



肉用牛、绵羊脂肪组织特性、发育规律及其评鉴方法

蒋宗佑, 王金燕, 唐高建, 石英子, 王波*

中国农业大学动物科学技术学院, 动物营养学国家重点实验室, 北京 100193

* 联系人, E-mail: wangbo123@cau.edu.cn

收稿日期: 2023-02-23; 接受日期: 2023-05-15; 网络版发表日期: 2023-06-12

国家重点研发计划(批准号: 2021YFD1200901)和国家自然科学基金(批准号: 31902183, 32272892)资助

摘要 脂肪组织是动物的主要能量储存器官, 同时也是重要的内分泌器官, 能够调控机体能量稳态. 对于反刍家畜而言, 脂肪组织关系到御寒能力、免疫力、繁殖力、肉品质、饲料转化效率等多个生存与生产相关的重要性状. 动物脂肪组织储存于皮下、内脏、肌间、肌内和骨骼等5个主要部位. 依据脂肪细胞的类型又可以分为白色脂肪组织和褐色脂肪组织两大类. 目前针对肉用牛、绵羊白色脂肪组织的发育规律方面的研究较为全面, 而褐色脂肪组织的研究相对较少. 针对反刍动物皮下、肌内等部位脂肪已建立了生产评价体系, 但尚无针对褐色脂肪的评价标准. 本文从动物健康与生产实际两个方面出发, 分析了肉用牛、绵羊脂肪组织特性、发育规律及其鉴定与评价方法.

关键词 反刍家畜, 脂肪, 发育, 评鉴方法

脂肪组织是反刍家畜机体的主要组成部分, 也是肉的主要成分. 受消费和饮食习惯的影响, 在育种和饲养管理过程中脂肪组织的重要性都低于肌肉. 但是, 随着经济水平的提高, 消费者对高品质畜肉的需求不断增长, 脂肪组织也得到了更多的关注. 作为动物的能量储存器官, 脂肪组织的能量沉积影响反刍家畜的饲料报酬与经济效益. 作为重要的内分泌器官, 脂肪组织调控机体稳态. 脂肪组织还关系到反刍家畜的御寒能力、免疫力、繁殖力、肉品质等多个生存与生产相关的重要性状. 动物脂肪组织储存于皮下、内脏、肌间、肌内和骨骼等5个主要部位. 不同部位脂肪的

食用价值和经济价值差别很大, 因此其发育与沉积规律是家畜品种选育和饲养管理的重要理论基础. 依据脂肪细胞代谢特点, 反刍家畜的脂肪细胞可以分为白色脂肪细胞和褐色脂肪细胞两大类. 相对于白色脂肪细胞, 反刍家畜褐色脂肪细胞的发育规律尚不清楚, 褐色脂肪的评价标准还不完善. 脂肪组织的生长发育规律以及组织特性的鉴定对于反刍家畜生产具有重要意义. 因此, 本文主要综述肉用牛、绵羊反刍家畜各部位脂肪组织的发育规律、生理特性, 以及国内外肉用牛、绵羊脂肪组织的评价与鉴定方法, 以期为反刍家畜的生产与育种工作提供参考.

引用格式: 蒋宗佑, 王金燕, 唐高建, 等. 肉用牛、绵羊脂肪组织特性、发育规律及其评鉴方法. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 945–963
Jiang Z Y, Yu J Y, Tang G J, et al. Characteristics, development, and evaluation of adipose tissues of beef cattle and mutton sheep (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2023, 53: 945–963, doi: [10.1360/SSV-2022-0286](https://doi.org/10.1360/SSV-2022-0286)

1 白色脂肪组织

白色脂肪组织(white adipose tissue, WAT)是反刍家畜生产过程中接触到的主要脂肪组织类型。WAT是一种以白色脂肪细胞为主体,多种非脂肪细胞群如血管基质细胞、免疫细胞以及内皮细胞等共同组成的异质性组织^[1],其主要功能为储存能量^[2]。白色脂肪细胞主要特征表现为线粒体少、单脂滴,同时单脂滴占据大部分细胞空间^[3]。WAT含量变化范围较大,对于成年的动物,WAT占据全身体重的3%~70%^[4]。WAT粗略分为皮下WAT、内脏WAT以及异位WAT^[5,6]。在反刍家畜成熟过程中褐色脂肪细胞会逐渐转变为白色脂肪细胞,因此一般对于成年反刍家畜而言,其皮下、内脏、肌间以及肌内等部位均为WAT^[7,8]。在现代饮食、消费习惯中,反刍家畜皮下、内脏和肌间脂肪组织较少用于食用,经济价值较低。而肌内脂肪俗称“大理石纹”,能够改善肉的嫩度以及多汁性,经济价值较高。

1.1 牛白色脂肪生长、发育规律

家畜各部位脂肪细胞以一定次序形成并沉积脂肪。通常认为皮下脂肪(包括尾部脂肪、腹部皮下脂肪等)最先形成并开始脂质沉积,随后依次是内脏脂肪(包括肾周脂肪、心周脂肪、大网膜脂肪等),肌间脂肪,最后为肌内脂肪^[8,9]。但是,牛的肾周脂肪大概在胚胎80 dpc(days post-conception,受孕后天数)时开始出现,而在皮下脂肪以及肌间脂肪180 dpc时才开始出现。在出生前的最后20天里,脂肪主要沉积的部位为腹部以及肌间^[10,11]。出生前皮下脂肪会减少,出生后又逐渐开始增长,而肌内脂肪只有在出生后才出现^[10,11]。脂肪组织的生长主要通过脂肪细胞数量增加及脂肪细胞体积增大来实现^[12]。牛出生后肾周脂肪细胞数量上基本保持稳定,虽然成年家畜皮下和内脏脂肪细胞仍会有少量新生,但其数目在出生后不会再有大规模的增长^[13,14]。肌内脂肪细胞形成的时间最晚,据估测,肉牛中在约250日龄以前肌内脂肪细胞数量仍在增加^[15,16]。在牛上肌内脂肪沉积程度阉牛>母牛>公牛^[17]。对于阉牛,11~17月龄之间,多数脂肪组织的生长主要通过细胞体积的增长来实现;17~19月龄脂肪细胞体积基本保持不变^[18]。肌内脂肪细胞的数目在11~19月龄之间持续增长,皮下、肌间、大网膜脂肪细胞数目稳定不变,而肾周脂肪细胞数目则逐渐减少^[18]。阉牛

在17月龄左右,几乎所有部位的脂肪细胞直径都开始增加,直径能达到出生时的6倍。在17月龄时,脂肪细胞直径由大到小依次为:肾周脂肪>肠系膜脂肪>皮下脂肪>肌间脂肪>肌内脂肪^[18]。在大量脂肪细胞体积都膨大到一定程度后,又会生成部分新的脂肪细胞用于储存过多的脂质^[19],但脂肪细胞体积的增大仍是脂肪组织增长的主要方式^[20]。青年牛的脂肪细胞一般呈现六角形,随着年龄的增加脂肪细胞逐渐沉积,最后脂肪细胞呈现饱满的球形。从11月龄开始直到屠宰,肉牛最大的脂肪组织是肌间脂肪,而皮下脂肪约为肌间脂肪的60%^[18]。

1.2 绵羊白色脂肪生长、发育规律

绵羊在妊娠中期开始沉积脂肪^[21,22],最早在妊娠期第50天左右就可以提取出脂质,到出生时,脂肪组织重量可占体重的1.5%^[23]。肾周、腹部脂肪组织和其他非皮下脂肪组织(所有褐色脂肪)大约在妊娠期第70天开始生长^[22],而皮下脂肪组织(白色脂肪)在妊娠期70~90天左右开始生长^[22,24,25]。皮下脂肪大约从妊娠期第115天开始明显消退,到足月时几乎消失^[23,24]。有观点认为母体营养的限制导致了羊妊娠期脂肪沉积量的波动^[26],也有人认为妊娠期后期母羊高甲状腺激素的水平导致了胎儿的皮下脂肪的减少。绵羊在妊娠期89~123天均能发现部分皮下脂肪,而妊娠期第89~110天最多,但是厚度基本不超过1 mm^[24]。新生绵羊羔羊几乎没有或者仅存在极少量的皮下脂肪组织^[23]。不同部位的脂肪细胞储存脂质的能力不同,成年绵羊尾部及皮下脂肪细胞直径均大于肾周脂肪细胞^[27]。

1.3 白色脂肪细胞分化的调控机制

脂肪细胞分化可以简单分为定向分化(commitment)和脂肪成熟分化(terminal differentiation)两个阶段^[28]。前者是从间充质干细胞(mesenchymal stem cells, MSCs)到脂肪前体细胞的分化,后者是脂肪前体细胞到成熟脂肪细胞的分化(图1大致总结了白色脂肪分化过程中转录因子与相关信号的作用)。分化过程中涉及细胞信号、表观遗传修饰、转录因子、结构修饰^[29,30]等一系列调控方式。MSCs细胞外基质(extracellular matrix, ECM)的刚度降低、细胞形状开始汇合或变圆后,ROH相关激酶2(RHO-associated kinase 2, ROCK2)受到抑制从而导致其介导的肌动蛋白骨架激

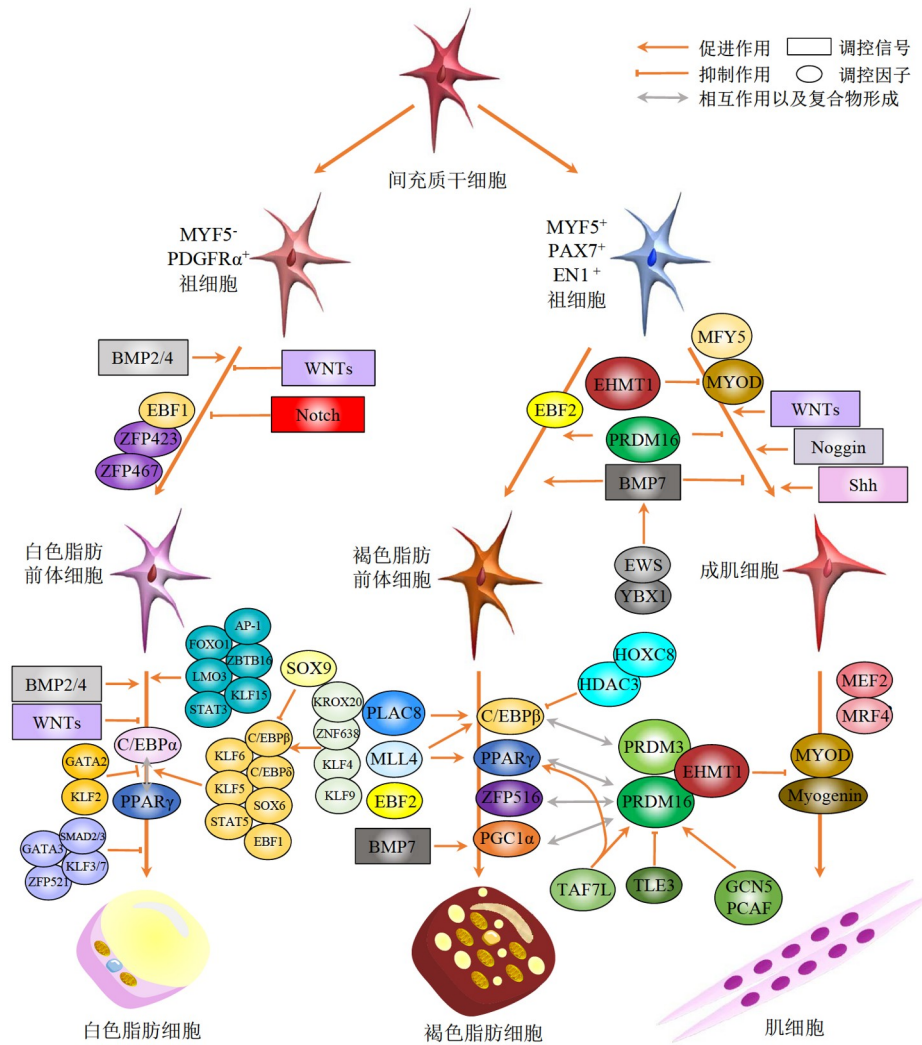


图 1 褐色脂肪与白色脂肪发育的转录调控

Figure 1 Transcriptional regulation of brown and white adipocyte development

活受到抑制,与脂肪生成相关的WNT基因表达被激活,细胞由MSCs开始向脂肪前体细胞转变.白色脂肪细胞来源于MYF5⁻以及血小板衍生生长因子受体α(platelet derived growth factor receptor α, PDGFRα)阳性前体细胞.骨形态发生蛋白(bone morphogenetic protein, BMP)2和4在脂肪细胞定向分化过程中起到重要作用^[31,32]. BMP2/4通过BMP受体激活SMAD4, SMAD4通过激活过氧化物酶增殖体激活受体-γ(peroxisome proliferator-activated receptor-γ, PPARγ)的表达来启动成脂分化^[32]. 锌指蛋白423(zinc finger protein 423, ZFP423)是调控脂肪前体细胞形成的转录因子, ZFP423提高成干细胞对BMP信号的敏感性,促进其向脂肪前体细胞的分化^[33].

