, esse aumento da massa muscular se dá devido a mudanças no número de fibras musculares (principalmente na fase de gestação), a um aumento da área transversal das fibras musculares, e pela transformação de fibras oxidativas em glicolíticas (RECHFELDT et al., 1999).

A transição das fibras musculares oxidativa em glicolítica segue a sequência I ↔ IIa ↔ IIx ↔ IIb (SCHIAFFINO e REGIANI, 1994). Como consequência dessa transição entre tipo de fibras, a seleção para maior taxa de crescimento pode levar a uma mudança no metabolismo e na frequência de fibras para um tipo mais glicolítico (WEGNER et al., 2000). Nesse sentido, animais com alta taxa de crescimento no período da desmama ao sobreano, apresentam um músculo com fibras de maior tamanho e com um metabolismo mais glicolítico, o qual pode explicar um maior peso ao inicio do confinamento.

Os resultados obtidos neste experimento estão de acordo com as afirmações acima, pois, embora as proporções de fibras glicolíticas IIx não terem apresentado diferença estatística, o grupo ATC apresentou maior proporção de fibras intermediárias do Tipo IIa e menor proporção de fibras Tipo I, e consequentemente, tendeu a um metabolismo mais glicolítico. Renand et al. (1994) também relataram que animais Charolês com maior potencial de crescimento têm maior proporção de fibras glicolíticas quando comparado com animais de menor capacidade de crescimento. No mesmo sentido, Picard et al. (2006) observaram que animais com maior crescimento muscular apresentaram uma menor frequência de fibras do Tipo I, uma maior frequência de fibras do Tipo IIx e a mesma frequência de fibras do Tipo IIa do que animais com menor taxa de crescimento muscular.

Quanto à área das fibras musculares dos animais deste experimento, observou-se uma tendência de maior área para as fibras Tipo I e Tipo IIx em animais de ATC. Animais selecionados para uma maior taxa de crescimento têm maior produção de hormônios relacionados ao crescimento muscular (GH: hormônio do crescimento e IGF-1: Fator de crescimento semelhante a insulina

tipo 1), os quais atuam na hipertrofia das células musculares (Rehfeldt et al. 1999). Resultados similares aos relatados por Wegner et al. (2006), os quais encontraram maior área de fibras Tipo IIx quando comparado com fibras Tipo I e IIa, em animais Belgian Blue com uma alta taxa de crescimento. Além disso, no presente estudo, observou-se que todos os animais apresentaram maior tamanho de área das fibras glicolíticas, seguido das fibras intermediarias e das fibras Tipo I, assim como reportado por Gap-Don Kim, Han-Sul Yang, and Jin-Yeon Jeong (2016).

7.2. Metabolismo post mortem

A taxa de crescimento modificou a proporção das fibras musculares, caracterizando um perfil mais glicolítico em animais com ATC da desmama ao sobreano. De acordo com Ferguson e Gerrard (2014), o metabolismo energético muscular durante o período post mortem está diretamente relacionado com a queda do pH muscular, o qual tem grande impacto sobre a qualidade de carne. A quantidade de glicogênio presente no musculo é um dos principais responsáveis pela determinação do pH na faixa entre 7,2 e 5,7 (BENDALL, 1973) .

De acordo com Gardner (2001), músculos com maiores proporções de fibras glicolíticas apresentam maior quantidade de glicogênio. Os resultados obtidos estão de acordo com esta informação, neste experimento os animais de BTC apresentaram maiores proporções de fibras do Tipo I e menor concentração de glicogênio inicial do que os animais de ATC. No entanto, apesar dos animais BTC apresentarem menores concentrações de glicogênio inicial, ambos os tratamentos apresentaram glicogênio suficiente para que houvesse alteração da queda do pH entre os tratamentos devido a este metabólito.

Conforme ocorreu a glicogenólise durante o período de incubação, moléculas de glicose e G6P foram liberadas e as concentrações desses substratos aumentam ao longo tempo, como pode ser observado nas Figuras 10 e 11. Um maior acúmulo de glicose quando comparado ao G6P ao longo do tempo foi observado, o que era esperado devido à preferencia da via pelos resíduos de glicogênio que já se encontram na forma de G6P, enquanto que

para transformação de glicose em G6P é necessário a utilização de energia (1 ATP), deixando o processo menos econômico. Hammelman et al. (2003) avaliaram os mesmos metabolitos em suínos e também encontraram acumulo de G6P, porém aos 60 minutos post mortem. Matarneh et al. (2017), trabalhando com frangos e suínos, observaram o mesmo comportamento da curva da glicose, porém o acumulo de G6P foi observado a partir dos 30 min post mortem. No presente estudo, o maior acúmulo de glicose pode ser explicado devido aos animais ATC apresentarem menores valores de G6P, metabolito no qual, de acordo com Ferguson e Gerrard (2014), inibe a enzima Hexoquinase que é responsável pela conversão da glicose em G6P.

