

LK

黑龙江科技出版社

ZHU ROUZHI XINGZHUANG HOXUAN JIYIN YICHUAN FENXI

猪肉质性状 候选基因遗传分析

杨秀芹 著

黑龙江科学技术出版社

猪肉质性状候选基因遗传分析

杨秀芹 著

黑龙江科学技术出版社

图书在版编目 (C I P) 数据

猪肉质性状候选基因遗传分析 / 杨秀芹著. ——哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2010.12
ISBN 978-7-5388-6535-6

I. ①猪… II. ①杨… III. ①猪肉—品质②猪肉—基因—遗传 IV. ①TS251.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 240268 号

责任编辑: 刘佳琪

封面设计: 刘洋

猪肉质性状候选基因遗传分析

ZHUROUZHIXINGZHUANGHOXUANJIYINYICHUANFENXI

杨秀芹 著

出 版 黑龙江科学技术出版社

(150001 哈尔滨市南岗区建设街 41 号)

电话 (0451) 53642106 电传 53642143 (发行部)

印 刷 哈尔滨天兴速达印务有限责任公司

发 行 全国新华书店

开 本 787×1092 1/16

印 张 11.625

字 数 180 000

版 次 2010 年 12 月第 1 版·2010 年 12 月第 1 次印刷

印 数 1-1 000

书 号 ISBN 978-7-5388-6535-6/S·777

定 价 36.80 元

前 言

随着人们消费水平的提高和猪育种技术的进步,尤其是分子遗传学和猪基因组计划的进展,在 20 世纪 90 年代后期,肉质这一常规手段难以选择的性状也纳入到育种目标之中,并且占到越来越重要的地位。大部分肉质性状的遗传力中等偏低,直接选择难以取得较好的效果。以标记辅助选择、标记辅助渗入等技术为主的分子育种在这些育种目标的实现中,发挥着重要的作用。分子育种的前提是对候选基因的序列、表达特性、遗传变异有全面的研究和掌握,并通过相关性分析寻找分子标记。因此,本书以肉质性状候选基因的遗传分析为主要内容,希望能为这一育种目标的实施提供一些基础材料。

笔者多年来一直从事猪遗传育种的科研工作,现将近几年的研究工作进行整理、总结和撰写。在编写过程中,参考了大量的国内外相关研究内容的文献资料,由于篇幅有限,不能一一列出,在此特向原作者表示深深的敬意和衷心的感谢!

在本书原稿的准备过程中,许多人提出了建设性的意见、给予了无私的帮助,使得本书得以顺利出版,在此对他们不计名利、无私奉献的高尚品德致以崇高的敬意!

由于笔者水平有限,撰写统稿过程中难免存在疏漏和不妥之处,恳切希望广大读者、专家批评指正,提出宝贵意见和建议。

杨秀芹

2010.10

目 录

1 肉质性状研究进展	1
1.1 肉质的相关指标及评定标准	1
1.1.1 肉色	1
1.1.2 pH	2
1.1.3 系水力	2
1.1.4 肌肉脂肪	3
1.1.5 嫩度	3
1.1.6 典型异常肉	3
1.2 肉质的影响因素	4
1.2.1 品种对肉质的影响	4
1.2.2 主效基因对肉质的影响	5
1.2.3 肌纤维特性对肉质的影响	6
1.2.4 营养对肉质的影响	9
1.2.5 矿物质对肉质的影响	12
1.2.6 维生素对肉质的影响	15
1.2.7 饲养管理因素对肉质的影响	16
2 肉质性状候选基因研究进展	17
2.1 钙蛋白酶家族	18
2.1.1 μ -calpain 和 m-calpain	18
2.1.2 钙蛋白酶家族的其他成员	24
2.1.3 钙蛋白酶抑制蛋白	28
2.1.4 钙蛋白酶激活蛋白	30
2.1.5 钙蛋白酶家族在肉质嫩化中的作用	31
2.2 与肌纤维特性有关的候选基因	33
2.2.1 MyoD 家族	33
2.2.2 myostatin 基因	37
2.3 与能量代谢、脂肪沉积有关的候选基因	38
2.3.1 MCRs 家族	38
2.3.2 ACSL4 基因	40
2.3.3 LPL 基因	41
2.3.4 FABP 家族	42
2.3.5 ob 基因及其产物	44
2.3.6 PPAR 基因	46
2.4 与风味有关的候选基因——AMPD1 基因	48

