



影响肉牛大理石花纹形成的主要因素

马 桢, 闫向民*

(新疆畜牧科学院畜牧研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘 要: 决定大理石花纹水平的肌内脂肪(IMF)含量是影响牛肉感官质量(包括嫩度、多汁性、风味和颜色)的重要因素之一。肉牛体内 IMF 的形成始于受孕后 6 个月左右,并在动物的一生中持续增长。大理石花纹的沉积受到品种、遗传、营养和管理(包括去势、断奶年龄)等多方面因素的影响。本文综述了肉牛大理石花纹沉积的主要影响因素,为品种选择以及在肉牛生长发育过程中有效调整饲料、优化营养、因地制宜改善管理提高牛肉品质提供有效依据。

关键词: 肉牛;大理石花纹;肌内脂肪

中图分类号: S823

文献标识码: A

文章编号: 1001-9111(2023)04-0051-06

动物体内,脂肪通常以四种形式贮存:内脏脂肪、皮下脂肪、肌间脂肪和肌内脂肪(IMF)。IMF 在肉类行业中被称为大理石花纹,与肉的感官特性(主要包括多汁性、颜色、嫩度和味道)呈正相关^[1]。牛的大理石花纹主要是通过 IMF 细胞增生和肥大而积累的。Harris 指出在胎儿和新生儿阶段的 IMF 细胞增生尤为重要,它是后期的 IMF 细胞向肥大发展的基础。肌内脂肪细胞可以在肉牛的育肥后期可以继续生长,而其他脂肪细胞的生长可能减缓或基本停止^[2]。大理石花纹评分(MS)被认为是划分牛肉质量等级的关键标准之一。肉牛的 IMF 沉积受到品种、遗传、营养、管理等多方因素的复杂影响。因此,了解影响 IMF 沉积的因素,对于有效提高牛肉大理石花纹水平至关重要。

1 品种

肉牛的 IMF 沉积与品种遗传有很大关系^[2-3]。和牛背最长肌(LM)的 IMF 含量最高约为 31.8% ~ 37.8%^[4],韩牛 LM 的 IMF 为 13.3% ~ 19.7%^[5],秦川牛 LM 的 IMF 为 3.4% ~ 8.3%^[6],海福特 LM 的 IMF 为 8.3%^[2],安格斯 LM 的 IMF 为 6.5% ~ 7.5%^[7-8],均高于婆罗门和内洛尔 LM 的 IMF 含量 1.9% ~ 3.4%^[2]。安格斯、比利时蓝牛、夏洛莱、海

福特、利木赞、帕特奈兹牛、萨莱尔牛、西门塔尔的 IMF 含量也各不相同^[9]。

品种间 IMF 沉积的差异可能是由于肝脏能量代谢和脂肪酸(FA)合成的差异,以及调控基因的表达造成的。当食物被摄入吸收,营养物质就会运输至肝脏进行能量转化和其他前体物质的生成,消化后进入肝细胞的 FA 则用于脂质的生物合成,脂质既可以转运到肌肉和脂肪组织,也可以储存在肝脏中。Zhang X 等^[10](2022)表明较高的 IMF 含量与较高的饱和脂肪酸(SFA)和单不饱和脂肪酸(MUFA)含量相关,而多不饱和脂肪酸(PUFA)含量略有不同。FA 代谢中这种可能的遗传变异主要是由于 PUFA 优先结合到与细胞膜相关的磷脂中,而 SFA 和 MUFA 主要包含在三酰甘油组分中。当比较日本和牛与安格斯的 IMF 沉积时,Duarte 等^[11]观察到和牛的 MS 的改善与早期(ZFP423)和晚期成脂标记物(PPAR γ 和 C/EBP α)的 mRNA 表达上调有关。同样,Martins 等^[12]观察到安格斯牛 LM 中较高水平的 PPAR γ 导致了比内洛尔牛更高的 IMF 含量。这些研究表明,高大理石花纹的牛品种骨骼肌中可能含有更多可以促进 IMF 表达的调控因子。

个体的遗传潜力也能显著影响其积累 IMF 的能力。在胎儿发育的某些阶段,脂肪生成与肌生成

收稿日期:2022-06-01 修回日期:2022-06-10

基金项目:自治区科技重大专项(2022A02001-1);新疆褐牛联合育种及群体改良项目(2023XJHN)