No presente estudo, aos 480 min, os animais ATC continuaram apresentando concentrações mais elevadas de glicogênio do que os BTC, com uma queda entre o tempo 0min e 480min similar de 5,66mM e 5,51mM para o grupo de ATC e BTC, respectivamente, e também concentrações mais baixas de glicose e G6P no grupo de ATC. Como a quebra de glicogênio foi similar nesse período, o acúmulo desses metabólitos pode ser explicado pela diminuição da atividade da enzima PFK (SCOPES, 1974), a qual converte F6P em F16BP e controla o fluxo glicolítico (NELSON e COX, 2014). Portanto, pode se concluir que músculos com maiores proporções de fibras glicolíticas, como as dos animais ATC no presente estudo, apresentam maiores quantidades e atividades de enzimas glicolíticas e, consequentemente, apresentam maior taxa de glicólise, e consequentemente menor acúmulo desses substratos.

Por outro lado, do tempo 720 min para 1440 min, os animais ATC apresentaram uma queda na concentração de glicogênio de 4,4mM enquanto que os animais BTC apresentaram uma queda de 1,6mM. Esta menor degradação do glicogênio pode ter ocorrido devido à inativação da enzima glicogênio-fosforilase, que degrada o glicogênio, devido a maiores concentrações de G6P ou então devido a este grupo apresentar maiores proporções de fibras do tipo I, e de acordo com Harris et al. (1976), fibras do tipo I apresentam menor atividade da enzima glicogênio-fosforilase. Porém, houve somente uma tendência (P = 0,0858) em animais de BTC apresentarem maiores concentrações de glicogênio 24 horas.

Em geral, o Longissimus apresenta uma quantidade de glicogênio residual (2-30%) acima do necessário para que se atinja um pH final dentro da

faixa normal (5,5 - 5,8) (PEARSON e YOUNG, 1989). Assim como pôde ser observado no presente estudo, em que o glicogênio residual foi de 40,2% e 30,9% para os animais ATC e BTC, respectivamente.

Desse modo, a partir desses resultados é possível sugerir que, devido ao baixo acúmulo de substratos nas primeiras horas do metabolismo post mortem, animais ATC apresentam maior fluxo glicolítico. Além disso, é possível sugerir também que uma concentração de glicogênio inicial de 24 mM foi suficiente para que não houvesse limitação na queda de pH causada por este metabólito. O termino do metabolismo post mortem na presença de glicogênio residual e de metabolitos glicolíticos (Glicose e G6P) provavelmente foi devido a inativação da PFK devido ao baixo valor de pH (England et al., 2016).

7.3. Qualidade de Carne

Os mecanismos que determinam a qualidade de carne são geralmente associados com o metabolismo post mortem, como, por exemplo, as mudanças de taxa e extensão da glicólise, as quais podem gerar combinações de pH e temperatura prejudiciais para a qualidade (BENDALL e WISMER-PEDERSEN, 1962). Além disso, a qualidade de carne está relacionada com as características das fibras musculares (JOO et a., 2013).

A cor é uma das características mais importantes, uma vez que ela é o primeiro fator observado pelo consumidor na hora da compra, além de ser utilizada como indicador de frescor e salubridade (Joo e Kim, 2011). De acordo com os mesmos autores, músculos mais escuros apresentam maiores concentrações de mioglobina e essa concentração varia entre diferentes espécies e tipos de fibras musculares (ENGLAND et al., 2017).

No presente estudo, animais BTC apresentaram maior proporção de fibras do Tipo I, as quais são conhecidas por apresentarem maior quantidade de mioglobina quando comparadas com as fibras glicolíticas (GERRARD e GRANT, 2006). Portanto, esperava-se que animais de ATC apresentassem carnes mais claras enquanto animais BTC apresentassem carnes mais escuras. Porém, a diferença do perfil morfométrico não foi grande o suficiente para que houvesse impacto significativo no valor de a* da carne (P = 2137). Além disso, os valores de L* encontrados nesse experimento apresentaram

correlação positiva alta com a*. L* (luminosidade) aumenta conforme a refletância aumenta, e isto se dá devido a maior quantidade de agua livre e desnaturação proteica (PURCHAS, 1990). Quanto maior a perda de agua, maior será a perda de proteínas, como a mioglobina que é a proteína sarcoplasmática responsável pela cor da carne.