3 钙蛋白酶家族基因遗传分析.....	50
3.1 材料与方法.....	50
3.1.1 实验动物组织样.....	50
3.1.2 主要仪器设备.....	50
3.1.3 主要药品和酶.....	51
3.1.4 缓冲液及主要溶液的配制.....	51
3.1.5 耳组织样 DNA 的提取与检测.....	52
3.1.6 组织样总 RNA 的提取与检测.....	53
3.1.7 引物设计与合成.....	54
3.1.8 猪 <i>CAPN7</i> 、 <i>CAPN10</i> 基因 cDNA 的克隆.....	59
3.1.9 猪 <i>CAPN1</i> 、 <i>CAPN3</i> 、 <i>CAPN7</i> 基因组 DNA 部分片段的克隆.....	65
3.1.10 半定量 RT-PCR 分析.....	66
3.1.11 竞争性 RT-PCR 分析.....	67
3.1.12 PCR-SSCP 检测.....	67
3.1.13 PCR-RFLP 分析.....	70
3.1.14 基因多态性统计方法.....	70
3.1.15 生物信息学分析.....	71
3.2 结果与分析.....	72
3.2.1 克隆与序列分析.....	72
3.2.2 表达特性分析.....	92
3.2.3 遗传多样性分析.....	104
3.3 讨论.....	116
3.3.1 克隆.....	116
3.3.2 <i>CAPN</i> 基因的半定量 RT-PCR 分析.....	118
3.3.3 <i>CAPN10</i> 两个变异剪接体的竞争性 RT-PCR 分析.....	121
3.3.4 野猪 <i>CAPN1</i> 、 <i>CAPN7</i> 、 <i>CAPN10</i> 基因的表达谱分析.....	122
3.3.5 猪 <i>CAPNs</i> 基因的 SNP 检测及种间分布规律.....	122
3.3.6 关于取样、RNA 提取和反转录反应.....	126
3.4 结论.....	127
4 肉质性状其他 5 个候选基因遗传分析.....	129
4.1 材料与方法.....	129
4.1.1 实验动物组织样.....	129
4.1.2 主要仪器设备.....	129
4.1.3 主要药品和酶.....	129
4.1.4 缓冲液及主要溶液的配制.....	129
4.1.5 耳组织样 DNA 的提取与检测.....	129
4.1.6 总 RNA 的提取与检测.....	129

4.1.7 引物设计与合成.....	130
4.1.8 cDNA 克隆	132
4.1.9 基因组 DNA 克隆.....	133
4.1.10 半定量 RT-PCR 分析.....	133
4.1.11 PCR-SSCP 分析	133
4.1.12 PCR-RFLP 分析	133
4.2 结果与分析.....	133
4.2.1 猪 <i>AMPD1</i> 基因的遗传分析.....	133
4.2.2 猪 <i>MC3R</i> 基因的遗传分析.....	142
4.2.3 猪 <i>MC4R</i> 基因的遗传分析.....	146
4.2.4 猪 <i>ACSL4</i> 基因的遗传分析.....	148
4.2.5 猪 <i>LPL</i> 基因的遗传分析.....	152
4.3 讨论.....	154
4.3.1 猪 <i>AMPD1</i> 基因的遗传分析	154
4.3.2 猪 <i>MCRs</i> 基因的多态性分析.....	155
4.3.3 猪 <i>ACSL4</i> 基因的多态性分析.....	156
4.3.4 猪 <i>LPL</i> 基因的多态性分析.....	157
4.4 结论.....	157
参考文献.....	159

1. 肉质性状研究进展

肉质，即肉的品质，为复合性状，可以根据肉品的一些理化特性来进行衡量，这些特性可以概括为感官品质特性、加工品质特性、营养价值、卫生质量或安全特性等（Hoffmann, 1994）。其中，感官品质是猪肉对人的视觉、嗅觉、味觉和触觉等感觉器官的刺激，直接决定着消费者对肉品的可接受性，常用肉色、嫩度、风味、多汁性、大理石纹等指标进行评定；加工品质是指肉品是否适合进一步加工的性质，这一性质主要取决于屠宰后的处理，包括系水力、pH（ pH_1 、 pH_u ）和肉电导率等。营养价值包括肉的化学组成和适合人类食用的特性，主要指肉的化学成分；卫生质量或安全特性则指不存在有害微生物及药物残留等。