同样, ZFP423促进PPARγ的表达^[33,34]. 有研究证明ZFP423在肉牛脂肪前体细胞形成过程中起到关键作用^[35]. ZFP423、T细胞特异性转录因子7-样1(T cell-specific transcription factor 7-like 1, TCF7L1)等转录因子、转化生长因子-β(transforming growth factor-β, TGF-β)-SMAD3信号、BMP2-SMAD1-Schnurri 2 (SHN2)信号、BMP4信号以及基质金属蛋白酶14(matrix metalloproteinase 14, MMP14)等对脂肪前体细胞的ECM进行调整,并使其表观基因组发生转变.在这个阶段, CCAAT/增强子结合蛋白-β(CCAAT/enhancer-binding protein-β, C/EBP-β)和C/EBP-δ水平增加,招募糖皮质激素受体(transcription factors glucocorticoid re-

ceptor, GR)、视黄酸X受体(retinoid X receptor, RXR)等与其他转录因子一起形成转录激活复合物。C/EBP β / δ 促进PPAR γ 的表达^[36], 白色脂肪前体细胞进入终末分化阶段。在白色脂肪终末分化过程中, C/EBP- α 与PPAR γ 的相互作用起主导地位, 两者只要其中一者被激活, 另外一者会相应启动。而其他转录因子主要负责对C/EBP- α 与PPAR γ 下游表达进行调控。早期生长应答因子2(early growth response protein 2, EGR2/KROX20)、ZNF638以及Kruppel样因子4/9(Kruppel-like factors4/9, KLF4/9)激活C/EBP- β 表达, 而性别决定区Y-Box 9(sex determining region y-box 9, SOX9)则对C/EBP- β 具有抑制作用。C/EBP δ , SOX6, EBF1, 信号传导及转录激活蛋白5(signal transducer and activator of transcription 5, STAT5)以及KLF5/6通过激活PPAR γ 来促进白色脂肪终末分化。另外, 在这个过程中还有其他转录因子如激活蛋白-1(activating protein-1, AP-1)、LIM结构域蛋白3(LIM only domain protein 3, LMO3/DAT1)等因子促进成脂, GATA结合蛋白3(GATA binding protein 3, GATA3)、SMAD2/3等抑制成脂。作为脂肪成熟分化的核心调控蛋白^[37], PPAR γ 调控C/EBP α 的表达^[38], 并与C/EBP α 一起作为转录因子结合到与脂肪细胞成熟相关的基因上, 如FABP4、胰岛素受体等, 激活这些基因的表达, 从而促进脂质向脂肪细胞的沉积^[39]。

1.4 影响牛、羊脂肪沉积的因素

在畜牧生产中, 皮下、内脏和肌间等部位的脂肪组织通常食用价值较低, 这些部位过多的脂肪沉积降低胴体的利用率且浪费饲料。对于牛、羊来说, 肌肉脂肪能够很好地提高肉品质。因此, 降低皮下、内脏等部位脂肪沉积, 提高肌肉脂肪沉积符合畜牧业生产需求。影响家畜脂肪沉积的因素包括品种、性别、饲养管理等多个因素。家畜遗传基础对于脂肪沉积具有决定性作用, 不同品种之间的脂肪沉积能力差别很大。目前, 日本和牛(Wagyu cattle)其肌肉脂肪沉积能力最强, 其背最长肌肌肉脂肪含量大致在31.8%~37.8%, 其次为韩牛(Hanwoo cattle)其背最长肌肌肉脂肪含量大概为13.3%~19.7%^[17,40]。一般来说, 经过选育的肉用型品种脂肪沉积能力低于未经选育的地方品种或经选育的生产“雪花肉”的专门品种^[41]。普通牛(*Bos taurus*)比瘤牛(*Bos indicus*)的沉积肌肉脂肪的能力强^[17,40,42,43],

如海福特牛(Hereford)(8.3%)^[44]以及安格斯牛(Angus)(7.6%)^[43~48]其肌肉脂肪含量值比婆罗门牛(Brahman)以及内洛尔牛(Nellore)高^[17,40]。此外, 牦牛的肌肉脂肪沉积能力在自然放牧条件下也低于黄牛^[49]。

不同绵羊品种之间脂肪沉积区别的研究较少, 可以确定的是, 由于绵羊品种中有脂尾羊、脂臀羊、瘦尾羊的明显品种差异, 脂尾羊与脂臀羊其尾部脂肪以及臀部脂肪的沉积能力明显更强, Van der Merwe等人^[50]发现由于肥尾羊尾部臀部聚集过多脂肪导致其他部位脂肪沉积量要小于其他品种。虽然有部分研究表明不同品种的绵羊之间脂肪沉积程度会不同^[51~54], 但是挑选的实验品种多为当地品种, 同时对商品肉羊的选育并没有肉牛成熟, 导致肉羊中并没有出现肉牛中类似日本和牛、韩牛或者安格斯牛等肌肉脂肪沉积能力十分出色的成熟品种。

除了品种之外, 性别对于肌肉脂肪的沉积也有较大影响, 普遍认为脂肪沉积能力阉牛>母牛>公牛^[17,40,55,56]。阉羊胴体脂肪覆盖率高于公羊^[54], 而相同年龄的母羔羊由于成熟较早脂肪沉积多于公羔羊^[50]。Dervishi等人^[57]同样发现相较于雄性羔羊, 雌性羔羊脂肪更容易发育。Johnson等人^[58]研究表明, 在相同腿重的情况下, 母羊脂肪含量显著高于公羊, 而公羊的肌肉以及骨头重量显著高于母羊。Miguel等人^[59]发现母绵羊股二头和股四头肌肌肉脂肪含量显著高于公绵羊, 而冈上肌与半腱肌没有性别差异。然而Vergara等人^[60]的观点则认为绵羊羔羊性别对于脂肪沉积影响不显著。同样de Araújo等人^[61]对不同性别绵羊羔羊的脂肪沉积对比表示, 阉羊、公羊和母羊之间的脂肪沉积能力没有显著差异。有趣的是, 有人认为对于肥尾绵羊而言, 母羊尾部脂肪沉积能力要小于公羊, 因为尾部脂肪过度沉积会影响母羊与公羊交配过程中“抬尾行为”从而影响交配^[62]。

动物摄入的能量在超出机体消耗量的情况下会以甘油三酯的形式沉积到脂肪细胞中, 因此高能饲料会促进动物脂肪的沉积。在家畜屠宰前饲喂谷物育肥可以有效地促进肌肉脂肪沉积, 改善肉品质^[63], 但同时也会增加皮下和内脏等部位脂肪的沉积。虽然体外组织培养发现肉牛的肌肉脂肪组织更倾向于使用葡萄糖(谷物消化产物)而不是乙酸(瘤胃发酵产物)来合成脂肪^[64], 但相同能量的谷物和牧草的育肥效果并无差别^[63]。新生肉牛补充维生素A可以在不影响其他部位

脂肪的前体下促进肌内前体脂肪细胞的形成,从而特异性地提高肉牛育肥时肌内脂肪的沉积潜力^[65,66]。另一方面,维生素A及其代谢产物视黄酸(retinoic acid, RA)可以抑制脂肪在成熟脂肪细胞中的沉积,因此育肥期限制肉牛饲料中维生素A的含量可以提高肌内脂肪含量^[67]。

为了获取最大经济效益,在商业化养殖过程中,除了需要家畜不断沉积脂肪,同样重要的还有减少家畜的脂肪动员。通常,较为剧烈的脂肪动员现象在母畜围产期以及受到外部环境例如温度、湿度等因素影响时容易发生。围产期由于产奶消耗以及能量摄入不足导致母畜出现能量负平衡(negative energy balance, NEB),此时机体消耗体脂,产生大量的游离脂肪酸(nonesterified fatty acid, NEFA), NEFA完全氧化产生乙酰辅酶A提供能量。温度同样是使牛产生较为剧烈的脂肪动员现象的因素之一。对于规模化的舍饲而言,温度变化幅度一般会受到良好控制,而对于放牧条件下饲养的牛、羊,受到季节变化影响导致草场草量的变化,放牧家畜很容易陷入夏壮、秋肥、冬瘦、春死这种恶性循环。对于放牧绵羊而言,由于气候变化对草原地上生物量及营养物质含量具有较大影响,在冬季绵羊通常会出现掉膘——即体重下降的现象^[68-72]。在放牧补饲条件下,内蒙古科尔沁牛一年体重变化表现为11月份到次年4月份出现体重下降^[73]。薛白等人^[74]发现,每年的12月份到次年的5月份为牦牛的掉膘期。Ding等人^[75]分别在春秋两季以及夏冬季(5月、8月、10月以及12月)统计放牧青藏高原牦牛能量平衡,结果表明,除了夏季,其余三个季节中牦牛能量存留均为负值,冬季(12月份)代谢能量摄入(metabolizable energy intake, MEI)最低,而到次年的5月份平均体重以及MDI均达到最低。有研究表明冬季BAT活性会相比夏季更高^[76]。冷季牦牛脂肪产热相关的解偶联蛋白(UCP1)基因mRNA以及蛋白表达量高于暖季,表明寒冷环境会导致牦牛消耗脂肪产热^[67]。

1.5 牛、羊脂肪组织中脂肪酸组成

脂肪组织中的脂肪酸组成受到物种^[77,78]、脂质提取部位、年龄^[79]以及营养等多种因素的影响。随着动物不断生长,饱和脂肪酸(saturated fatty acids, SFA)在总脂肪酸中的比例越来越高,从而使胴体中的脂肪组织更加硬^[19]。对4~8月龄绵羊分析发现,肌肉中的共轭

亚油酸(conjugated linoleic acid, CLA)、不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acids, UFA)含量以及脂肪酸种类随着月龄的增加呈现先上升后下降的趋势,并在6月龄达到最大值^[79]。在众多脂肪酸中,CLA和多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acids, PUFA)对于人体具有保健作用,其含量通常会影响到肉产品的经济价值。而牛羊等反刍动物其肉产品及其乳制品含有相对较高含量的CLA^[79]。一般在牛肉的肌内脂肪中,SFA、单不饱和脂肪酸(monounsaturated fatty acids, MUFA)、PUFA含量分别占总脂肪酸含量的45%~48%, 35%~45%以及不超过5%,其中肌内脂肪中的PUFA:SFA通常为0.1~0.2,另外采用放牧或者牧草饲喂牛的牛肉的 $n-6:n-3$ PUFA的比例一般小于3.0,而采用谷物饲喂 $n-6:n-3$ PUFA通常为5.0左右^[80]。绵羊肉SFA含量高,而PUFA含量较低,PUFA:SFA一般为0.1~0.2^[81]。粗略统计,牛肉中CLA占总脂肪酸的比例为0.34%~0.82%且其主要存在形式为顺式9反式11^[82-85],而羊肉中CLA占总脂肪酸比例大致为0.59%~1.44%^[86]。