A qualidade sensorial mais importante é a maciez, pois influencia na aceitação do produto pelo consumidor (JOO et al., 2013). De acordo com os mesmos autores, ela é afetada principalmente pela solubilidade do tecido conjuntivo, composição das fibras musculares, e extensão da proteólise no rigor.

O grupo BTC apresentou maiores proporções de fibras Tipo I. Uma melhora na maciez da carne de bovinos foi observada juntamente com o aumento na proporção de fibras do Tipo I (Maltin et al., 1998). Além disso, as fibras do grupo de ATC apresentaram tendência de serem maiores do que as fibras do grupo de BTC e, de acordo com Seideman, Crouse e Cross, 1986, o aumento na área das fibras musculares influencia negativamente a maciez da carne.

Esperava-se uma maior maciez no grupo de BTC, pois além de apresentar maior frequência de fibras do Tipo I, apresentou uma tendência em menores perdas por cocção. A PPC apresentou alta correlação positiva com FC. Portanto, esperava-se que carnes de animais de ATC da desmama ao sobreano apresentassem menor maciez e uma menor capacidade de retenção de água pode piorar a maciez devido a PPC ser maior e consequentemente a área transversal da amostra irá conter menor proporção de agua e maior de componentes estruturais (PURCHAS, 1990). Porém os valores de FC não se diferiram estatisticamente entre os tratamentos. Razook et al. (2002) também não observaram diferenças na maciez nem perdas por cocção na carnes provenientes de animais com diferentes taxas de crescimento.

8. Conclusão

A seleção de bovinos com alta taxa de crescimento no período da desmama ao sobreano promove um perfil de fibras mais glicolítico. Entretanto,

essa mudança no perfil morfométrico não altera a queda do pH nem a qualidade da carne.

9. Referências

ALENCAR, M. M. Critérios de seleção em bovinos de corte no Brasil. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 4., 2002, Campo Grande. Anais... Campo Grande: Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 2002.

AMSA. Research guidelines for cookery, sensory evaluation, and instrumental tenderness measurements of meat. 2. ed. Champaign, Illinois: American Meat Science Association, 2015

BAKER, J. S.; MCCORMICK, M. C.; ROBERGS, R. A. Interaction among skeletal muscle metabolic energy systems during intense exercise. Journal of nutrition and metabolism, v. 2010.

BALDASSINI, W. A.; CHARDULO, L. A. L.; SILVA, J. A. V.; MALHEIROS, J. M.; DIAS, V. A. D.; ESPIGOLAN, R.; PADILHA, P. M. (2017). Meat quality traits of Nellore bulls according to different degrees of backfat thickness: a multivariate approach. Animal Production Science, 57(2), 363-370.

BANKS, W. J. Histologia veterinária aplicada. 2ed. São Paulo: Manole, 1991. 629p.

BARCLAY, C. J. Energetics of contraction. Comprehensive Physiology, 2015.

BECHTEL, P. J. Muscle development and contractile proteins. In: Muscle as food. p. 1 – 35, 1986.

BENDALL, J. Postmortem changes in muscle. In: Bourne, G.H. (Ed.), Structure and Function of Muscle, vol. 2. Acad. Press, New York, pp. 234e309, 1973.

BENDALL, J. R. e WISMER-PEDERSEN, J. Some Properties of the Fibrillar Proteins of Normal and Watery Pork Muscle (1962). J. Fd Sci., 27, 144.

BENDALL, J. R. The shortening of rabbit muscles during rigor mortis: Its relation to the breakdown of adenosine triphosphate and creatine phosphate and to muscular contraction. Journal of Physiology, 114, 71–88, 1951.

BERGMEYER, H. U. Methods of enzymatic analysis (3rd ed.)VI, Verlag Chemie: Weinheim, 1984.

BERNARD, C.; CASSAR-MALEK, I.; RENAND, G.; HOCQUETE, J.; Changes in muscle gene expression related to metabolism according to growth potential in young bulls. Meat Science, v. 82(2), p. 205-212, 2009.

BOLIGON, A. A.; ALBUQUERQUE, L. G.; RORATO, P. R. N. Associações genéticas entre pesos e características reprodutivas em rebanhos da raça Nelore. Revista Brasileira de Zootecnia, Viçosa, MG, v. 37, n. 4, p. 596-601, 2008.

BOTTINELLI, R.; REGGIANI, C. Human skeletal muscle fibers: molecular and functional diversity. Progress in Biophysics and Molecular Biology, vol. 73, p. 195-262, 2000.

BROOKE, M. H.; KAISER, K. Muscle fiber type: how many and what kind? Archives of Neurology, v. 23, p. 369, 1970.