作者简介:马桢(1986—),女,新疆塔城人,博士,副研究员,研究方向:肉牛遗传育种。

* 通讯作者:闫向民(1979—),男,新疆奇台人,博士,研究员,硕士生导师,研究方向:肉牛遗传育种与繁殖。

同时发生。此外,具有高大理石花纹潜力的动物表现出与脂肪生成相关的 mRNA 水平的上调,并且与肌纤维生成相关的 mRNA 水平降低。这解释了为什么在肌肉生长增强的牛中观察到低 MS。因此,进行父系选择对于提高牛肉中的大理石花纹十分重要^[2]。

此外,品种间 IMF 沉积差异也与其肠道微生物不同相关。肠道微生物群及其代谢物通过影响脂质代谢在 IMF 沉积中发挥重要作用^[13]。安格斯牛和中国西门塔尔牛的 IMF 不同,两个品种之间的肠道微生物群也存在显著差异,安格斯牛的物种、属和门的多样性和丰富度比中国西门塔尔牛更高^[14]。安格斯牛的厚壁菌/拟杆菌(F/B)比率较低为 0.65,而中国西门塔尔牛的 F/B 比率为 4.49。F/B 对于维持正常的肠道稳态很重要,F/B 增加常伴随肥胖表型^[15]。

2 性别与去势

性别会影响牛骨骼肌 IMF 含量。通常,相同饲养条件下的同一品种在相同的屠宰重、屠宰年龄,其公牛的 IMF 含量低于母牛和阉牛^[16]。因为 17 β -雌二醇和孕酮增加 GPDH 活性并降低脂蛋白脂酶(LPL)表达^[17]。孕酮上调固醇调节元件结合蛋白 1c(SREBP1c)基因的表达式为孕酮对脂肪组织的致脂作用提供了潜在的机制^[18]。雌激素及其受体(如雌激素受体 α 和 β (ER α 和 ER β)和 G 蛋白偶联雌激素受体 1(GPER1))在能量代谢途径(比如 FA 合成和 β 氧化)的调节中起关键作用^[19]。雌激素也通过循环脂肪因子(如脂联素和瘦素)参与脂肪沉积^[20]。Picard 等^[21]报道了母牛和阉牛之间磷酸三糖异构酶 1(TNNT1)丰度的差异可能是雌激素诱导的胰岛素敏感性的结果。Severino M 等^[22]证明小母牛肉中的 IMF 含量比去势小公牛(阉牛)更高。Zhang 等^[23]发现性别对秦川肉的 IMF 含量、脂肪酸组成和理化性质有影响,说明性激素可能影响牛肌内脂肪细胞的增生和肥大。Picard 等^[21]发现通过控制牛的性激素状态可以改变脂肪组织中的脂质代谢,Oh 等^[17]表明孕酮通过抑制甘油-3-磷酸脱氢酶(GPDH)活性(脂肪形成的生物标志物)来抑制牛肌内脂肪细胞的分化。孕酮和双氢孕酮通过雄激素受体介导发生作用^[24],睾丸激素也减少了脂联素(一种脂肪特异性分泌蛋白)的分泌^[25]。

去势通常可以增强脂肪生成和脂质积累,减少脂肪分解,促进 IMF 含量,显著改善某些品种牛的大理石花纹水平^[9, 26]。Yang 等^[27]得到钙敏感受体(CASR)在阉牛肝细胞中的表达水平显著高于公

牛,揭示牛肝细胞中 CASR 基因沉默显著抑制了三酰基甘油(TAG)的积累和极低密度脂蛋白(VLDL)的分泌减少,所以阉牛 IMF 含量高于公牛。类似研究发现秦川牛阉牛血清睾酮水平显著低于公牛,而 IMF 含量、血清总胆固醇(TC)、低密度脂蛋白胆固醇(LDL-C)和甘油三酯(TGs)显著高于公牛^[28]。去势显著增加了荷斯坦犍牛^[29]、秦川牛^[28]、内洛尔公牛^[30]的 IMF 含量。

去势时间也可能对大理石花纹水平有影响,但结论并不完全一致。部分研究认为早期去势会增加 MS,而晚期去势会降低 MS^[29];内洛尔公牛在断奶时就采取去势措施比它在 20 月龄时才去势具有更高的 MS^[30]。另有研究报道,荷斯坦牛 IMF 含量与去势年龄之间存在负相关^[29],韩牛去势年龄的差异不会显著影响 MS^[31],早期去势可能对产量等级有不利影响^[32]。