2 褐色脂肪组织

细胞谱系追踪发现,褐色脂肪细胞和骨骼肌细胞均由表达成肌因子5(myogenic factor 5, MYF5)^[87]、成对框蛋白7(paired-box protein 7, PAX7)以及同源盒蛋白转录因子(express engrailed 1, EN1)(图1大致总结了褐色脂肪分化过程中转录因子与相关信号的作用)。在定向分化阶段,尤文肉瘤断裂区域1(ewing sarcoma breakpoint region 1, EWSR1/EWS)与Y-box结合蛋白1(Y-box-binding protein 1, YBX1/NSEP1),调节骨成型蛋白7(bone morphogenetic protein 7, BMP7)的转录^[88]。BMP7控制多功能干细胞向褐色脂肪细胞定向分化^[89]。在成肌系谱中,成肌细胞测定蛋白(myoblast determination protein, MYOD)和肌原蛋白驱动成肌,在成肌过程中另有WNT, Noggin以及音猬因子(Sonic hedgehog, Shh)等信号进行调控。在褐色脂肪终末分化的过程中,C/EBP- β , PPAR γ , ZFP516, PGC1 α 各自与其他调控因子相互作用共同促进褐色脂肪地方终末分化。PRDM16是调控褐色脂肪细胞定向分化的另外一个重要蛋白,其跟C/EBP β 共同控制MYF5⁺细胞向褐色脂肪细胞定向分化。与白色脂肪细胞一样,BAT细胞的终末分化过程同样受到PPAR γ 的调控^[90]。

对于褐色脂肪组织(brown adipose tissue, BAT)的研究主要集中在人类以及啮齿动物上。BAT是真哺乳亚纲动物特有的^[91], 以适应寒冷而进化出的产热器官^[92]。褐色脂肪细胞为多腔室结构, 含有大量的线粒体。褐色脂肪细胞线粒体内膜含有解偶联蛋白1(uncoupling protein 1, UCP1), 将贮存在跨膜质子浓度梯度中的能量转化为热量, 而不是产生ATP^[93,94]。BAT行使产热功能主要通过消耗葡萄糖或脂肪进行。因此BAT活性与NEFA和葡萄糖代谢密切相关。众所周知, BAT产热功能在寒冷环境下受到激活, 此时BAT会通过脂解以及NEFA释放为产热功能的正常行使供能。寒冷同样会促进WAT脂解以及NEFA释放并直接为BAT产热供能。虽然WAT在能量储存和免疫内分泌功能中起主要作用, 但皮下WAT的脂解率与NEFA释放较低, 而内脏WAT具有较高的脂解和NEFA释放^[95]。最近研究表明, BAT本身的脂解以及NEFA释放并不是BAT产热的必要条件, WAT脂解和NEFA释放能够为BAT提供足够的能量^[96,97]。释放进入循环中的NEFA同样能被肝脏吸收用以生成极低密度脂蛋白(very low-density lipoprotein, VLDL)并为BAT供能^[98]。值得注意的是, 最近研究表明, 脂肪酸的氧化以及甘油三酸酯合成不依赖于UCP-1介导的生热作用^[99]。葡萄糖作为另外一个为BAT供能的重要能源, 其摄取对于UCP-1介导的BAT产热具有依赖性^[99], 其在BAT中通过葡萄糖转运体1/4(glucose transporters1/4, GLUT1/4)介导进入细胞质, 并在胞质中糖酵解和线粒体氧化直接代谢产生能量。影响BAT摄取葡萄糖的因素有很多。在冷刺激条件下, BAT摄取的葡萄糖显著增加^[100,101]。另外, 最近研究发现, 光能通过“眼-脑-棕色脂肪”通路显著抑制BAT消耗血糖进行产热^[102]。作为脂肪组织, BAT同样能通过自分泌、旁分泌以及能分泌作用分泌所谓“褐色脂肪因子”(batokines), BAT所释放的褐色脂肪因子如成纤维细胞生长因子21(FGF21)、microRNAs、中性粒细胞4(neuregulin-4, NRG4)^[103,104]、白细胞介素-6(IL-6)和12,13-二羟基-9Z-十八烯酸(12,13-diHOME)^[105]通常通过促进葡萄糖以及脂质的摄取来增强BAT活性, 这些褐色脂肪因子也可能在其他代谢器官发挥作用, 如BAT所释放的FGF21以及12,13-diHOME均能在心脏发挥作用^[106,107]。最近研究发现, 在冷刺激下BAT会分泌CXC趋化因子配体14(C-X-C motif chemokine ligand-14, CXCL14), 其能通过激活

BAT、招募M2巨噬细胞以及促进WAT米色化以达到促进机体适应性产热的目的^[108]。

在反刍家畜生产过程中, BAT很少受到关注, 但却是新生幼畜维持体温的重要器官。BAT是受到神经系统高度支配的组织, 在环境温度和采食的刺激下会受到一系列信号激活并产热。在机体受到寒冷刺激时, 交感神经系统(SNS)释放的去甲肾上腺素激活褐色脂肪细胞上的肾上腺素能受体^[93], 与之偶联的腺苷酸环化酶催化cAMP生成, 从而激活细胞内一系列的激酶信号传导, 调控PPAR γ 共激活因子-1 α (peroxisome proliferator-activated receptor-gamma coactivator 1 α , PGC-1 α)^[109]和UCP1^[110,111]的表达, 从而促进线粒体增加, 激活BAT细胞产热能力^[92]。而采食则是通过肠道分泌尿鸟苷素(uroguanylin, UG)激活下丘脑神经元中GC-C受体, 再通过SNS激活BAT细胞中一系列与产热相关的信号^[112,113]。因此, 寒冷和采食均通过SNS激活BAT细胞的产热功能, 去掉BAT中的神经后, 无论寒冷刺激还是采食行为都无法激发BAT产热。BAT的存在与动物体型与产热需求相关。小型哺乳动物如啮齿目的小鼠, 由于体型小, 体表面积与体积比较大, 在肩胛部长期存在比较明显的BAT^[114]。生活在寒冷地区的动物BAT则更为明显^[92]。褐色脂肪细胞产热效率非常高, 据估计, 40~50 g激活的褐色脂肪所消耗的能量可以占到人体日常基础能量消耗的20%^[115]。绵羊羔羊出生时有大量BAT, 通常占到出生体重的2%~4%, 可以有效抵抗出生后环境温度的下降^[116]。绵羊BAT分布于胸骨、锁骨、肾周、后肢、网膜、心外膜、心包等处, 其中以胸骨处的BAT中UCP1表达量最高^[117], 但肾周BAT体积最大, 图2展示了绵羊BAT在体内的主要分布位置。甲状腺素是激活BAT细胞产热功能的重要激素。作为甲状腺激素之一的T3主要作用于脂肪祖细胞(adipose progenitor cell, APCs)中的甲状腺激素受体 α (thyroid hormone receptor α , TR α)以达到促进BAT中APCs增殖, 最终促进BAT细胞数目的增加以提高产热潜能^[118]。据报道, 对于绵羊来说, 三羔羔羊体重和出生24 h内血液甲状腺素(T3/T4)含量显著低于单羔、双羔羔羊, 因此三羔羔羊产热能力较弱, 是导致其死亡率高于单羔羔羊和双羔羔羊的重要原因^[119]。在品种上, 苏格兰黑脸羊、切维厄特羊、索厄羊等出生后维持体温能力较强, 但相同体重的美利奴羊出生后体温普遍下降明显^[120], 说明不同品种的绵羊BAT的产热能力是存在较

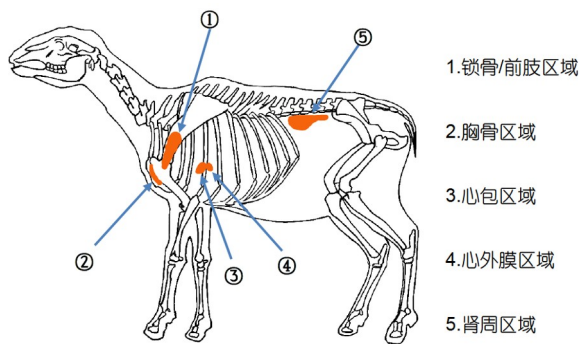


图2 新生绵羊褐色脂肪组织分布

Figure 2 Distribution of brown adipose tissues in newborn sheep

大差别的, 体温调节能力也存在较大差异。

由于子宫与外界环境的巨大差异, BAT的发育和激活与分娩时间高度相关, 发育不成熟或者激活滞后影响出生后体温调节, 提早激活则不符合子宫内温度需求。与此相适应, 绵羊褐色脂肪的发育可分为四个阶段。妊娠期70天左右开始沉积肾周脂肪^[22,24], 此时尚无UCP1表达, 无可见脂滴。妊娠期第140天脂肪组织变大, 出现清晰可见的褐色脂肪与白色脂肪^[24], 到足月时褐色脂肪接近30 g。孕晚期UCP1开始大量表达, BAT相关基因表达量增高。产后12 h内, 褐色脂肪产热能力达到峰值大量消耗能量, 白色脂肪减少但细胞数目不变^[121], BAT产热基因如UCP1, PPAR γ , PGC-1 α 以及诱导细胞死亡DNA片段化因子 α 样效应因子A(cell death-inducing DNA fragmentation factor alpha like effector A, CIDEA)等达到峰值。出生后第7~14天UCP1 mRNA表达量显著下降, 产后30天BAT的标志基因PRDM16, BMP7和WAT的标志基因如瘦素(LEP-TIN)、140 kD受体相互作用蛋白(receptor interacting protein of 140 kD, RIP140)等表达量较高。但是UCP1已经不再表达了, BAT的产热能力基本消失, 白色脂肪重新大量沉积^[122,123]。绵羊成年之后除了胸骨部分的脂肪, 其他脂肪库中检测不到UCP1的表达^[124]。肾周脂肪线粒体含量也在出生后第7~30天内不断下降直到稳定不变。

对于牛和绵羊, 出生前除了皮下脂肪外, 肾周、肩胛、腹膜处、肌间等各处脂肪均表达UCP1, 可以看作是BAT, 但这些脂肪组织中同时包含白色与褐色脂肪细胞^[125]。肾周脂肪在出生后承担主要的产热功能^[126]。在整个妊娠期中, 肾周脂肪是所有脂肪中相对生长速

度最快^[121], 相对脂肪重量最大的内脏脂肪组织(在刚出生的羔羊中肾周脂肪重量占据体重的0.54%)^[21,23]。其他部位的脂肪组织虽然在妊娠期也有发生, 但是脂质沉积量相比于肾周脂肪较小, 如心周脂肪, 大约在妊娠期70~80天发生^[24]。肌间脂肪就主要为单房白色样脂肪细胞, 并在180~260 dpc这个过程中肾周以及肌间脂肪细胞呈现体积上的增大^[127]。牛出生时肾周脂肪也存在单房脂肪细胞^[128], 牛出生后一周, 脂肪细胞数目基本保持不变, 褐色脂肪细胞逐渐转化为白色脂肪细胞, 而在出生后2~3周内, 基本认为BAT已经全部转化为WAT。更为重要的是, 对于羊来说, 在出生前体内脂肪细胞组织形态表现为BAT与WAT混合, 即单房脂肪细胞被多房脂肪细胞包围^[125]。新生绵羊脂肪组织从BAT到WAT的转换过程中存在续的细胞谱系, 其细胞形态介于BAT与WAT之间^[129]。Basse等人^[130]通过全基因表达谱观察到绵羊羔羊肾周BAT转变为WAT分为三个阶段即褐色脂肪细胞阶段、过渡阶段、白色脂肪细胞阶段。由于在退化过程中丧失了PGC-1 α 和PPAR γ 这两个BAT发育的关键基因, BAT细胞退化为WAT细胞后无法逆转^[131]。针对小鼠和人的研究发现, 在寒冷的刺激下白色脂肪组织中能够生成一种与BAT细胞一样能够产热的细胞, 称之为米色脂肪细胞(brite/beige adipocyte)^[132]。然而对于羊或者猪等大型哺乳动物的米色脂肪组织的研究目前极为有限^[133]。将绵羊羔羊置于26°C或3°C的环境中, BAT的消失虽被延迟但无法逆转^[129]。在寒冷刺激下绵羊肾周脂肪细胞仍然表现为白色脂肪细胞形态^[126,134]。对于牛羊等大型哺乳动物BAT退化以及在其BAT退化后是否存在米色脂肪的相关问题以及具体机制需要跟进一步的研究。