BRUNES, L. C. Estudo genético-quantitativo de caracteristicascaracterísticas de crescimento, reprodução, carcaça e escores visuais em um rebanho nelore sob seleção para precocidade sexual. Dissertação de Mestrado em Zootecnia, Universidade Federal de Goias, 2017.

CALKINS, C. R.; DUSTON, T. R.; SMITH, G. C.; CARPENTER, Z. L.; DAVIS, G. W. Relationship of fiber type composition to marbling and tenderness of bovine muscle. Journal of. Food Science. 46, 708–715, 1981.

CASSAR-MALEK, I.; SUDRE, K.; BOULEY, J.; LISTRAT, A.; UEDA, Y.; JURIE, C. Integrated approach combining genetics, genomics and muscle biology to manage beef quality. In: Annual Meeting of The Bristish Society of Animal Science, York (England), 24–26th March 2003 (p. 52). Proceedings of the British Society of Animal Science.

CHOI, Y. M.; KIM, B. C. Muscle fiber characteristics, myofibrillar protein isoforms, and meat quality. Livestock Science, 122, 105−118, 2009.

CLARKE, A. M.; DRENNAN, J. M.; McGEE, M.; KENNY, D. A.; EVANS, R.D. BERRY, D. P. Intake, growth and carcass traits in male progeny of sires differing in genetic merit for beef production . Animal (2009), 3:6, pp 791–801.

CRAIG, R.; PADRON, R. Molecular structure of the sarcomere. In: Engel AC, Franzini-Armstrong C, editors. Myology. 3. New York: McGraw-Hill; 2004. p. 129

DINGBOOM, E. G.; WEIJS, W. A. The effect of growth and exercise on muscle characteristics in relation to meat quality. In: Te Pas, M.F.W.; Everts, M.E.; Haagsman, H.P. (Eds.), Muscle Development of Livestock Animals. Cromwell Press, Trowbridge, pp. 83–102, 2004.

DU, M.; TONG, J.; ZHAO, J.; UNDERWOOD, K. R.; ZHU, M.; FORD, S. P.; NATHANIELSZ, P. W. Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. . 2010. J Anim. Sci., 88 E51-E60.

DUBOWITZ, V.; BROOKE, M. Muscle biopsy: a modern approach. London: W.B. Saunders Company, 1984. 472p.

DUNAWAY, G. A. A review of animal phosphofructokinase isozymes with an emphasis on their physiological role. Molecular and cellular biochemistry, v. 52, n. 1, p. 75-91, 1983.

DURIS, M-P.; PICARD, B.; GEAY, Y. Specificity of different anti-myosin heavy chain antibodies in bovine muscle. Meat Science 55:67–78, 2000.

ENGLAND, E. M.; MATARNEH, S. K.; SCHEFFLER, T. L.; GERRARD, D. E. Perimortal muscle metabolism and its effect on meat quality. In: New Aspects of Meat Quality, 2017.

ENGLAND, E. M.; MATARNEH, S. K.; SCHEFFLER, T. L.; WACHET, C.; GERRARD, D. E. Altered AMP deaminase activity may extend post mortem glycolysis. Meat Science 102, 8e14, 2015.

ENGLAND, E. M.; MATARNEH, S. K.; SCHEFFLER, T. L.; WACHET, C.; GERRARD, D. E. pH inactivation of phosphofructokinase arrests post mortem glycolysis. Meat Science 98, 850e857, 2014.

ENGLAND, E. M.; SCHEFFLER, T. L.; KASTEN, S. C.; MATARNEH, S. K.; GERRARD, D. E. Exploring unknowns involved in the transformation of muscle to meat. Meat science, v. 95, p. 837-843, 2013.

FAUSTMAN, C.; CASSENS, R. G. The biochemical basis for discoloration in fresh meat: a review. J. Muscle Foods 1 (3), 217–243, 1990.

FAUSTMAN, C.; SUN, Q.; MANCINI, R.; SUMAN, S. P. Myoglobin and lipid oxidation interactions: Mechanistic bases and control. Meat Science, 86, 86–94, 2010.

FERGUSON, D. M.; DALY, B. L.; GARDNER, G. E.; TUME, R. K. Effect of glycogen concentration and form on the response to electrical stimulation and

rate of post-mortem glycolysis in ovine muscle. Meat Science 78, 202–210. doi:10.1016/j.meatsci.2007.06.003, 2008.

FERGUSON, D. M.; GERRARD, D. E. Regulation of post mortem glycolysis in ruminant muscle. Animal Production Science, 2014, 54, 464–481.

FERGUSON, D. M.; SHAW, F. D.; STARK, J. L. Effect of reduced lairage duration on beef quality. Australian Journal of Experimental Agriculture 47, 770–773. doi:10.1071/EA05212, 2007.