3 营养因素

3.1 大理石花纹的与胎儿阶段的营养水平相关

胚胎发育早期,所有的肌细胞、成纤维细胞和脂肪细胞都来源于相同的前体细胞^[33],中胚层起源的祖细胞分化,形成内皮细胞和间充质细胞,之后 MSCs 分化成成纤维细胞和脂肪细胞的前体^[34]。因而认为,肌肉纤维形成和肌内脂肪形成是一个竞争过程。所以,增加祖细胞的成脂分化、减少其成纤维分化可以增加牛肉的嫩度和 MS^[35]。胎儿阶段是祖细胞分化成肌肉、脂肪或结缔细胞的重要阶段^[33, 34],怀孕母牛营养不足和营养过剩都会显著影响后代的 IMF 生成^[2, 36]。许多研究一致认为,肌内脂肪细胞的数量和胎儿肌肉中脂肪生成增加之间存在正相关关系^[2, 4]。Zhang Y 等^[37]发现用高能饲料喂养怀孕母牛可以促进胎儿脂肪组织的发育,从而对后代的 IMF 沉积产生长期影响。孕早期母体营养不良会引起子宫内环境,从而改变发育中的胎儿正常发育,特别会对后代公牛生长及胴体、肉质性状产生长期不利影响^[38]。因此,在母牛怀孕期间通过制定良好营养规划以增强肌内脂肪生成、提高牛肉 IMF 含量是很有意义的^[33]。然而,也有部分研究结论表示胎儿营养状况对后代大理石花纹沉积的影响不大,前期这种营养不足的影响可以通过后期育肥追加营养而弥补^[39]。

3.2 饲料精粗比

有研究认为饲喂高营养水平饲料的肉牛比饲喂粗饲料的肉牛具有更高的 IMF 含量^[40-41]。育肥安格斯杂种牛时,Duckett 等^[42]观察到饲喂精料的肉牛比饲喂草料的肉牛有更高的 MS。此外,Hwang

等^[41]表明增加精料可以提高韩牛阉牛的 IMF 含量。给和牛阉牛在 4~10 月龄期间饲喂高营养水平饲料,待 31 月龄屠宰,其 LM 的 IMF 含量高于同期仅饲喂牧草的阉牛^[40]。Yamada 和 Nakanishi^[43]试验得到,饲喂精粗比高的饲料的肉牛,其皮下和肌内脂肪细胞中脂肪转录因子的表达更高,饲料精粗比对肉牛脂肪组织中的血管生成生长因子(VEGF 和 FGF-2)和脂肪转录因子(C/EBP β 、C/EBP α 和 PPAR γ)基因表达产生影响。这是由于饲喂精料更多的肉牛其肌内前脂肪细胞的分化受到刺激,影响血管生成和脂肪生成基因表达模式中的脂肪库特异性差异,进而表现出更高的 MS。Zhang H 等^[44]研究西门塔尔与本地黄牛杂交品种 LM 的 IMF 得到,日粮能量增加显著增加 IMF 含量。因为高膳食能量促进 IMF 沉积主要是通过下调垂体 GH 基因表达,降低血清 GH 浓度,增加 mRNA 的成脂基因水平、酶活性和蛋白表达,降低脂解基因的 mRNA、酶活性和蛋白表达水平^[44]。另外,有研究认为调控脂肪沉积的基因其表达潜力与饲喂高比例精料的时间相关^[45]。