3 牛、羊不同脂肪组织评鉴方法

3.1 皮下脂肪

作为家畜最大的脂肪库之一, 皮下脂肪位于真皮层, 一般指真皮层下外周脂肪层到覆盖最外围肌肉层的结缔组织^[135], 其主要功能为绝缘、温度调节以及能量储存等^[136]。美国农业部(US Department of Agriculture, USDA)产量分级预测牛肉胴体值以皮下脂肪作为其中一项标准, 一般测量牛第12~13根肋骨肌肉上的皮下脂肪, 测量时垂直于外表面, 从肋骨末端3/4的位置开始测量肋眼上的皮下脂肪厚度, 要求是背膘厚

度尽可能薄^[137]。澳大利亚作为牛肉生产以及出口大国,其针对牛肉质量分级的标准有两套标准,“hand-book of Australian Beef Processing”牛胴体等级标准是由澳洲肉类规格管理局(AUS-MEAT)制定,另一套是由澳大利亚肉类及畜牧业协会(MLA)制定的MSA(meat standards Australia)分级系统。AUS-MEAT标准中,对于皮下脂肪测量处有两点——高级胴体的P8脂肪深度测定以及肋骨脂肪(RF)测量。P8脂肪深度的测定是基于市场目的以及预测胴体可适用于销售肉的产量。P8脂肪深度的测量部位为从三方坐骨结节的背部结节开始,与脊柱连线平行的交汇点,以该线的中心第三骶椎棘突的顶点骶椎与锯切脊骨成90°的连线的交点^[138]。肋骨脂肪则是对指定肋骨处皮下脂肪厚度的测量,单位为mm。MSA分级系统测量肋骨脂肪位置与AUS-MEAT标准保持一致,但对于肋骨脂肪多了3 mm厚度最低标准的要求,当肋骨脂肪增加1 mm,MSA指数增加0.1个指数单位。同样P8位置也与AUS-MEAT标准保持一致,且添加了5 mm厚度的最低标准^[139]。在日本标准产肉量估测中,测定肋骨脂肪以及皮下脂肪的厚度部位均在第7~8肋骨处,要求肋骨脂肪尽量厚,皮下脂肪厚度尽量薄^[140]。而我国最新《牛肉等级规格》(NY/T 676-2010)删除了背膘厚度测定方法附录,因此皮下脂肪在我国标准中没有进行测量^[141]。

对于肉羊,USDA通过胴体或一扇的产量等级是根据第12~13根肋骨之间的脂肪厚度评级,产量等级根据肋间的脂肪厚度分为1~5共5个等级,等级1脂肪厚度在0.00~0.15 inch之间,等级2脂肪厚度在0.16~0.25 inch之间,以每级0.09 inch厚度增加,以此类推到等级5的0.46 inch及以上,脂肪厚度越厚产肉量越高^[142]。新西兰作为羊肉的出口大国,其标准通过脂肪含量以及胴体质量来对羊胴体进行分级,标准中使用胴体脂肪含量值GR来判定一只羊胴体的脂肪含量,其测量的部位在距胴体背脊中线11 cm处的第12~13肋之间,值得注意的是新西兰对于脂肪的判定不是越多越好,12~15 mm的脂肪厚度已经被评定为脂肪较多,超过这个值将会被认为脂肪过多^[143]。我国现有羊肉胴体分级标准为《羊肉质量分级》NYT630-2002,背膘厚则是作为其中一项,通过使用仪器测量胴体第12~13肋间垂直眼肌横轴外1/2处胴体脂肪厚度^[144]。同时肥度是另一项评判指标,主要是通过人工判断羊胴体或羊肉表层沉积脂肪厚度以及分布状况来评价。

3.2 内脏脂肪

内脏脂肪以肾周脂肪、大网膜脂肪以及心周脂肪为主,主要的生理功能是为体内器官提供保护。肾周脂肪覆盖了腹部淋巴结和肾脏,并从横膈肌向背部延伸到骨盆。心周脂肪指在心包周围覆盖着淋巴结,并沿着纵隔呈弥漫性延伸的脂肪组织^[23]。在预测牛肉胴体值的计算标准中,美国农业部将内脏脂肪中肾周、盆腔和心周脂肪百分比作为其中一项重要参数,一般要求其占胴体重量尽可能小。在屠宰的过程中,美国农业部规定肾脏、盆腔和心脏脂肪包括肾结(肾和周围的脂肪),腰部(loin后腰处,耻骨区)和后臀部(round,后臀部以及大腿)中的腰部以及骨盆脂肪,以及肩胛(chuck)和胸部(brisket)中的心脏脂肪^[137]。肾脏以及肾周脂肪在澳大利亚的AUS-MEAT标准中要求在屠宰中去除,而盆腔脂肪则被允许留下^[138]。

3.3 肌间脂肪与肌肉脂肪

肌间脂肪是指独立肌肉之间的脂肪组织,通常会与皮下脂肪相连,脂肪块较大。

肌肉脂肪是指整条肌肉中的脂肪组织,由肌纤维和肌束之间的脂肪细胞组成,通常形成的脂肪组织面积较小,分散在肌肉之中。图3大致能表明肉牛肌肉、肌间以及皮下脂肪组织分布。大理石花纹则指小肌束之间肉眼可见的脂肪以及结缔组织的含量与分布的图案^[145]。拥有丰富大理石花纹的肉产品一般具有较高的经济价值。由于大理石花纹具有高经济价值的特点,对于肉产品大理石花纹的评级是各个国家与地区肉产品分级标准所关注的重点。对于牛肉而言,美国农业部评价大理石花纹以第12~13肋处的眼肌肌肉脂肪量情况,从丰富(abundant)到几乎没有(practically devoid)共9个级别进行牛肉大理石花纹的评级^[137]。在澳大利亚,存在两套牛肉质量分级系统,分别为澳洲肉类规格管理局(AUS-MEAT)制定的牛胴体等级标准和MLA制定的MSA标准^[146]。AUS-MEAT标准中,使用大理石评分标准卡在冷冻背最长肌上进行大理石花纹评分,等级从0(least)到9(most),背最长肌在第10,11,12,13根肋骨处均可测量^[138],AUS-MEAT对于大理石花纹的评定标准反映的是大理石花纹的总体数量。MSA分级系统则相比于USDA标准更加严格,其进一步反映大理石花纹的分布和花纹的尺寸,并规定大理石花纹评分在第

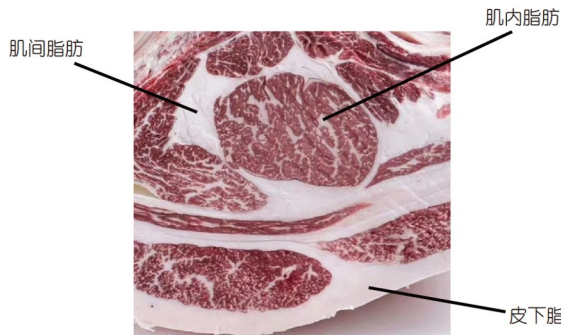


图 3 肉牛肌内、肌间和皮下脂肪组织分布示意图

Figure 3 Diagram of the distribution of intramuscular, intermuscular and subcutaneous adipose tissues in beef cattle

5~13根肋骨的肋眼处进行评定,要在肉产品温度在12°C以下进行评定,温度越低,大理石花纹越凝结以减少视觉误差。同时MSA分级系统在美国MEAT大理石花纹评分上再进行细分,每个MSA大理石纹得分被划分为1/10进行分级,从而形成从100到1190的评分范围,每次增量分数为10^[139]。值得注意的是,生产于澳大利亚的和牛会采用日本标准进行评定。与众多国家的牛肉大理石花纹评定标准相比,日本的大理石花纹评级最为严苛。日本标准由日本食肉格付协会(Japan meat grading association, JMGA)制定,规定在第6~7肋间截面,根据油花等级即霜降度BMS(beef marbling standard)分为等级1(poor)到等级5(excellent)共5个等级,其中根据肌内脂肪含量各个等级下又细分多个等级从NO.1至NO.12共12级来判断大理石花纹等级^[140]。中国现行牛肉等级标准为2010年修订版本即《牛肉等级规格》(NY/T 676-2010),其中规定对于牛肉大理石花纹评定一般根据第11~13肋间背最长肌横切面从5级(丰富)到1级(几乎没有)共5级进行评级,当在第5~7肋间评定等级时,大理石花纹等级须减去一个等级^[141]。表1总结了世界主要几个牛肉大理石花纹评价体系。

对于羊肉而言,美国并没有标准去进行大理石花纹等级的评级,通过观察最后一根肋骨和臀部之间侧面肌肉(flank muscles)内部和表面脂肪条纹丰富度,从很丰富到罕见共9个级别来判断羊肉的质量^[142]。澳大利亚以及新西兰对于羊肉的大理石花纹同样没有专门的标准去进行评级^[143,147]。中国在《鲜、冻胴体羊肉》(GB/T9961-2008)标准中^[144,148],采用目测法在大羊肉胴体肥度中有对大理石花纹从丰富、明显、略显以及无大理石花纹共4个等级进行评级,对羔羊肉则为明显、

略显以及无大理石花纹共3个等级,而肥羔羊肉只有最后两个级别^[149],观察部位均为12~13肋骨之间背最长肌肌肉横断面。现在常用的方法多为:取第一腰椎部背最长肌鲜肉样,在0~4°C冰箱中冷冻24 h后,将其取出并横向截取新鲜切面观察,同时结合大理石评分标准图进行大理石花纹的等级评定。由于没有十分标准的羊肉大理石花纹标准图,目前一般采用美式牛肉或猪肉大理石花纹标准图进行评定^[150,151]。一般评价分数从1分(痕量)、2分(微量)、3分(少量)、4分(适量)以及5分(过量)进行评定。

虽然目测法目前仍然是进行大理石花纹评定中肌内脂肪定性评级最主要方法之一。但是由于通过人为肉眼评定带有一定的主观性,会对评级结果造成一定的影响。因此,采用相关仪器进行评级,不仅能很好地对人为误差进行一定程度的修正,同时也能节省更多人力成本支出。目前研究较多的是高光谱成像^[152]、近红外光谱^[153]、超声波测定等方式进行肉品质^[154]测定。高光谱成像(hyperspectral imaging)技术,是一种结合传统成像和光谱学的技术,基于利用一个集成的硬件和软件平台,具有从每个像素获得空间和光谱信息并对其进行分辨的能力^[155]。李东泽^[156]基于高光谱成像技术对牛肉肌内脂肪含量进行测量,结果表明准确率为86.7%。近红外光谱(near infrared spectroscopy, NIRS)技术同样也是最近应用在肉品质分析一种先进的技术,近红外光谱是指光谱在近红外处780~2500 nm的一段谱区,由于有机分子官能团具有特定的吸收峰,通过NIRS技术能快捷方便地检测肉产品的化学成分^[157]。Bázár等人^[158]使用NIRS技术对新鲜以及冻干肉产品脂肪含量进行测量,拟合结果表明 $R^2=0.89$ 以及0.99。在不屠宰动物的情况下,通常可以通过超声波拍摄肌肉图片,通过软件分析图像预测肌内脂肪含量^[159]。张璐通等人^[160]使用超声波测定(ultrasonic detection)技术检测黑牛肌内脂肪含量,拟合结果表明 $R^2=0.905$ 。Fiore等人^[161]以及同样使用超声波测定技术检测牛肌内脂肪含量,拟合结果表明 $R^2=0.8504$ 。虽然目前仍然是传统检测方法对大理石花纹评级的准确率较仪器而言更高,但是采用仪器代替部分甚至完全代替人工在大型产业链中已然成为一种趋势。未来对于仪器硬件以及软件的升级,相关模型的建立应得到重视,以此降低人力成本并同时提高检测效率。虽然目前拥有大量无损检测的方法,但是,直接对肌肉中脂