FIGUEIREDO, L. G. G. Estimativas de parâmetros genéticos de características de carcaças feitas por ultra-sonografia em bovinos da raça Nelore. 2001. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

FLORINI, J. R.; EWTON, D. Z.; MAGRI, K. A. Hormones, growth factors, and myogenic differentiation. Am Rev Physiol 1991; 53: 201-216.

FORREST, J. C.; ABERLE, E. D.; HEDRICK, H. B.; JUDGE, M. D.; MERKEL, R. A. Fundamentos de ciencia de la carne. Zaragoza: Acribia, 1979. 364p.

FORTIN, M.; VIDEMAN, T.; GIBBONS, L. E.; BATTIE´, M. C. Paraspinal muscle morphology and composition: a 15-yr longitudinal magnetic resonance imaging study. Medicine and Science in Sports and Exercise 46:893–901, 2014.

FRONTERA. W. R.; OCHALA, J. Skeletal muscle: a brief review of structure and function. Calcified tissue international, v. 96, n. 3, p. 183-195, 2015.

GARDINER, P. F. Neuromuscular Aspects of Physical Activity. Human Kinetics, 2001.

GERRARD, D. E.; GRANT, A. L. Principles of animal growth and development. Kendall Hunt, 2006.

GREASER, M. L. Conversion of muscle to meat. In: Muscle as Food, 37-102, 1986.

GRIZARD,J.; DARDEVET, D.; PAPET, I.; MOSONI, L.; MIRAND, P. P.; ATTAIX, D.; TAUVERON, I.; BONIN, D.; ARNAL, M. Nutrient regulation of skeletal muscle protein metabolism in animals. Nutrition Research Reviews, v. 8, n. 1, p. 67-91, 1995.

HAMILTON, D. N.; MILLER, K. D.; ELLIS, M.; MCKEITH, F. K.; WILSON, E. R. Relationships between longissimus glycolytic potential and swine growth

performance, carcass traits, and pork quality. Journal of Animal Science 81, 2206–2212, 2003.

HAMMELMAN, J. E.; BOWKER, B. C.; GRANT, A. L.; FORREST, J. C.; SCHINCKEL, A. P.; & GERRARD, D. E. Early postmortem electrical stimulation simulates PSE pork development. Meat Science, 63(1), 69–77, 2003.

HARRIS, R. C.; EDWARDS, R. H.; HULTMAN, E.; NORDESJÖ, L. O.; NYLIND, B.; SAHLIN, K. The time course of phosphorylcreatine resynthesis during recovery of the quadriceps muscle in man. Pflugers Arch. 1976 Dec 28;367(2):137-42.

HENCKEL, P.; OKSBJERG, N.; ERLANDSEN, E.; BARTON-GADE, P.; BEJERHOLM, C. Histo-and biochemical characteristics of the longissimus dorsi muscle in pigs and their relationships to performance and meat quality. Meat Science, 47(3-4), 311-321, 1997.

HENCKEL, P.; OKSBJERG, N.; ERLANDSEN, E.; BARTON-GADE, P.; BEJERHOLM, C. Histo-and biochemical characteristics of the longissimus dorsi muscle in pigs and their relationships to performance and meat quality. Meat Science, 47(3-4), 311-321, 1997.

HUDSON, N. J. Mitochondrial treason: a driver of pH decline rate in post-mortem muscle. Animal production science, v. 52, p. 1107-1110, 2012.

HUISMAN, A. E.; BROWN, D. J. Genetic parameters for bodyweight, wool, and disease resistance and reproduction traits in Merino sheep. 2. Genetic relationships between bodyweight traits and other traits. Australian Journal of Experimental Agriculture, 48(9), 1186–1193, 2008.

HWANG, Y. H.; KIM, G. D.; JEONG, J. Y.; HUR, S. J.; JOO, S. T. The relationship between muscle fiber characteristics and meat quality traits of highly marbled Hanwoo (Korean native cattle) steers. Meat Science, 86, 456–461, 2010.

JAVAN, R.; HORVATH, J. J.; CASE, L.E.; AUSTIN, S.; CORDERI, J.; DUBROVSKY, A.; KISHNANI, P. S.; BASHIR, M. R. Generating color-coded anatomic muscle maps for correlation of quantitative magnetic resonance imaging analysis with clinical examination in neuromuscular disorders. Muscle Nerve 48:293–295, 2013.

JEONG, J. Y.; HUR, S. J.; YANG, H. S.; MOON, S. H.; HWANG, Y. H.; PARK, G. B.; & JOO, S. T. Discoloration characteristics of 3 major muscles from cattle during cold storage. Journal of Food Science, 74, C1–C5, 2009.