也有研究持相反观点。韩牛日粮精粗比与 IMF 含量呈负相关^[46];在育肥期不同的全株大麦青贮与精料比的摄入量不会导致韩牛阉牛代谢率的显著差异^[47];用全株玉米饲喂的公牛其 LM 与饲喂破碎玉米加青贮饲料的公牛相比,二者 IMF 含量无显著差异^[45]。出现这样情况可能是因为,极高浓度的日粮降低了瘤胃的 pH 值,改变了瘤胃的微生物群和生物氢化途径,增加了“反 10, 顺 12-共轭亚油酸”(t10, c12-CLA),而不是“顺-9、反-11 共轭亚油酸”(CLA)的合成。t10, c12-CLA 会抑制 SREBP1c 和 PPAR γ 基因的表达^[45]。也有可能因为肌肉脂肪水平与 PUFA/SFA 比率成反比。随着肌肉脂肪的增加,SFA 和 MUFA 的增加速度快于 PUFA,导致 PUFA 的相对比例下降,从而降低 PUFA/SFA 的比例,牛肉中 IMF 和 PUFA/SFA 比率之间的强烈反比关系,随着 PUFA/SFA 比率从 0.7 下降到 0.1 ($R^2 = 0.85$),IMF 从 1% 增加到 4%。大部分肌肉多不饱和脂肪酸存在于磷脂中,只有少量存在于三酰基甘油中。PUFA/SFA 比率主要受遗传和整体胴体脂肪水平的影响,而受营养的影响要小得多^[48]。

3.3 维生素

3.3.1 维生素 A 维生素 A(视黄醇)对于刺激牛的主要生理功能和维持牛的健康视力很重要^[49]。视黄酸是维生素 A 的代谢产物,在前脂肪细胞定向分化和脂肪细胞分化中起主要作用,视黄酸也是脂肪细胞中 ZFP423 基因表达所必需的^[50]。

然而,也有研究认为脂肪细胞的增生在牛 14 个月龄后或在育肥期^[49],因而维生素 A 会减少脂肪细胞的增生从而限制 IMF 沉积。Berry 等发现维生素 A 影响脂肪细胞的分化,而不是影响脂肪积累。限制维生素 A 的摄入使安格斯阉牛 IMF 增加了 46%,大理石斑点总数增加且平均大理石斑点大小增加,说明维生素 A 影响大理石斑点的数量和其他属性的大理石斑点是由于增生,而不是肥大。Ohyama 等发现维生素 A 的加入减少了和牛前脂肪细胞的数量和 GPDH 的活性。同时,视黄酸会抑制 PPAR γ 和 C/EBP β 基因的表达^[50],在育肥期限制维生素 A 的使用,增加了安格斯牛以及和牛的大理石花纹水平。也有其它试验发现在韩牛^[49]、安格斯杂交牛、西门塔尔牛中限制维生素 A 的使用并没有造成 MS 的显著差异。

3.3.2 维生素 C 肉牛可以在肝脏中合成维生素 C,因此可以不给牛在饲料中额外添加维生素 C。然而,维生素 C 也对前脂肪细胞分化有促进作用,同时在胶原合成、氧化还原反应和不孕症治疗中起重要作用。在反刍动物中,膳食维生素 C 补充剂应受到瘤胃保护,因为常见形式的维生素 C 在瘤胃中容易降解。Jang 等发现当在饮食中补充饱和棕榈油包覆的维生素 C 时,韩牛牛肉的 MS 增加。同样,补充瘤胃保护维生素 C 可以改善和牛的 MS 和安格斯杂交牛。相反,Pogge 等认为添加过瘤胃维生素 C 对安格斯肉牛的 MS 没有显著影响。

3.3.3 维生素 D 维生素 D 是维持钙稳态的重要因素。Park 等^[2]指出维生素 D 通过直接抑制脂肪生成 PPAR γ 基因来抑制前脂肪细胞的分化,从而限制脂肪生成。维生素 D3 水平低的育肥场的牛比维生素 D3 水平高的育肥场的牛,其牛肉具有更高的 MS。也有报道,在饲料中补充维生素 D 并没有引起安格斯杂交阉牛 MS 的显著差异。

4 管理因素

4.1 断奶年龄

断奶日龄是影响 IMF 沉积的重要因素,早期断奶并饲喂高能量饲料可改善牛肉大理石花纹。Meyer 等对不同断奶日龄的安格斯阉牛进行研究,发现在 90 日龄断奶的牛比在 174 日龄断奶的牛在饲料转化率、平均日增重、热胴体重和脂肪沉积率方面都有更优的表现。另一项关于安格斯牛的研究,一组对小牛采取 105 日龄断奶且持续饲喂精粗比高的饲料 148 d,另一组在 253 d 断奶且与母亲一起放牧采食,发现前者群体的热胴体重量和 MS 比后者群体明显增加。对安格斯和安格斯×西门塔尔杂交