表 1 牛肉大理石花纹评价主要体系

Table 1 The main system for evaluating beef marbling

国家	评定部位	评定标准描述	标准名称	发布部门	评定方法
美国	第12~13肋处眼肌	丰富、中等丰富、微丰富、中等、适量、少量、微量、痕量和几乎没有	美国标准胴体牛肉的等级标准2016	美国农业部	
澳大利亚	第10, 11, 12, 13根肋骨背最长肌处	0(AUS-MEAT): 100~290(MSA); 1(AUS-MEAT): 300~390(MSA); 2(AUS-MEAT): 400~490(MSA); 3(AUS-MEAT): 500~590(MSA); 5(AUS-MEAT): 700~790(MSA); 6(AUS-MEAT): 800~890(MSA); 7(AUS-MEAT): 900~990(MSA); 8(AUS-MEAT): 1000~1090(MSA); 9(AUS-MEAT): 1100~1190(MSA); MSA每10分为一增量分数	澳洲肉品手册2016	澳洲肉类规格管理局	
澳大利亚	第5~13根肋骨的肋眼处	等级1(等外): BMS No. 1; 等级2(一般): BMS No. 2; 等级3(中): BMS No. 3~4, 最低IMF%:21.4%, 29.2%; 等级4(上): BMS No. 5~7, 最低IMF%: 35.7%, 40.6%, 42.5%; 等级5(极上): BMS No. 8~12,最低IMF%: 43.8%, 50.7%, 52.9%, 53.0%, 56.3%	澳大利亚肉类标准2018	澳大利亚肉类及畜牧业协会	一般为官方认定评分者通过实际胴体以及标准大理石纹照片/比色卡通过肉眼判定(部分允许使用辅助仪器如日本允许使用MIJ-30摄像机协助判断)
日本	第6~7肋间截面	5级丰富、4级较丰富、3级中等、2级少量、1级几乎没有(在5~7肋骨间评定等级时, 大理石花纹等级须减去一个等级)	牛肉胴体分级标准2014	日本食肉格付协会	
中国	第11~13肋间/第5~7肋间背最长肌横切面	《牛肉等级规格》(NY/T676-2010)	中华人民共和国农业农村部		

肪含量进行测定是目前最为准确的方式。通过大理石花纹的外在评级以及肌内脂肪含量的内在定量, 两者相结合才能准确地判断肉产品品质。索氏提取法是测定肌内脂肪含量的常用方法^[162], 广泛用于测定牛羊肌内中粗脂肪含量^[163~165]。我们国家《食品安全国家标准 食品中脂肪的测定》(GB 5009.6-2016)针对食品中的脂肪测定也是采用索氏提取法^[166]。但是由于索氏提取法测定的粗脂肪包含了较多非脂质类物质, 故有学者先对肌肉粉末样使用甲醇/氯仿(1:2)浸提, 再采用试剂盒精确分析甘油三酯的含量, 结果更为准确可靠。

肌内脂肪的脂肪酸的测定也是一个重要的指标, 一般在评定肉产品营养价值的过程中, 会认为PUFA与SFA的比值大于或者等于0.4的肉产品具有较高的经济价值与保健功能^[167]。故肌内脂肪中脂肪酸的测量也是重要的指标。脂肪酸国外没有统一使用的标准测量方法, 一般采用Folch等人^[168]提出的甲醇/氯仿提取法^[79,169,170]。除了Folch等人提出的经典甲醇/氯仿提取法, 目前也有几种主流脂肪酸提取方法, 如Aldai等人^[171]提出的皂化法、Palmquist等人^[172]提出的原位法以及一部分基于经典方法的改进提取法^[173,174]。前面已

提及, 我国对肉产品脂肪酸的提取有专门的标准, 即《食品安全国家标准 食品中脂肪酸的测定》(GB 5009.168-2016)^[175]。

3.4 其他部位白色脂肪组织

(1) 尾部脂肪。尾部脂肪一般出现在绵羊上, 绵羊按照尾型分类有三类分别为: 脂尾羊、肥臀羊与瘦尾羊, 其中脂尾羊大多为蒙古系绵羊例如小尾寒羊、乌珠穆沁绵羊等^[176]。随着经济的发展, 人们对于肉制品的需求从含有较多油脂的逐渐偏向瘦肉较多的, 同时在饲养过程中羊尾部会将能量以脂肪的形式储存在尾部, 这种生理现象会导致能量的浪费以及饲料成本的提高。尾部脂肪属于皮下脂肪的一种, 由于尾部脂肪的商业价值有限, 故没有针对尾部脂肪进行评级或者屠宰的统一标准。

(2) 峰部脂肪。印度瘤牛, 作为世界著名的乳肉兼用品种有一大明显特征, 即其髻甲部有一肌肉组织隆起, 这种瘤峰是含有丰富脂肪的肌肉组织。由于中国黄牛是普通牛与瘤牛的统称, 我国较多的地方品种都拥有这种瘤峰, 如巴山牛、滇中牛、邓川牛等^[177]。骆驼的

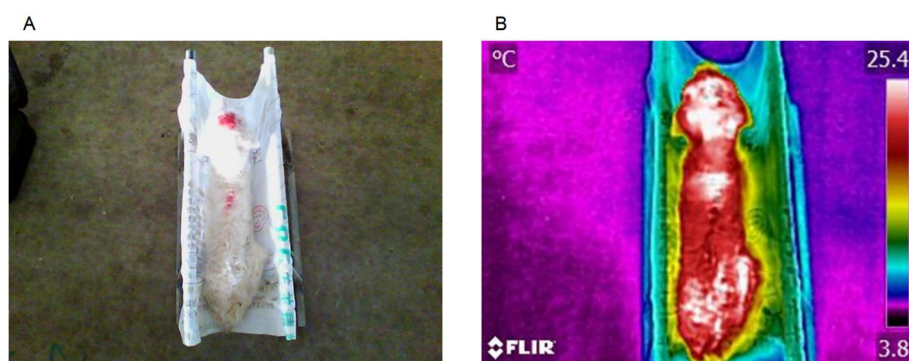


图 4 羔羊热成像图. A: 图为新生羔羊保定后, 位于正上方摄像图. B: 图为新生羔羊保定后, 位于正上方拍摄体表热成像图
Figure 4 Thermal imaging of lamb. A: Photo of restraint lamb; B: thermal imaging of lamb (Taken from directly above the back)

驼峰同样是一种隆起的脂肪组织, 其功能是作为骆驼能量储存库. 由于绝大部分的商用品种都没有鬐甲部的隆起, 同时骆驼主要用于产奶或使役, 其驼峰的饱和脂肪酸含量较高, 脂肪酸含量较少, 商用价值有限^[178]. 故缺少对峰部脂肪屠宰或者评价的指标. 仅有澳大利亚的MSA分级系统对牛的峰高有测量指标, 因为澳大利亚所有品种的牛都可以其标准进行分级, 然而随着血统中热带品种的增加, 口感会有所降低, 所以要测峰值和胴体重量以评估热带品种对于肉品质影响^[139].

3.5 褐色脂肪组织

BAT没有商业化的评价方法, 仅出现在科学研究中. 对于牛、羊来说, 褐色脂肪的主要意义在于幼畜出生时维持其体温. 因此, BAT的功能主要可以通过体温来反馈. 除了用温度计测定肛门等部位温度外, 常见的还可以用热成像仪对体表温度进行检测(图4). 由于生产条件下难以对环境温度进行控制, 可通过分析体表温度与环境温度的差值. 此外, 也可以通过检

测血液中的葡萄糖、甘油三酯等间接性指标来分析. 此外, 还可以利用呼吸代谢室检测动物的代谢率. 对于采集到的BAT, 可以进行组织形态学和UCP1基因表达分析.

4 总结与展望

作为肉的主要组成部分, 脂肪组织与肌肉一起决定了肉用家畜的生产效率和产品品质. 畜牧学领域对肉牛、绵羊脂肪组织的生长发育规律有了较为系统的研究, 但针对脂肪细胞分化与代谢的分子调控机制是十分欠缺的, 大部分相关知识都来源于模式动物如小鼠方面的研究. 在牛、羊肉的脂肪组织评价方面, 美国、澳洲、日本等国家建立了较为完善的评价体系与标准. 我国牛、羊品种资源丰富, 多数地方品种相比商业化品种在脂肪沉积方面有着明显的优势, 建立合适的鉴定与评价方法既符合产业规模化的需求, 也有利于保护和利用我国宝贵的种质资源, 这项工作任重而道远.

致谢 感谢中国农业大学动科193班毛思越同学绘制图2. 感谢平凉红牛集团程强董事长提供图3照片.

参考文献

- 1 Church C D, Berry R, Rodeheffer M S. Chapter Three-Isolation and Study of Adipocyte Precursors. In: Macdougald O A. Methods Enzymol. New York: Academic Press, 2014. 31–46
- 2 Minchin J E N, Rawls J F. Chapter 3-*In vivo* Analysis of White Adipose Tissue in Zebrafish. In: Detrich H W, Westerfield M, Zon L I. Methods in Cell Biology. New York: Academic Press, 2011. 63–86
- 3 Wang W, Seale P. Control of brown and beige fat development. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2016, 17: 691–702

- 4 Parlee S D, Lentz S I, Mori H, et al. Chapter Six-Quantifying Size and Number of Adipocytes in Adipose Tissue. In: Macdougald O A. *Methods Enzymol.* New York: Academic Press, 2014. 93–122
- 5 Gruzdeva O, Borodkina D, Uchasova E, et al. Localization of fat depots and cardiovascular risk. *Lipids Health Dis*, 2018, 17: 218
- 6 Wajchenberg B L . Subcutaneous and visceral adipose tissue: their relation to the metabolic syndrome. *Endocrine Rev*, 2000, 21: 697–738
- 7 Allen C E. *Biology of fat in meat animals.* Madison: Research Division, College of Agricultural and Life Sciences, University of Wisconsin, 1976
- 8 Monziols M, Bonneau M, Davenel A, et al. Comparison of the lipid content and fatty acid composition of intermuscular and subcutaneous adipose tissues in pig carcasses. *Meat Sci*, 2007, 76: 54–60
- 9 Schumacher M, DelCurto-Wyffels H, Thomson J, et al. Fat deposition and fat effects on meat quality—a review. *Animals*, 2022, 12: 1550
- 10 Vernon R G. *The growth and metabolism of adipocytes.* London: Butterworths, 1986. 67–83
- 11 Robelin J, Barboiron C, Jailler R. [Cellularity of different adipose deposits in growing cattle]. *Reprod Nutr Dev* (1980), 1985, 25: 211–214
- 12 Longo M, Zatterale F, Naderi J, et al. Adipose tissue dysfunction as determinant of obesity-associated metabolic complications. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 2358
- 13 Bonnet M, Cassar-Malek I, Chilliard Y, et al. Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species. *Animal*, 2010, 4: 1093–1109
- 14 Schoonmaker J P, Cecava M J, Fluharty F L, et al. Effect of source and amount of energy and rate of growth in the growing phase on performance and carcass characteristics of early- and normal-weaned steers. *J Anim Sci*, 2004, 82: 273–282
- 15 Du M, Huang Y, Das A K, et al. Meat Science And Muscle Biology Symposium: Manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle. *J Anim Sci*, 2013, 91: 1419–1427
- 16 Wertz A E, Berger L L, Walker P M, et al. Early-weaning and postweaning nutritional management affect feedlot performance, carcass merit, and the relationship of 12th-rib fat, marbling score, and feed efficiency among Angus and Wagyu heifers. *J Anim Sci*, 2002, 80: 28–37
- 17 Park S J, Beak S H, Jung D J S, et al. Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle — a review. *Asian-Australas J Anim Sci*, 2018, 31: 1043–1061
- 18 Cianzio D S, Topel D G, Whitehurst G B, et al. Adipose tissue growth and cellularity: changes in bovine adipocyte size and number. *J Anim Sci*, 1985, 60: 970–976
- 19 Lonergan S M, Topel D G, Marple D N. Chapter 5-Fat and fat cells in domestic animals. Lonergan S M, Topel D G, Marple D N. *The Science of Animal Growth and Meat Technology (Second Edition).* New York: Academic Press, 2019. 51–69
- 20 Du M, Yin J, Zhu M J. Cellular signaling pathways regulating the initial stage of adipogenesis and marbling of skeletal muscle. *Meat Sci*, 2010, 86: 103–109
- 21 Pope M, Budge H, Symonds M E. The developmental transition of ovine adipose tissue through early life. *Acta Physiol*, 2014, 210: 20–30
- 22 Gemmell R T, Alexander G. Ultrastructural development of adipose tissue in foetal sheep. *Aust Jnl Bio Sci*, 1978, 31: 505
- 23 Alexander G, Bell W. Quantity and calculated oxygen consumption during summit metabolism of brown adipose tissue in new-born lambs. *Neonatology*, 1975, 26: 214–220
- 24 Alexander G. Quantitative development of adipose tissue in foetal sheep. *Aust Jnl Bio Sci*, 1978, 31: 489–503
- 25 Rodgers A, Sferruzzi-Perri A N. Developmental programming of offspring adipose tissue biology and obesity risk. *Int J Obes*, 2021, 45: 1170–1192
- 26 Symonds M E, Pearce S, Bispham J, et al. Timing of nutrient restriction and programming of fetal adipose tissue development. *Proc Nutr Soc*, 2004, 63: 397–403
- 27 Wang X Y. Correlation studies between fat mass and obesity associated gene expression and fat deposition in Altay sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2014 [王肖燕. 阿勒泰大尾羊FTO基因表达的时空特异性及其与脂肪沉积的相关性研究. 硕士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2014]
- 28 MacDougald O A, Mandrup S. Adipogenesis: forces that tip the scales. *Trends Endocrinol Metab*, 2002, 13: 5–11
- 29 Cristancho A G, Lazar M A. Forming functional fat: a growing understanding of adipocyte differentiation. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2011, 12: 722–734
- 30 Ambele M A, Dhanraj P, Giles R, et al. Adipogenesis: a complex interplay of multiple molecular determinants and pathways. *Int J Mol Sci*, 2020, 21: 4283