JOO, S. T., & KIM, G. D. Meat quality traits and control technologies. Control of meat quality (pp. 1–29). (2011). Research Signpost

JOO, S. T.; KAUFFMAN, R. G.; KIM, B. C.; & KIM, C. J. The relationship between color and water-holding capacity in post-rigor porcine longissimus muscle. Journal of Muscle Foods, 6(3), 211–226, 1995.

JOO, S. T.; KIM, G. D.; HWANG, Y. H.; RYU, Y. C. Control of fresh meat quality through manipulation of muscle fiber characteristics. Meat Science, 95, 2013.

KARLSSON, A. H.; KLONT, R. E.; FERNANDEZ, X. Skeletal muscle fibres as factors for pork quality. Livestock Production Science, 60, 255−269, 1999.

KELMAN, K. R.; PANNIER, L.; PETHICK, D. W.; GARDNER, G. E. Selection for lean meat yield in lambs reduces indicators of oxidative metabolism in the longissimus muscle. Meat science, 96(2), 1058-1067, 2014.

KIM, G. D.; JEONG, J. Y.; HUR, S. J.; YANG, H. S.; JEON, J. T.; JOO, S. T. The relationship between meat color (CIE L* and a*), myoglobin content, and their influence on muscle fiber characteristics and pork quality. Korean Journal for Food Science of Animal Resources, 30, 626–633, 2010.

KIM, G. D.; JEONG, J. Y.; JUNG, E. Y.; YANG, H. S.; LIM, H. T.; JOO, S. T. The influence of fiber size distribution of type IIB on carcass traits and meat quality in pigs. Meat Science, 94, 267–273, 2013.

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 J Food Sci Anim Resour. 2016;36(6):819-828.

KOOHMARAIE, M., KENT, M. P., SHACKELFORD, S. D., VEISETH, E., & WHEELER, T. L. Meat tenderness and muscle growth: Is there any relationship? Meat Science, (2002). 62, 345–352.

LAWRIE, R. A. The eating quality of meat. Meat science, v. 4, p. 300-362, 1998.

LEE, S. H.; JOO, S. T.; RYU, Y. C. Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality. Meat Science 86, 2010.

LEFAUCHEIR, L. A second look into fibre typing – Relation to meat quality. Meat Science 84 (2010) 257–270.

LEFAUCHEUR, L.; GERRARD, D. E. Muscle fiber plasticity in farm mammals. Journal of animal science, 2000.

LENGERKEN, G.; WICKE, M.; MAAK, S.; 1997. Stress susceptibility and meat quality-situation and prospects in animal breeding and research. Arch. Tierz. 40, 163–171.

LISTRAT et al., 2016. How muscle structure and composition influence meat and flesh quality. Scientific World Journal. http://doi.org/10.1155/2016/3182746.

LODISH, H.; BEDRK, A.; ZIPURSKY, S.L.; et al. Molecular Cell Biology, fourth edition, New York; Freeman, W.H.; 2000. Section 18.3, Myosin: The Actin Motor Protein. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21724/.

LUCHIARI FILHO, A. Pecuária da carne bovina. São Paulo: Luchiari Filho, 2000. 135p.

MALHADO, C. H. M.; CARNEIRO, P. L. S.; SANTOS, P. F.; AZEVEDO, D. M. M. R.; SOUZA, A. J. C.; MELLO, P. R. Curva de crescimento em ovinos mestiços Santa Inês x Texel criados no Sudoeste do Estado da Bahia. Rev Bras Saude Prod Anim. 2008;9(2):210–218.

MALTIN, C. A., SINCLAIR, K. D., WARRISS, P. D., GRANT, C. M., PORTER, A. D., & DELDAY, M. I. The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves. Animal Science, (1998). 66, 341–348.

MALTIN, C.; BALCERZAK, D.; TILLEY, R.; DELDAY, M. (2003). Determinants of meat quality: Tenderness. The Proceedings of the Nutrition Society, 62, 337−347.

MARSH, B.B. Basis of tenderness in muscle foods. Journal of Food Science, Chicago, v.42, n.2, p.295-297, 1977.

MATARNEH, S. K.; BELINE, M.; SILVA, S. L.; GERRARD, D. E. Mitochondrial F1-ATPase extends glycolysis and pH decline in an in vitro model. v. 137, 2017, Meat Science p. 85 91, 2018.

MATARNEH, S. K.; ENGLAND, E. M.; SCHEFFLER, T. L.; GERRARD, D. E. The conversion of muscle to meat. In: Lawrie's meat science, Eighth edition, 2017.

MILLER, R. K. Palatability. In: Encyclopedia of Meat Science. Second edition, 2014.