1.1 肉质的相关指标及评定标准

在猪的育种中，度量肉质特性的指标主要包括：肉色、系水力、pH、滴水损失、熟肉率、嫩度、风味、多汁性、大理石纹、肌内脂肪含量、肌纤维特性（直径、密度、面积比等）以及肉品中干物质、蛋白质和脂肪酸的组成等等。陈润生根据现代肉类科学的研究成果、食用品质及选择指标在猪育种中的经济重要性，并考虑到中国猪肉质特性及与国际通用指标接轨的需要，建议以国际通用的区分生理正常与异常猪肉三项指标（肉色、pH 和系水力）和能突出反映中国地方猪种质特性的两项指标（肌内脂肪和嫩度）作为现阶段我国猪肉质性状育种的首选指标。

1.1.1 肉色

肉色由肌肉中的肌红蛋白和血红蛋白含量决定，并受光线反射和氧化作用的影响。肌红蛋白为色素的主要成分，在肌肉中的含量越高，肉色越深。肌红蛋白原本为紫色，存在于正常无污染的肉中；切割后，与氧气结合生成氧合肌红蛋白，为鲜红色，这是消费者喜爱的颜色；若放置过久，肌红蛋白被氧化成高铁肌红蛋白，为褐色。有些肉经切割后，表面仍呈紫色，称暗色肉，属不正常肉。此外，肉色还受到光线反射的影响。当光线照射到猪肉表面时，一部分被反射回来，一部分被肌球蛋白吸收而呈色，被反射的光线越多，肌肉越苍白。PSE 肉表面水分渗出较多且肌纤维收缩，大部分照射到肌肉表面的光线被反射回来，出现肉色苍白，即使肌红蛋白含量高也不能改变这一状况；DFD 肉系水力高，且由于肌肉表面干燥，肌肉内所含的大量水分使肌原纤维膨胀，可吸收大部分光线，因此呈现暗紫色或深黑色。

肉色反映了肌肉生理、生化和微生物学的变化，是人们最直接的感观印象，消费者可以很容易地用视觉鉴别肉色，从而由表及里地判断肉质，决定是否购买。肉色虽与肉

的嫩度、风味、多汁性等肉质指标没有直接联系，但有研究表明，肉色与 pH、大理石纹及肌苷酸含量呈显著或极显著正相关，与失水率及滴水损失呈极显著负相关（张克英等，2002）。肉色通常采用比色板法进行评定，正常的肉色评分为 3~4 分，灰白色（PSE 肉）的评分为 1 分，轻度灰白色肉为 2 分，暗紫色（DFD 肉）为 5 分。比色板法属主管评定法，不同人员的评定结果容易产生差异，目前，国外多采用色差仪来检测肉色，数据精确度高、客观性强。

1.1.2 pH

pH 是在肉质评定中最广泛应用的指标，宰后肌肉 pH 的下降速度和程度直接影响着肉质。下降速度过快会产生 PSE 肉，下降的程度可影响肌肉颜色、系水力、煮后损失和耐贮性，下降程度过大会产生酸肉。

猪屠宰后，肌肉主要依靠肌糖元氧化酵解提供能量，在此过程中产生的乳酸由于失去了血液的转运作用，在肌肉中不断积累，使肌肉 pH 降低（肌肉酸化）。肌肉的终点 pH 取决于乳酸浓度和糖原含量。宰后 pH 降低是一个动态变化过程，故用 pH_1 、 pH_u 两个值来评定。 pH_1 是宰后 45~60 min 以内的测定值， pH_u 是宰后 24 h 的测定值。良好肉质的 pH_1 为 6.0~6.6， pH_u 为 5.3~5.7。通常认为 PSE 肉的 pH_1 低于 5.9~6.1，酸肉 pH_u 低于 5.4~5.5，而 DFD 肉 pH_u 高于 6.0~6.2。

正常的肉质，pH 越高，意味着酸性越小，而酸性是造成肉色变浅、肉质松软和腐烂的重要因素，所以要尽量提高宰后肉的 pH。屠宰后畜体的迅速冷藏是提高 pH 的有效措施，屠宰前的处理也会对 pH 产生一定的影响。屠宰应激会使动物高度兴奋和狂躁，糖原酵解加强，产生过量乳酸，使肌肉 pH 大幅下降；而屠宰前长时间的绝食和肌肉运动，会使肌肉中糖原耗竭而几乎不产生乳酸，pH 较高。