- 31 Wang E A, Israel D I, Kelly S, et al. Bone morphogenetic protein-2 causes commitment and differentiation in C3H10T1/2 and 3T3 Cells. *Growth Factors*, 1993, 9: 57–71
- 32 Huang H, Song T J, Li X, et al. BMP signaling pathway is required for commitment of C3H10T1/2 pluripotent stem cells to the adipocyte lineage. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 12670–12675
- 33 Gupta R K, Arany Z, Seale P, et al. Transcriptional control of preadipocyte determination by Zfp423. *Nature*, 2010, 464: 619–623
- 34 Gupta R K, Mepani R J, Kleiner S, et al. Zfp423 expression identifies committed preadipocytes and localizes to adipose endothelial and perivascular cells. *Cell Metab*, 2012, 15: 230–239
- 35 Huang Y, Das A K, Yang Q Y, et al. Zfp423 promotes adipogenic differentiation of bovine stromal vascular cells. *PLoS one*, 2012, 7: e47496
- 36 Fajas L, Debril M B, Auwerx J. Peroxisome proliferator-activated receptor-gamma: from adipogenesis to carcinogenesis. *J Mol Endocrinol*, 2001, 27: 1–9
- 37 Rosen E D, Sarraf P, Troy A E, et al. PPAR γ is required for the differentiation of adipose tissue *in vivo* and *in vitro*. *Mol Cell*, 1999, 4: 611–617
- 38 Wu Z, Rosen E D, Brun R, et al. Cross-regulation of C/EBP α and PPAR γ controls the transcriptional pathway of adipogenesis and insulin sensitivity. *Mol Cell*, 1999, 3: 151–158
- 39 Lefterova M I, Zhang Y, Steger D J, et al. PPAR γ and C/EBP factors orchestrate adipocyte biology via adjacent binding on a genome-wide scale. *Genes Dev*, 2008, 22: 2941–2952
- 40 Nguyen D V, Nguyen O C, Malau-Aduli A E O. Main regulatory factors of marbling level in beef cattle. *Vet anim Sci*, 2021, 14: 100219
- 41 WANG Y G. A comparative study on meat performance, meat quality of beef cattle of different breeds under the same feeding conditions (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2018 [王泳杰. 相同饲养条件下不同品种(系)肉牛产肉性能及肉品质差异的研究. 硕士学位论文. 成都: 四川农业大学, 2018]
- 42 Rodrigues R T D S, Chizzotti M L, Vital C E, et al. Differences in beef quality between Angus (*Bos taurus taurus*) and Nellore (*Bos taurus indicus*) cattle through a proteomic and phosphoproteomic approach. *PLoS one*, 2017, 12: e0170294
- 43 Dinh T T N, Blanton Jr. J R, Riley D G, et al. Intramuscular fat and fatty acid composition of longissimus muscle from divergent pure breeds of cattle. *J Anim Sci*, 2010, 88: 756–766
- 44 Greenwood P L, Siddell J P, Walmsley B J, et al. Postweaning substitution of grazed forage with a high-energy concentrate has variable long-term effects on subcutaneous fat and marbling in *Bos taurus* genotypes. *J Anim Sci*, 2015, 93: 4132–4143
- 45 Krone K G, Ward A K, Madder K M, et al. Interaction of vitamin A supplementation level with ADH1C genotype on intramuscular fat in beef steers. *Animal*, 2016, 10: 403–409
- 46 Detweiler R A, Pringle T D, Rekaya R, et al. The impact of selection using residual average daily gain and marbling EPDs on growth, performance, and carcass traits in Angus steers. *J Anim Sci*, 2019, 97: 2450–2459
- 47 Liu X D, Moffitt-Hemmer N R, Deavila J M, et al. Wagyu-Angus cross improves meat tenderness compared to Angus cattle but unaffected by mild protein restriction during late gestation. *Animal*, 2021, 15: 100144
- 48 Martins T S, Sanglard L M P, Silva W, et al. Molecular factors underlying the deposition of intramuscular fat and collagen in skeletal muscle of nellore and angus cattle. *PLoS One*, 2015, 10: e0139943
- 49 Fu Y, Wei Y P, Meng R. A comparison of performance, nutritional quality and flavor compounds in beef of yaks, cattle-yaks and cattle (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2013, 25: 2734–2740 [付永, 魏雅萍, 孟茹. 牦牛、犏牛和黄牛生产性能、肉营养品质及风味物质的比较. 动物营养学报, 2013, 25: 2734–2740]
- 50 Van der Merwe D A, Brand T S, Hoffman L C. Slaughter characteristics of feedlot-finished premium south african lamb: effects of sex and breed type. *Foods*, 2020, 9: 648
- 51 Belhaj K, Mansouri F, Tikent A, et al. Effect of age and breed on carcass and meat quality characteristics of beni-guil and Ouled-Djellal sheep breeds. *Sci World J*, 2021, 2021: 5536793
- 52 Wang F. Comparison and analysis of meat quality of different breeds, ages and parts (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021 [王芳. 不同品种、月龄和部位绵羊肉品质的比较与分析. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2021]
- 53 Juárez M, Horcada A, Alcalde M J, et al. Meat and fat quality of unweaned lambs as affected by slaughter weight and breed. *Meat Sci*, 2009, 83: 308–313
- 54 Claffey N A, Fahey A G, Gkarane V, et al. Effect of breed and castration on production and carcass traits of male lambs following an intensive

- p>finishing period.
- [Transl Anim Sci](#)
- , 2018, 2: 407–418
- 55 Harper G S, Pethick D W. How might marbling begin? [Aust J Exp Agric](#), 2004, 44: 653
- 56 Cafferky J, Hamill R M, Allen P, et al. Effect of breed and gender on meat quality of *M. longissimus thoracis et lumborum* muscle from crossbred beef bulls and steers. [Foods](#), 2019, 8: 173
- 57 Dervishi E, Joy M, Alvarez-Rodriguez J, et al. The forage type (grazing versus hay pasture) fed to ewes and the lamb sex affect fatty acid profile and lipogenic gene expression in the longissimus muscle of suckling lambs. [J Anim Sci](#), 2012, 90: 54–66
- 58 Johnson P L, Purchas R W, McEwan J C, et al. Carcass composition and meat quality differences between pasture-reared ewe and ram lambs. [Meat Sci](#), 2005, 71: 383–391
- 59 Miguel E, Blázquez B, Ruiz de Huidobro F. Liveweight and sex effects on instrumental meat quality of rubia de el molar autochthonous ovine breed. [Animals](#), 2021, 11: 1323
- 60 Vergara H, Molina A, Gallego L. Influence of sex and slaughter weight on carcass and meat quality in light and medium weight lambs produced in intensive systems. [Meat Sci](#), 1999, 52: 221–226
- 61 de Araújo T L A C, Pereira E S, Mizubuti I Y, et al. Effects of quantitative feed restriction and sex on carcass traits, meat quality and meat lipid profile of Morada Nova lambs. [J Anim Sci Biotechnol](#), 2017, 8: 46
- 62 Kridli R T, Momany Shaker M, Abdullah A Y, et al. Sexual behaviour of yearling Awassi, Charollais × Awassi and Romanov × Awassi rams exposed to oestrous Awassi ewes. [Trop Anim Health Prod](#), 2007, 39: 229–235
- 63 Vasconcelos J T, Sawyer J E, Tedeschi L O, et al. Effects of different growing diets on performance, carcass characteristics, insulin sensitivity, and accretion of intramuscular and subcutaneous adipose tissue of feedlot cattle. [J Anim Sci](#), 2009, 87: 1540–1547
- 64 Smith S B, Crouse J D. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. [J Nutr](#), 1984, 114: 792–800
- 65 Harris C L, Wang B, Deavila J M, et al. Vitamin A administration at birth promotes calf growth and intramuscular fat development in Angus beef cattle. [J anim Sci Biotechnol](#), 2018, 9: 55
- 66 Yu X, Ma Y, Luo Y, et al. Neonatal vitamin A administration increases intramuscular fat by promoting angiogenesis and preadipocyte formation. [Meat Sci](#), 2022, 191: 108847
- 67 Gorocica-Buenfil M A, Fluharty F L, Reynolds C K, et al. Effect of dietary vitamin A restriction on marbling and conjugated linoleic acid content in Holstein steers. [J Anim Sci](#), 2007, 85: 2243–2255
- 68 Zhou S C, Wan G D, Li C L, et al. Analysis of the weight growth dynamic of the grazing sheep in cold season in desert areas (in Chinese). [Pratacult Sci](#), 2006, 22: 82–83 [周顺成, 万国栋, 李春来, 等. 荒漠地区冷季放牧绵羊体重变化动态研究. 草业科学, 2006, 22: 82–83]
- 69 Xu Z X, Chen G D. A study on liveweight change of grazing sheep (in Chinese). [J Inner Mongolia Agricult Univ \(Nat Sci Ed\)](#), 1991, 63–69 [许志信, 韩国栋. 放牧绵羊体重变化规律的研究. 内蒙古农牧学院学报, 1991, 63–69]
- 70 Jiang D K. Determination of year-round weight change in alpine grassland sheep (in Chinese). [Sichuan Anim Veter Sci](#), 1994, 1: 21–22 [蒋代坤. 高寒草地绵羊全年体重变化的测定. 四川畜牧兽医, 1994, 1: 21–22]
- 71 Bao P J, Wang H B, Xia Y Q, et al. Study on growth performance and bodyweight variation of grazing Tibetan sheep (in Chinese). [J Anhui Agric Sci](#), 2017, 45: 85–87 [包鹏甲, 王宏博, 夏永祺, 等. 放牧藏系绵羊生长发育及体重变化规律研究. 安徽农业科学, 2017, 45: 85–87]
- 72 Shi J G, Wang Y S, Wu K, et al. Analysis of the weight growth dynamic of the grazing sheep in typical grassland (in Chinese). [Pratacult Sci](#), 2009, 26: 109–112 [史激光, 王英舜, 武魁, 等. 典型草原区放牧绵羊体重质量动态变化特征分析. 草业科学, 2009, 26: 109–112]
- 73 Guan G, Cehng L, Bai H S. Dynamic changes of body weight of cattle under grazing with supplementary feeding mode (in Chinese). [J Grassland Forage Sci](#), 2022, 72–75 [管刚, 程利, 白哈斯. 放牧补饲条件下牛体重动态变化. 草学, 2022, 72–75]
- 74 Xue B, Zhao X Q, Zhang Y S. Weight and body composition dynamic changes of yaks grazing on nature grassland in Qinghai-Tibetan plateau (in Chinese). [Chin J Anim Nutrit](#), 2005, 54–57 [薛白, 赵新全, 张耀生. 青藏高原天然草场放牧牦牛体重和体成分变化动态. 动物营养学报, 2005, 54–57]
- 75 Ding L M, Wang Y P, Brosh A, et al. Seasonal heat production and energy balance of grazing yaks on the Qinghai-Tibetan plateau. [anim Feed Sci Tech](#), 2014, 198: 83–93
- 76 Saito M, Okamatsu-Ogura Y, Matsushita M, et al. High incidence of metabolically active brown adipose tissue in healthy adult humans. [Diabetes](#), 2009, 58: 1526–1531
- 77 Zhang Y L, Hong J, Zhang P, et al. Analysis of fatty acid composition in fat in different parts of Sunan yak (in Chinese). [J Food Safety Quality](#),