MONIN, G.; SELLIER, P.; 1985. Pork of low technological quality with a normal rate of muscle pH fall in the immediate post-mortem period: the case of the Hampshire breed. Meat Sci. 13 (1), 49–63.

MORRIS, C.A.; BAKER, R.L.; BASS, J.J. et al. Carcass composition in weight-selected and control bulls from a serial slaughter experiment. Australian Journal of Agricultural Research, v.44, n.2, p.199-213, 1993.

NELSON, D. L.; COX, M. M. Princípios de bioquímica de Lehninger. Artmed Editora, 2014.

OKUT, H.; WU1, X.; ROSA, G. J. M.; BAUCK, S.; WOODWARD, B. W.; SCHNABEL, R. D.; TAYLOR, J. T. E GIANOLA, D. Predicting expected progeny difference for marbling score in Angus cattle using artificial neural networks and Bayesian regression models. Genetics Selection Evolution. 45:34, 2013.

OLIVEIRA, H. N. Grupos contemporâneos e Conectabilidade. In: WORKSHOP SELEÇÃO EM BOVINOS DE CORTE, 5., Salvador, 2003.

OUALI, A.; TALMANT, A. (1990). Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal-muscles. Meat Science, 28, 331−348.

OWENS, F. N.; DUBESKI, P.; HANSONT, C. F. Factors that Alter the Growth and Development of Ruminants. Journal of Animal Science, v. 71, n. 11, p. 3138–3150, 1993.

PANETO, J. C. C.; LEMOS, D. C.; BEZERRA, L. A. F.; FILHO, R. M.; LÔBO, R. B. (2002). Estudo de características quantitativas de crescimento dos 120 aos 550 dias de idade em gado Nelore. R. Bras. Zootec, 31(2), 668-674.

PEARSE, A. G. E. Histochemistry, theoretical and applied. 3. ed. Edimburgo: Churchill & Livingstone, 1972.

PEARSON, A. M.; YOUNG, R. B. Muscle and meat biochemistry. San Diego: Academic, 1989. Cap. 9. p. 235-265.

PEREIRA, J. C. C. Melhoramento genético aplicado à produção animal. 5a ed. Belo Horizonte: FEPMVZ Editora; 2008.

PEREIRA, V. M. C. Estudo genético de critérios de seleção ligados à eficiência reprodutiva e ao crescimento de machos e fêmeas da raça Canchim. 2003. 71f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento Animal) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.

PETER, J. B.; BARNARD, R. J.; EDGERTON, V. R.; GILLESPIE, C. A.; STEMPEL, K. E. Metabolic profiles of three types of fibers of skeletal muscles in guinea pig and rabbits. Biochemistry, v.11, p.2627-2633, 1972.

PETTE, D.; STARON, R. S. Transitions of muscle fiber phenotypic profiles. Histochem Cell Biol 115: 359–372, 2001.

PRATES, J. M. M. Maturação da carne dos mamiferos: 1. Caracterização geral e modificações físicas. Revista portuguesa de ciências veterinárias, v. XCV, n. 533, p. 34-41, 2000.

PURCHAS, R. W. An assessment of the role of pH differences in determining the relative tenderness of meat from bulls and steers. Meat Science, 27 (1990), p. 129-140.

PURSLOW, P. P. The structure and growth of muscle. In: Lawrie's meat science, Eighth edition, 2017.

RAZOOK, A.G.; FIGUEIREDO, L.A.; RUGGIERI, A.C. et al. Desempenho em pastagens e características de carcaça da 16ª progênie dos rebanhos Nelore, Guzerá e Caracu de Sertãozinho (SP). Revista Brasileira de Zootecnia, v.31, n.3, p.1367-1377, 2002

RENAND, G.; BERGE, P.; PICARD, B.; ROBELIN, J.; GEAY, Y.; KRAUSS, D.; MÉNISSIER, F. (1994). Genetic parameters of beef production and meat quality traits of young Charolais bulls progeny of divergently selected sires. Elevage et Insemination.

RENAND, G.; PICARD, B.; TOURAILLE, C.; BERGE, P.; LEPETIT, J. (2001). Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. Meat Science, 59, 49–60.

RENERRE, M. 1984. Variabilité entre muscles et entre animaux de la stabilité de la couleur des viandes bovines. Sci. Aliment. 4:567-584

RUUSUNEN, M.; PUOLANNE, E.; 2004. Histochemical properties of fibre types in muscles of wild and domestic pigs and the effect of growth rate on muscle fibre properties. Meat Science 67, 533e539.

RYU, Y.C.; KIM, B.C.; 2006. Comparison of histochemical characteristics in various pork groups categorized by post mortem metabolic rate and pork quality. J. Anim. Sci. 84, 894–901.