后代进行研究,早期断奶(141 日龄)饲喂高精料的小牛与正常断奶(222 日龄)饲喂粗饲料的小牛相比,IMF 含量增加^[45]。因为早期断奶且饲喂高能量饲料通过激活 PPAR γ 和 C/EBP α 基因刺激了早熟前脂肪细胞的分化和脂肪沉积。

4.2 屠宰年龄

不同屠宰年龄对 IMF 含量或 MS 的影响已在诸多牛品种中进行了评估,大多数研究认为 IMF 含量随着肉牛年龄的增加而增加。Li 等^[45]在研究不同屠宰年龄对延边黄牛成脂基因表达的影响时,观察到随着动物年龄的增加乙酰辅酶 A 羧化酶 1 (ACC1)、脂肪酸结合蛋白 4 (Fabp4)、脂蛋白脂肪酶 (LPL)、SREBP1 和 SCD 表达增加,而 FAS 和 PPAR γ 表达减少。Kwon KM 等研究得到,随着屠宰年龄从 25 个月增加到 28 ~ 29 个月,韩牛胴体重、眼肌面积、背膘厚、优质牛肉切块产量均增加,且在 28.23 个月和 29.83 个月(屠宰体重为 651 ~ 700 kg 和 701 ~ 750 kg)是最佳质量等级区间。和牛 LM 的 IMF 含量从 20 月龄时的 23.7% 增加到 30 月龄时的 41.1%;在 26 月龄屠宰荷斯坦-弗里斯兰公牛的 IMF 含量高于 20 月龄时屠宰的公牛。此外,还有荷斯坦牛^[29]、安格斯牛以及海福特牛、和牛 x 安格斯牛的杂交后代的 IMF 含量均随着屠宰年龄的增加而增加。

4.3 屠宰体重

许多研究一致认为,IMF 含量或 MS 与牛品种的屠宰重量呈正相关。当德国西门塔尔从 120 kg 增加到 400 kg 时,眼肉的 IMF 增加;当荷斯坦 x 利木赞公牛和阉牛的屠宰重量从 450 kg 增加到 600 kg 时,其 LM 的 IMF 含量显著增加;当韩牛从 650 kg 增加到 850 kg 时,MS 显著增高。在育肥的内洛尔小母牛中,MS 与屠宰重量呈正相关。安格斯牛、海福特牛也有类似研究报告。

延长育肥期可以为动物提供更长时间以形成高水平的大理石花纹。然而,一旦动物达到一定的屠宰年龄和体重,其饲料效率就会降低,因为肌肉增长速度就会减缓。并且,过长增加育肥期会导致肉牛背部脂肪厚度增加^[2];同时增加内脏和皮下脂肪沉积,增加饲料和劳动力成本,这不仅影响肉品产量等级,而且降低畜体质量和经济效益。Gotoh 等估计,LM 的 IMF 含量每增加 1%,和牛的皮下脂肪就会增加 3.0 kg、荷斯坦牛增加 4.3 kg、安格斯牛增加 7.9 kg、比利时蓝牛增加 10.7 kg。因此,只建议对那些具有高大大理石花纹遗传潜力的肉牛适当延长育肥期,并综合考虑屠宰年龄、屠宰体重、饲料报酬、劳动力成本、胴体价格等诸多因素,以获得最佳生产利

润。

5 结论

牛脂肪细胞的形成和发育始于胚胎早期发育阶段,胎儿和新生儿阶段的 IMF 细胞增生是后期 IMF 细胞向肥大发展的基础,后期 IMF 中脂质细胞变肥大比初期细胞数量方面的增加更有意义,这为肉牛的脂肪沉积奠定基础。同时,营养水平、管理方式、屠宰年龄等均与 MS 相关;此外,极端天气、降雨量以及光周期对肉牛胴体重、屠宰年龄产生影响,从而影响脂肪沉积。本文通过综述影响肉牛脂肪生成的各项因素,有助于生产人员针对性地对具有高大大理石花纹潜力的肉牛进行育肥,并在其生长发育过程中通过调整饲料、优化营养、根据养殖条件因地制宜实施管理,从而提高牛肉品质。

参考文献:

- [1] STEWART S, GARDNER G, MCGILCHRIST P, et al. , Prediction of consumer palatability in beef using visual marbling scores and chemical intramuscular fat percentage [J]. *Meat Science*, 2021, 181: 108 322-108 330.
- [2] PARK S J, BEAK S-H, KIM S Y, et al. , Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle—A review [J]. *Asian-Australas J Animal Science*, 2018, 31 (7): 1043-1050.
- [3] ZHANG H, XIA H, JIANG H, et al. , Longissimus dorsi muscle transcriptomic analysis of Yunling and Chinese simmental cattle differing in intramuscular fat content and fatty acid composition [J]. *Genome*, 2018, 61(8): 549-558.
- [4] YAMADA T, KAMIYA MHIGUCHI M J A S J, Fat depot - specific effects of body fat distribution and adipocyte size on intramuscular fat accumulation in Wagyu cattle. [J] *Animal Science*. 2020, 91(1): 13 449-13 545.
- [5] BEAK S-H, PARK S J, FASSAH D M, et al. , Relationships among carcass traits, auction price, and image analysis traits of marbling characteristics in Korean cattle beef [J]. *Meat science*, 2021, 171: 108 268-108 275
- [6] LI Y, WANG M, LI Q, et al. , Transcriptome profiling of longissimus lumborum in Holstein bulls and steers with different beef qualities [J]. *PLoS One*, 2020, 15(6): e0235 218.
- [7] LIU X, MOFFITT-HEMMER N, DEAVILA J, et al. , Wagyu - Angus cross improves meat tenderness compared to Angus cattle but unaffected by mild protein restriction during late gestation [J]. *Animal*. 2021, 15(2): 100 144-100 154.
- [8] 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]. *Meat and Muscle Biology*, 2019, 97(6): 2450-2459.
- [9] 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 [J]. *Foods*,