- 2021, 12: 7168–7174 [张娅俐, 洪晶, 张棚, 等. 肃南牦牛不同部位脂肪中脂肪酸组成分析. 食品安全质量检测学报, 2021, 12: 7168–7174]
- 78 Meng J J. Analysis of tail fat ultrastructure and fatty acid on Altay sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2017 [蒙建菊. 阿勒泰大尾羊尾脂超显微结构及脂肪酸组成分析. 硕士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2017]
- 79 Yang J. Analysis of the conjugated linoleic acid content and fatty acid composition in fat from different months and different parts of sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014 [杨晶. 不同月龄不同部位羊肉中共轭亚油酸的含量及脂肪酸成分的分析. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014]
- 80 Scollan N, Hocquette J F, Nuernberg K, et al. Innovations in beef production systems that enhance the nutritional and health value of beef lipids and their relationship with meat quality. *Meat Sci*, 2006, 74: 17–33
- 81 Sinclair L A. Nutritional manipulation of the fatty acid composition of sheep meat: a review. *J Agric Sci*, 2007, 145: 419–434
- 82 Dannenberger D, Nuernberg G, Scollan N, et al. Effect of diet on the deposition of *n*-3 fatty acids, conjugated linoleic and C18:1 *trans* fatty acid isomers in muscle lipids of german holstein bulls. *J Agric Food Chem*, 2004, 52: 6607–6615
- 83 Kraft J, Kramer J K G, Schoene F, et al. Extensive analysis of long-chain polyunsaturated fatty acids, CLA, *trans*-18:1 isomers, and plasmalogenic lipids in different retail beef types. *J Agric Food Chem*, 2008, 56: 4775–4782
- 84 Aldai N, Dugan M E R, Kramer J K G. Can the *trans*-18:1 and conjugated linoleic acid profiles in retail ground beef be healthier than steak? *J Food Composition Anal*, 2010, 23: 326–332
- 85 Aldai N, Dugan M E R, Rolland D C, et al. Survey of the fatty acid composition of Canadian beef: Backfat and longissimus lumborum muscle. *Can J Anim Sci*, 2009, 89: 315–329
- 86 Bravo-Lamas L, Barron L J R, Kramer J K G, et al. Characterization of the fatty acid composition of lamb commercially available in northern Spain: Emphasis on the *trans*-18:1 and CLA content and profile. *Meat Sci*, 2016, 117: 108–116
- 87 Seale P, Bjork B, Yang W, et al. PRDM16 controls a brown fat/skeletal muscle switch. *Nature*, 2008, 454: 961–967
- 88 Park J H, Kang H J, Kang S I, et al. A multifunctional protein, *ews*, is essential for early brown fat lineage determination. *Dev Cell*, 2013, 26: 393–404
- 89 Tseng Y H, Kokkotou E, Schulz T J, et al. New role of bone morphogenetic protein 7 in brown adipogenesis and energy expenditure. *Nature*, 2008, 454: 1000–1004
- 90 Nedergaard J, Petrovic N, Lindgren E M, et al. PPAR γ in the control of brown adipocyte differentiation. *Biochim Biophys Acta Mol Basis Dis*, 2005, 1740: 293–304
- 91 Hayward J S, Lisson P A. Evolution of brown fat: its absence in marsupials and monotremes. *Can J Zool*, 1992, 70: 171–179
- 92 Cannon B, Nedergaard J. Brown adipose tissue: function and physiological significance. *Physiol Rev*, 2004, 84: 277–359
- 93 Sell H, Deshaies Y, Richard D. The brown adipocyte: update on its metabolic role. *Int J Biochem Cell Biol*, 2004, 36: 2098–2104
- 94 Sanchez-Gurmaches J, Guertin D A. Adipocyte lineages: tracing back the origins of fat. *Biochim Biophys Acta Mol Basis Dis*, 2014, 1842: 340–351
- 95 Macotela Y, Emanuelli B, Mori M A, et al. Intrinsic differences in adipocyte precursor cells from different white fat depots. *Diabetes*, 2012, 61: 1691–1699
- 96 Schreiber R, Diwoky C, Schoiswohl G, et al. Cold-induced thermogenesis depends on ATGL-mediated lipolysis in cardiac muscle, but not brown adipose tissue. *Cell Metab*, 2017, 26: 753–763.e7
- 97 Shin H, Ma Y, Chanturiya T, et al. Lipolysis in brown adipocytes is not essential for cold-induced thermogenesis in mice. *Cell Metab*, 2017, 26: 764–777.e5
- 98 Simcox J, Geoghegan G, Maschek J A, et al. Global analysis of plasma lipids identifies liver-derived acylcarnitines as a fuel source for brown fat thermogenesis. *Cell Metab*, 2017, 26: 509–522.e6
- 99 Okamatsu-Ogura Y, Kuroda M, Tsutsumi R, et al. UCP1-dependent and UCP1-independent metabolic changes induced by acute cold exposure in brown adipose tissue of mice. *Metabolism*, 2020, 113: 154396
- 100 Hanssen M J W, Hoeks J, Brans B, et al. Short-term cold acclimation improves insulin sensitivity in patients with type 2 diabetes mellitus. *Nat Med*, 2015, 21: 863–865
- 101 Matsushita M, Yoneshiro T, Aita S, et al. Impact of brown adipose tissue on body fatness and glucose metabolism in healthy humans. *Int J Obes*, 2014, 38: 812–817
- 102 Meng J J, Shen J W, Li G, et al. Light modulates glucose metabolism by a retina-hypothalamus-brown adipose tissue axis. *Cell*, 2023, 186: 398–

- 412.e17
- 103 Wang G X, Zhao X Y, Meng Z X, et al. The brown fat-enriched secreted factor Nrg4 preserves metabolic homeostasis through attenuation of hepatic lipogenesis. *Nat Med*, 2014, 20: 1436–1443
- 104 Chen Z, Wang G X, Ma S L, et al. Nrg4 promotes fuel oxidation and a healthy adipokine profile to ameliorate diet-induced metabolic disorders. *Mol Metab*, 2017, 6: 863–872
- 105 Villarroja F, Cereijo R, Villarroja J, et al. Brown adipose tissue as a secretory organ. *Nat Rev Endocrinol*, 2017, 13: 26–35
- 106 Ruan C C, Kong L R, Chen X H, et al. A2A receptor activation attenuates hypertensive cardiac remodeling via promoting brown adipose tissue-derived FGF21. *Cell Metab*, 2020, 32: 689
- 107 Pinckard K M, Shettigar V K, Wright K R, et al. A novel endocrine role for the BAT-released lipokine 12,13-diHOME to mediate cardiac function. *Circulation*, 2021, 143: 145–159
- 108 Cereijo R, Gavalda-Navarro A, Cairó M, et al. CXCL14, a brown adipokine that mediates brown-fat-to-macrophage communication in thermogenic adaptation. *Cell Metab*, 2018, 28: 750–763.e6
- 109 Fernandez-Marcos P J, Auwerx J. Regulation of PGC-1 α , a nodal regulator of mitochondrial biogenesis. *Am J Clin Nutr*, 2011, 93: 884S–890S
- 110 Cao W, Medvedev A V, Daniel K W, et al. β -adrenergic activation of p38 MAP kinase in adipocytes. *J Biol Chem*, 2001, 276: 27077–27082
- 111 Cao W, Daniel K W, Robidoux J, et al. p38 mitogen-activated protein kinase is the central regulator of cyclic AMP-dependent transcription of the brown fat uncoupling protein 1 gene. *Mol Cell Biol*, 2004, 24: 3057–3067
- 112 Habek N, Dobrivojević Radmilović M, Kordić M, et al. Activation of brown adipose tissue in diet-induced thermogenesis is GC-C dependent. *Pflugers Arch-Eur J Physiol*, 2020, 472: 405–417
- 113 Strinić I, Habek N, Dugandžić A. Guanylin peptides signaling: insights into guanylate cyclase C dependent and independent signaling pathways. *J Cell Signal*, 2021, 2: 261–268
- 114 Bartness T J, Vaughan C H, Song C K. Sympathetic and sensory innervation of brown adipose tissue. *Int J Obes*, 2010, 34: S36–S42
- 115 Rothwell N J, Stock M J. Luxusconsumption, diet-induced thermogenesis and brown fat: the case in favour. *Clin Sci*, 1983, 64: 19–23
- 116 Lean M E, James W P T. Brown adipose tissue in man. In: Paul T, David G N, eds. Brown adipose tissue. London: Edward Arnold, 1986
- 117 Symonds M E, Pope M, Sharkey D, et al. Adipose tissue and fetal programming. *Diabetologia*, 2012, 55: 1597–1606
- 118 Liu S, Shen S, Yan Y, et al. Triiodothyronine (T3) promotes brown fat hyperplasia via thyroid hormone receptor α mediated adipocyte progenitor cell proliferation. *Nat Commun*, 2022, 13: 3394
- 119 Kerslake J. Improving triplet lamb survival in New Zealand. Dissertation for Master's Degree. Palmerston North: Animal Science, International Sheep Research Centre, Massey University, 2010
- 120 Sykes A R, Griffiths R G, Slee J. Influence of breed, birth weight and weather on the body temperature of newborn lambs. *Anim Sci*, 1976, 22: 395–402
- 121 Clarke L, Buss D S, Juniper D T, et al. Adipose tissue development during early postnatal life in ewe-reared lambs. *Exp Physiol*, 1997, 82: 1015–1027
- 122 Heaton J M. The distribution of brown adipose tissue in the human. *J Anat*, 1972, 112: 35–39
- 123 Lean M E J, James W P T, Jennings G, et al. Brown adipose tissue uncoupling protein content in human infants, children and adults. *Clin Sci*, 1986, 71: 291–297
- 124 Fang Q Y. Study on the identification and distribution of brown adipose tissue in Sonid sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021 [方勤圆. 苏尼特羊褐色脂肪组织鉴定与分布特点的研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021]
- 125 Taga H, Bonnet M, Picard B, et al. Adipocyte metabolism and cellularity are related to differences in adipose tissue maturity between Holstein and Charolais or Blond d'Aquitaine fetuses1. *J Anim Sci*, 2011, 89: 711–721
- 126 Casteilla L, Forest C, Robelin J, et al. Characterization of mitochondrial-uncoupling protein in bovine fetus and newborn calf. *Am J Physiol*, 1987, 252: e627–e636
- 127 Taga H, Chilliard Y, Picard B, et al. Foetal bovine intermuscular adipose tissue exhibits histological and metabolic features of brown and white adipocytes during the last third of pregnancy. *Animal*, 2012, 6: 641–649
- 128 Landis M D, Carstens G E, McPhail E G, et al. Ontogenic development of brown adipose tissue in Angus and Brahman fetal calves. *J Anim Sci*, 2002, 80: 591–601