SANTOS, E. R. Caracterização do processo de rigor mortis e da maciez deos musculos Gastrocnemius internus e Fibularis longus e efeito da radiação gama na vida comercial da carne de avestruz. Tese de doutorado em Higiene veterinária e processamento tecnológico de produtos animais – UFF, 2006.

SAPP, R. L.; BERTRAND, J. K.; PRINGLE, T. D. E WILSON, D. E. Effects of selection for ultrasound intramuscular fat percentage in Angus bulls on carcass traits of progeny. Journal Animal Science 80, 2017–2022, 2002.

SCHEFFLER, T. L.; GERRARD, D. E. Mechanisms controlling pork quality development: The biochemistry controlling post-mortem energy metabolism. Meat Science, v. 77, p. 7-16, 2007.

SCHEFFLER, T. L.; PARK, S.; GERRARD, D. E. Lessons to learn about postmortem metabolism using the AMPKγ3 R200Q mutation in the pig. Meat Science, v. 89, n. 3, p. 244-250, 2011.

SCHEFFLER, T. L.; SCHEFFLER, J. M.; PARK, S.; KASTEN, S. C.; WU, Y.; MCMILLAN, R. P.; GERRARD, D. E. (2014). Fiber hypertrophy and increased oxidative capacity can occur simultaneously in pig glycolytic skeletal muscle. American Journal of Physiology-Cell Physiology, 306(4), C354-C363.

SCHIAFFINO, S., & REGGIANI, C. Molecular diversity of myofibrillar proteins: Gene regulation and functional significance.. (1996). Physiological Reviews, 76, 371–423.

SCHIAFFINO, S.; REGGIANI, C. Myosin isoforms in mammalian skeletal muscle. (1994). Journal of Applied Physiology, 77, 493–501.

SCOPES, R. K. Measurement of protein by spectrophotometry at 205 nm. Anal Biochem. 1974 May;59(1):277-82.

SEIDEMAN, S. C., CROUSE, J. D., & CROSS, H. R. (1986). The effect of sex condition and growth implants on bovine muscle fiber characteristics. Meat Science, 17, 79–95.

ST-PIERRE, J.; BRAND, M. D.; BOUTILIER, R. G.; 2000. Mitochondria as ATP consumers: cellular treason in anoxia. The Proceedings of the National Academy of Sciences 97, 8670e8674.

TALMANT, A.; MONIN, G.; BRIAND, M.; DADET, M.; BRIAND, Y.; 1986. Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. Meat Science 18, 23e40.

TANG, J.; FAUSTMAN, C.; HOAGLAND, T. A.; MANCINI, R. A.; SEYFERT, M.; HUNT, M. C.; 2005. Postmortem oxygen consumption by mitochondria and its effects on myoglobin form and stability. Journal of Agricultural and Food Chemistry 53, 1223e1230.

VAN LAACK, R.; KAUFFMAN, R.; GREASER, M.; 2001. Determinants of ultimate pH of meat. In: Proc. 47th Int. Congr. Meat Sci. Technol.; pp. 22e26. Krakow, Poland.

VAN MELIS, M. H.; RIBEIRO, S. Selecionando para desempenho: peso e ganho de peso. In: TURCO, Cristiane de Paula (Org.) Melhoramento genético ao alcance do produtor. Bebedouro:Editora Scot Consultoria, 2006. P. 27-48.

WEGNER, J. ALBRECHT, E.; FIELDER, I.; TEUSCHER, F.; PAPSTEIN, H. J.; ENDER, K. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. Journal of animal Science, 78, 1485-1496, 2000.

WEGNER, J.; ALBRECHT, E.; FIEDLER, I.; TEUSCHER, F.; PAPSTEIN H.-J.; ENDER, K. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. J. Anim. Sci. 2000, 78:1485-1496.

WHITE, T. P.; ESSER, K. Satellite cell and growth factor involvement in skeletal muscle growth. Med Sci Sports Exerc 1989; 21: 158-163

XIONG, Y. L.; MULLINS, O. E.; STIKA, J. F.; CHEN, J.; BLANCHARD, S. P.; MOODY, W. G. (2007). Tenderness and oxidative stability of post mortem muscles from mature cows of various ages. Meat Science, 77, 105−113.

YOKOO, M. J.; LÔBO, R. B.; ARAÚJO, F. R. C. et al. Genetic associations between carcass traits measured by real-time ultrasound and scrotal circumference and growth traits in Nelore cattle. Journal of Animal Science, v.88, p.52-58, 2010.

ZUIN, R. G. Análise genética de características de crescimento e de carcaça em bovinos Nelore. [Dissertação]. Jaboticabal: Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias; 2010.