- 2019,8(5): 173-180.
- [10] ZHANG X, LIU C, KONG Y, et al. , Effects of intramuscular fat on meat quality and its regulation mechanism in Tan sheep[J]. *Frontiers*, 2022,9: 237-245.
- [11] DUARTE M, PAULINO P, DAS A, et al. , Enhancement of adipogenesis and fibrogenesis in skeletal muscle of Wagyu compared with Angus cattle[J]. *Animal Science*, 2013,91(6): 2938-2946.
- [12] MARTINS T S, SANGLARD L M, SILVA W, et al. , Molecular factors underlying the deposition of intramuscular fat and collagen in skeletal muscle of Nellore and Angus cattle[J]. *PLoS One*, 2015,10(10): e0139943.
- [13] SCHOELER M, CAESAR R J R I EDISORDERS M, Dietary lipids, gut microbiota and lipid metabolism[J]. *Reviews in Endocrine and Metabolic Disorders*, 2019,20(4): 461-472.
- [14] ZHENG Y, CHEN J, WANG X, et al. , Metagenomic and Transcriptomic Analyses Reveal the Differences and Associations Between the Gut Microbiome and Muscular Genes in Angus and Chinese Simmental Cattle[J]. *Front Microbiology*, 2022,13: 434-440.
- [15] STOJANOV S, BERLEC A, TRUKELJ B J M, The influence of probiotics on the firmicutes/bacteroidetes ratio in the treatment of obesity and inflammatory bowel disease[J]. *Microorganisms*, 2020,8(11): 1715.
- [16] POGORZELSKA-PRZYBY EK P, NOGALSKI Z, SOBCZUK-SZUL M, et al. , The effect of gender status on the growth performance, carcass and meat quality traits of young crossbred Holstein-Friesian × Limousin cattle[J]. *Animal Bioscience*, 2021,34(5): 914.
- [17] OH Y S, CHO S B, BAEK K H, et al. , Effects of testosterone, 17 β -estradiol, and progesterone on the differentiation of bovine intramuscular adipocytes[J]. *Asian-australasian Journal of Animal Sciences*, 2005,18(11): 1 589-1 593.
- [18] LACASA D L, LE LIEPVRE X, FERRE P, et al. , Progesterone stimulates adipocyte determination and differentiation 1/sterol regulatory element-binding protein 1c gene expression: potential mechanism for the lipogenic effect of progesterone in adipose tissue[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2001,276(15): 11 512-11 516.
- [19] XU YLÓPEZ M, Central regulation of energy metabolism by estrogens[J]. *Molecular metabolism*, 2018,15: 104-115.
- [20] WYSKIDA K, FRANIK G, WIKAREK T, et al. , The levels of adipokines in relation to hormonal changes during the menstrual cycle in young, normal-weight women[J]. *Endocrine Connections*, 2017,6(8): 892-900.
- [21] PICARD B, GAGAOUA M, AL JAMMAS M, et al. , Beef tenderness and intramuscular fat proteomic biomarkers: Effect of gender and rearing practices[J]. *Journal of proteomics*, 2019,200: 1-10.
- [22] SEVERINO M, GAGAOUA M, BALDASSINI W, et al. , Proteomics Unveils Post-Mortem Changes in Beef Muscle Proteins and Provides Insight into Variations in Meat Quality Traits of Crossbred Young Steers and Heifers Raised in Feedlot[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022,23(20): 12 259.
- [23] ZHANG Y Y, ZAN L-S, WANG H-B, et al. , Effect of sex on meat quality characteristics of Qinchuan cattle[J]. *African journal of biotechnology*, 2010,9(28): 4 504-4 509.
- [24] SINGH R, ARTAZA J N, TAYLOR W E, et al. , Androgens stimulate myogenic differentiation and inhibit adipogenesis in C3H 10T1/2 pluripotent cells through an androgen receptor-mediated pathway[J]. *Endocrinology*, 2003,144(11): 5 081-5 088.
- [25] BAHARUN A, SAID S, ARIFANTINI R I, et al. , Correlation between age, testosterone and adiponectin concentrations, and sperm abnormalities in Simmental bulls[J]. *Veterinary World*, 2021,14(8): 2 124.
- [26] PARK S J, KANG H J, NA S, et al. , Differential expression of extracellular matrix and integrin genes in the longissimus thoracis between bulls and steers and their association with intramuscular fat contents[J]. *Meat Science*, 2018,136: 35-43.
- [27] YANG W, TANG K, WANG Y, et al. , MiR-27a-5p increases steer fat deposition partly by targeting calcium-sensing receptor (CASR)[J]. *Scientific reports*, 2018,8(1): 1-9.
- [28] ZHANG Y-Y, WANG H-B, WANG Y-N, et al. , Transcriptome analysis of mRNA and microRNAs in intramuscular fat tissues of castrated and intact male Chinese Qinchuan cattle[J]. *PLoS One*, 2017,12(10): e0185 961.
- [29] MARTI S, REALINI C, BACH A, et al. , Effect of castration and slaughter age on performance, carcass, and meat quality traits of Holstein calves fed a high-concentrate diet[J]. *Journal of Animal Science*, 2013,91(3): 1 129-1 140.
- [30] ANARUMA R, REIS L, DE FELÍCIO P, et al. , Castration age and growth, meat production and meat quality of Nellore male cattle[J]. *Animal Production Science*, 2020,60(5): 725-731.
- [31] HONG H, BAATAR DHWANG S-G, The difference of castration timing of Korean Hanwoo bulls does not significantly affect the carcass characteristics[J]. *Journal of Animal Science and Technology*. 2021,63(2): 426.
- [32] CHUNG K Y, LEE S H, CHO S H, et al. , Current situation and future prospects for beef production in South Korea—A review[J]. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2018,31(7): 951.
- [33] DU M, WANG B, FU X, et al. , Fetal programming in meat production[J]. *Meat science*, 2015. 109: 40-47.
- [34] DU M, HUANG Y, DAS A, et al. , Manipulating mesenchymal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle[J]. *Journal of Animal Science*. 2013,91(3): 1 419-1 427.
- [35] DU M, FORD S PZHU M-J, Optimizing livestock production efficiency through maternal nutritional management and fetal developmental programming[J]. *Animal Frontiers*, 2017,7(3): 5-11.
- [36] GREENWOOD P LBELL A W, Developmental programming and growth of livestock tissues for meat production[J]. *Veterinary Clinics; Food Animal Practice*, 2019,35(2): 303-319.
- [37] ZHANG Y, OTOMARU K, OSHIMA K, et al. , Effects of low and high levels of maternal nutrition consumed for the entirety of gestation on the development of muscle, adipose tissue, bone, and the organs of Wagyu cattle fetuses[J]. *Animal Science Journal*, 2021,92(1): e13600.