- 129 Gemmell R T, Bell A W, Alexander G. Morphology of adipose cells in lambs at birth and during subsequent transition of brown to white adipose tissue in cold and in warm conditions. *Am J Anat*, 1972, 133: 143–163
- 130 Basse A L, Dixon K, Yadav R, et al. Global gene expression profiling of brown to white adipose tissue transformation in sheep reveals novel transcriptional components linked to adipose remodeling. *BMC Genom*, 2015, 16: 215
- 131 Lomax M A, Sadiq F, Karamanlidis G, et al. Ontogenic loss of brown adipose tissue sensitivity to β -adrenergic stimulation in the ovine. *Endocrinology*, 2007, 148: 461–468
- 132 Sidossis L, Kajimura S. Brown and beige fat in humans: thermogenic adipocytes that control energy and glucose homeostasis. *J Clin Invest*, 2015, 125: 478–486
- 133 Fuller-Jackson J P, Henry B A. Adipose and skeletal muscle thermogenesis: studies from large animals. *J Endocrinol*, 2018, 237: R99–R115
- 134 Cox R W, Leat W M F, Chauca D, et al. Adipose tissue cells in cold-acclimatised sheep. *Res Vet Sci*, 1978, 25: 58–62
- 135 Kempster A J. Fat partition and distribution in the carcasses of cattle, sheep and pigs: a review. *Meat Sci*, 1981, 5: 83–98
- 136 Barbieri J S, Wanat K, Seykora J. Skin: Basic Structure and Function. Mcmanus L M, Mitchell R N. Pathobiology of Human Disease. San Diego: Academic Press, 2014. 1134–1144
- 137 Agriculture U S D O. United States Standards for Grades of Carcass Beef. Washington DC: Agricultural Marketing Service, 2016
- 138 Limited A-M. Handbook of Australian Beef Processing. Murarrie: AUS-MEAT Limited, 2016
- 139 Australia M. Meat Standards Australia beef information kit. North Sydney: Meat & Livestock Australia Limited, 2011
- 140 Association J M G. Beef Carcass Grading Standards. Tokyo: Japan Meat Grading Association, 2014
- 141 Nanjing Agricultural University, Chinese Academy of Agricultural Sciences. Beef Quality Grading (in Chinese). Trade Standard-Agricultural. 2010. 11P: A4 [南京农业大学, 中国农业科学院. 牛肉等级规格. 行业标准-农业. 2010: 11P: A4]
- 142 Agriculture U S D O. United States Standards for Grades of Lamb, Yearling Mutton, and Mutton Carcasses. Washing-ton DC: Agricultural Marketing Service, 1992
- 143 Board N Z M. New Zealand meat guide to lamb and mutton carcass classification. Wellington: New Zealand Meat Board, 1992
- 144 Ministry of Agriculture of China. NYT630-2002 Lamb and mutton evaluation and grading (in Chinese). NY/T 630-2002. Beijing: China Standard Press, 2002. 8P, A4 [中华人民共和国农业部. NYT630-2002羊肉质量分级. NY/T 630-2002. 北京: 中国标准出版社, 2002. 8P, A4]
- 145 Yin J D. Animal muscle biology and meat quality (in Chinese). 2011 [尹靖东. 动物肌肉生物学与肉品科学, 2011]
- 146 Polkinghorne R J, Thompson J M. Meat standards and grading. *Meat Sci*, 2010, 86: 227–235
- 147 Cameron P. Carcass classification and the selection of lamb carcasses. *Proc Aus Soc Anim Prod*, 1978, 12: 244–245
- 148 Ministry of Commerce Slaughter Technology Certification Centre, Jiangsu Yurun Food Industry Group Co. Fresh & Frozen Carcass Lamb (in Chinese). General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of China. State Standardization Administration of China, 2008. 16 [商务部屠宰技术鉴定中心, 江苏雨润食品产业集团有限公司. 鲜、冻胴体羊肉. 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会, 2008. 16]
- 149 Lamb and mutton evaluation and grading (in Chinese). Trade Standard-Agricult, 2002, 8P, A4 [羊肉质量分级. 行业标准-农业, 2002. 8P, A4]
- 150 Zhou Y X, Yang Y W. Effects of rumen-protected lysine, conjugated linoleic acid and *N*-carbamyl glutamic acid on meat performance and meat quality of stabling Tan sheep (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2015, 27: 3904–3911 [周玉香, 杨宇为. 过瘤胃赖氨酸、共轭亚油酸和 N -氨甲酰谷氨酸对舍饲滩羊产肉性能和肉品质的影响. *动物营养学报*, 2015, 27: 3904–3911]
- 151 Hou P X. Studies on the Early Supplement of Lamb and Mutton Quality of Different Stages of Weight in Tan Sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Yinchuan: Ningxia University, 2014 [侯鹏霞. 滩羊羔羊早期补饲以及不同体重阶段羊肉品质的研究. 硕士学位论文. 银川: 宁夏大学, 2014]
- 152 Ahmed M R, Reed Jr. D M D, Young J M, et al. Beef quality grade classification based on intramuscular fat content using hyperspectral imaging technology. *Appl Sci*, 2021, 11: 4588
- 153 Barragán-Hernández W, Mahecha-Ledesma L, Burgos-Paz W, et al. Using near-infrared spectroscopy to determine intramuscular fat and fatty acids of beef applying different prediction approaches. *J Anim Sci*, 2020, 98: skaa342
- 154 Fabbri G, Ganesella M, Gallo L, et al. Application of ultrasound images texture analysis for the estimation of intramuscular fat content in the longissimus thoracis muscle of beef cattle after slaughter: a methodological study. *Animals*, 2021, 11: 1117
- 155 Elmasry G, Barbin D F, Sun D W, et al. Meat quality evaluation by hyperspectral imaging technique: an overview. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2012, 52: 689–711

- 156 Li Z Z. Research on the detection of beef quality based on hyperspectral imaging technology (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019 [李东泽. 基于高光谱成像技术的牛肉品质检测研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019]
- 157 Qu J H, Liu D, Cheng J H, et al. Applications of near-infrared spectroscopy in food safety evaluation and control: a review of recent research advances. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2015, 55: 1939–1954
- 158 Bázár G, Princz Z, Jekkel G, et al. NIRS prediction for protein and intramuscular fat content of rabbit hind leg meat. *Meat Quality Safety*, 2007, 13: 1301–1306
- 159 Khairunnisa S, Novelina S, Hilmia N, et al. Ultrasound imaging to estimate carcass quality of pasundan cattle based on body condition score. *JITV*, 2021, 26: 1
- 160 Zhang L T, Lv D L, Dai D M, et al. Research and development of accurate determination technology of intramuscular fat content in beef cattle (in Chinese). *J Domest Anim Ecol*, 2021, 42: 46–50 [张璐通, 吕东良, 代冬梅, 等. 肉牛活体肌肉内脂肪含量的精准测定技术研发. 家畜生态学报, 2021, 42: 46–50]
- 161 Fiore E, Fabbri G, Gallo L, et al. Application of texture analysis of b-mode ultrasound images for the quantification and prediction of intramuscular fat in living beef cattle: a methodological study. *Res Vet Sci*, 2020, 131: 254–258
- 162 Kim J, Choi K, Chung D S. 3.35-Sample preparation for capillary electrophoretic applications. In: Pawliszyn J. *Comprehensive Sampling and Sample Preparation*. Oxford: Academic Press, 2012. 701–721
- 163 Zhang H, Dong X, Wang Z, et al. Dietary conjugated linoleic acids increase intramuscular fat deposition and decrease subcutaneous fat deposition in Yellow Breed × Simmental cattle. *Anim Sci J*, 2016, 87: 517–524
- 164 Shi Z, Zhan Y, Zhao J, et al. Effects of fluoride on the expression of p38MAPK signaling pathway-related genes and proteins in spleen lymphocytes of mice. *Biol Trace Elem Res*, 2016, 173: 333–338
- 165 Huang H. Effects of feeding regimens on lipids metabolism and meat quality of Sunit sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021 [黄欢. 不同饲养方式对苏尼特羊脂肪代谢及肉品质的影响. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021]
- 166 National Food Safety Standards Determination of Fatty Acids in Foods (in Chinese). National Health and Family Planning Commission of China, National Food and Drug Administration, 2016. 16 [食品安全国家标准. 食品中脂肪的测定. 中华人民共和国国家卫生和计划生育委员会, 国家食品药品监督管理总局, 2016. 16]
- 167 Cheng Y Y. Introduction to the 2013 revision of the “Dietary Reference Intakes for Chinese Residents” (in Chinese). *Acta Nutr Sin*, 2014, 36: 313–317 [程义勇. 《中国居民膳食营养素参考摄入量》2013修订版简介. 营养学报, 2014, 36: 313–317]
- 168 Folch J, Lees M, Stanley G H S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J Biol Chem*, 1957, 226: 497–509
- 169 Enser M, Scollan N D, Choi N J, et al. Effect of dietary lipid on the content of conjugated linoleic acid (CLA) in beef muscle. *Anim Sci*, 2016, 69: 143–146
- 170 Behan A A, Loh T H, Fakurazi S, et al. Effects of supplementation of rumen protected fats on rumen ecology and digestibility of nutrients in sheep. *Animals*, 2019, 9: 400
- 171 Aldai N, Kramer J, Cruz-Hernandez C, et al. Appropriate extraction and methylation techniques for lipid analysis. In: *Fats and Fatty Acids in Poultry Nutrition and Health*. Packington: British Library Cataloguing in Publication Data, 2012
- 172 Sukhija P S, Palmquist D L. Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. *J Agricult Food Chem*, 1988, 36: 1202–1206
- 173 Bao G, Liu X, Wang J, et al. Effects of slaughter age on myosin heavy chain isoforms, muscle fibers, fatty acids, and meat quality in *Longissimus thoracis* muscle of tibetan sheep. *Front Vet Sci*, 2021, 8: 689589
- 174 Juárez M, Polvillo O, Contó M, et al. Comparison of four extraction/methylation analytical methods to measure fatty acid composition by gas chromatography in meat. *J Chromatogr A*, 2008, 1190: 327–332
- 175 National Food Safety Standards Determination of Fatty Acids in Foods (in Chinese). National Health and Family Planning Commission of China, National Food and Drug Administration, 2016. 24 [食品安全国家标准. 食品中脂肪酸的测定. 中华人民共和国国家卫生和计划生育委员会, 国家食品药品监督管理总局, 2016. 24]
- 176 Han J G. The detection of key genes for embryonic tail development of fat-tailed sheep (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Beijing:

- Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020 [韩建刚. 绵羊胚胎期尾脂沉积关键功能基因挖掘. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2020]
- 177 Notice on the publication of “National Breed List of Livestock and Poultry Genetic Resources” (in Chinese). Ministry of Agriculture and Rural Affairs Communique, 2020. 36 [关于公布《国家畜禽遗传资源品种名录》的通知. 中华人民共和国农业农村部公报, 2020. 36]
- 178 Rawdah T N, Zamil El-Faer M, Koreish S A. Fatty acid composition of the meat and fat of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *Meat Sci*, 1994, 37: 149–155

Characteristics, development, and evaluation of adipose tissues of beef cattle and mutton sheep

JIANG ZongYou, YU JinYan, TANG GaoJian, SHI YingZi & WANG Bo

State Key Laboratory of Animal Nutrition, College of Animal Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Adipose tissue is the main energy storage site of animals and an important endocrine organ that regulates whole-body energy homeostasis. To ruminant animals, adipose tissues are related to cold resistance, immunity, reproductive capacity, meat quality, feed conversion, and some other important productive and survival traits. According to their locations, fat tissues are classified as subcutaneous fat, visceral fat, intermuscular fat, intramuscular fat, and bone fat. Fat tissues can also be classified as white fat and brown fat according to the type of adipocytes. While the development of white fat has been extensively studied, the knowledge about brown fat tissues in beef cattle and mutton sheep is limited. Identification methods and evaluation standards have been established for white fat but not for brown fat. To provide useful information for animal production and health, here we discussed the development and characteristics of different adipose depots of beef cattle as well as mutton sheep, and we also discussed the methodology to identify and evaluate these fat tissues.

ruminant animals, adipose tissue, development, evaluation methodology

doi: [10.1360/SSV-2022-0286](https://doi.org/10.1360/SSV-2022-0286)