- [38] NOYA A, RIPOLL G, CASASÚS I, et al. , Long-term effects of early maternal undernutrition on the growth, physiological profiles, carcass and meat quality of male beef offspring[J]. Research in Veterinary Science, 2022, 142: 1-11.
- [39] RAMÍREZ M, TESTA L M, VALIENTE S L, et al. , Maternal energy status during late gestation: Effects on growth performance, carcass characteristics and meat quality of steers progeny [J]. Meat Science, 2020, 164: 108095.
- [40] KHOUNSAKNALATH S, ETOH K, SAKUMA K, et al. , Effects of early high nutrition related to metabolic imprinting events on growth, carcass characteristics, and meat quality of grass-fed Wagyu (Japanese Black cattle) [J]. Journal of Animal Science, 2021, 99(6): skab123.
- [41] HWANG Y-HJOO S-T, Fatty acid profiles, meat quality, and sensory palatability of grain-fed and grass-fed beef from Hanwoo, American, and Australian crossbred cattle[J]. Korean Journal for Food Science of Animal Resources, 2017, 37(2): 153-157.
- [42] DUCKETT S, NEEL J, LEWIS R M, et al. , Effects of forage species or concentrate finishing on animal performance, carcass and meat quality[J]. Journal of Animal Science, 2013, 91(3): 1 454-1 467.
- [43] YAMADA TNAKANISHI N, Effects of the roughage/concentrate ratio on the expression of angiogenic growth factors in adipose tissue of fattening Wagyu steers[J]. Meat science, 2012, 90(3): 807-813.
- [44] ZHANG H, XIA H, JIANG H, et al. , Longissimus dorsi muscle transcriptomic analysis of Yunling and Chinese simmental cattle differing in intramuscular fat content and fatty acid composition [J]. Genome, 2018, 61(8): 549-558.
- [45] LI X Z, YAN C, GAO Q S, et al. , Adipogenic/lipogenic gene expression and fatty acid composition in chuck, loin, and round muscles in response to grain feeding of Yanbian Yellow cattle [J]. Journal of Animal Science, 2018, 96(7): 2 698-2 709.
- [46] KU M J, MAMUAD L, NAM K C, et al. , The effects of total mixed ration feeding with high roughage content on growth performance, carcass characteristics, and meat quality of Hanwoo steers[J]. Food Science of Animal Resources, 2021, 41(1): 45-52.
- [47] YANG S H, KIM W H, KANG S-N, et al. , A comparison of rice straw and whole-crop barley (Hordeum vulgare L.) silage supplements on performance and carcass characteristics of Hanwoo (Bos taurus coreanae) steers[J]. Applied Sciences, 2020, 10(21): 7 725-7 730.
- [48] MWANGI F W, BLIGNAUT D J, CHARMLEY E, et al. , Lipid metabolism, carcass characteristics and Longissimus dorsi muscle fatty acid composition of tropical crossbred beef cattle in response to Desmanthus spp. forage backgrounding [J]. Metabolites, 2021, 11(12): 804-811.
- [49] PENG D Q, SMITH S BLEE H G, Vitamin A regulates intramuscular adipose tissue and muscle development: promoting high-quality beef production[J]. Journal of Animal Science and Biotechnology, 2021, 12(1): 1-10.
- [50] WANG B, YANG Q, HARRIS C L, et al. , Nutrigenomic regulation of adipose tissue development—role of retinoic acid: a review[J]. Meat science, 2016, 120: 100-106.

The Main Regulatory Factors Affecting the Formation of Marbling in Beef Cattle

MA Zhen, YAN Xiangmin *

(Institute of animal husbandry, Xinjiang Academy of Animal Husbandry, Xinjiang Urumqi 830011, China)

Abstract: The amount of intramuscular fat (IMF) that determines marbling levels is considered to be one of the important factors affecting the sensory quality of beef, including tenderness, juiciness, flavor, and color. The formation of IMF in cattle begins about 6 months after conception and continues to grow throughout the animal's lifetime. The accumulation of marbling is influenced by a variety of factors such as breeds, genetics, nutrition, and management (including castration, and weaning age). This paper reviews the main influencing factors of beef cattle marbling deposition, which provides an effective basis for breed selection, effective adjustment of feed, optimization of nutrition, improvement of management according to local conditions, and improvement of beef quality during the growth and development of beef cattle.

Key words: beef cattle, ms, imf