1.1.3 系水力

系水力是离体肌肉在特定的条件下（如加压、切碎、加热、冷冻等），在一定时间内保持其原有水分的能力。系水力直接关系到肉色、嫩度、风味、营养价值及组织状态等食品品质和深加工特性。系水力高，肉表现为多汁、鲜嫩和表面干爽；系水力低，则肉表面水分渗出，可溶性营养成分和风味损失严重，肌肉干硬，肉质下降。系水力受到肌肉 pH、空间效应、脂类氧化程度等因素的影响。

系水力测定可采用快速滤纸法、滴水损失法、烹饪损失法、拿破率法和压力法进行测定。目前主要采用滴水损失法和压力法进行测定。滴水损失是常用的间接反映系水力的指标，系水力越大，滴水损失越小，良好肉质的滴水损失不应超过 3%。

1.1.4 肌内脂肪

肌内脂肪影响猪肉的嫩度、系水力和风味。肌内脂肪含量越高，肉质越细嫩；并且导致系水力增强、滴水损失降低，肌肉味美多汁；同时分布均匀的脂肪组织使结缔组织失去了弹性，肌肉易于咀嚼和分离。若肌内脂肪含量过少则会导致口感不佳。正常情况下，肉的嫩度随着肌内脂肪含量的增加，呈现从劣质到中等水平的明显改善。一般认为，肌内脂肪含量 3.0%~4.0%为理想值，2.0%~2.9%为较理想值，1.5%~2.0%为尚可接受值，<1.5%为较低值，对于个别中国地方猪种，肌内脂肪含量超过 4.0%也属理想值范畴。

1.1.5 嫩度

嫩度是口感的首要物理指标，是猪肉质地和蛋白质结构特性的反映。嫩度与肌肉中肌纤维的类型及其组合比例、结缔组织的含量及其中胶原蛋白的种类和交联程度、肌内脂肪的含量和分布、蛋白降解酶的含量和活性密切相关。

猪在屠宰后肌肉（muscle）和脂肪组织经过一系列变化过程转化成肉（meat），肉的嫩度也会随之发生相应的变化。尸僵是肌肉转化为肉的第一步，该过程的生化特点是肌肉内的能源物质逐步耗尽，肌肉酸化。在尸僵前，肌原纤维处于松弛状态，肉质较嫩；尸僵出现时，肌动蛋白和肌球蛋白发生不可逆结合，形成肌动球蛋白，肌肉变得僵硬粗糙、伸展性消失，嫩度大大下降；在随后的嫩化过程中，在蛋白降解酶的作用下，肌原纤维碎裂，肉的嫩度又可恢复到屠宰时的水平。位于肌质中的钙激活蛋白酶（Calpains, CAPN）和位于溶酶体的组织蛋白酶（Cathepsins），都可以促进肌肉蛋白质（包括结缔组织蛋白）水解，肌原纤维碎裂。

肌肉嫩化的速度取决于动物种类和肌肉贮藏温度与时间，常见畜禽肉的嫩化速度从小到大依次为牛肉、羊肉、猪肉、鸡肉。高温可加速嫩化，但容易使肌肉发生变性。研究表明，温度每增加 10℃，一定时间内的嫩度可提高一倍。在 1℃条件下，猪肉达到最大嫩度的 80%所需的贮藏时间为 4.2 d。嫩度的评定方法主要有主观评定和客观评定两种。主观评定通常采用口感品尝来评定。客观评定采用嫩度计等仪器进行测定。也可将肉样制成切片后在显微镜下测定肌纤维直径和密度等指标进行辅助判定。

1.1.6 典型异常肉

劣质肉通常有三种：PSE（pale, soft and exudative）肉、DFD（dark, firm and dry）肉和酸肉。PSE 肉的特点是肉色灰白、肉质松软、表面潮湿或有水分渗出，主要是各种原因导致肌肉细胞间质中存在过多的自由水，表现出外观苍白、质地松软和渗出等特性。作鲜肉消费时，由于外观不好、熟肉率低而不受欢迎。DFD 肉的特点是肉色暗红、质地坚硬和表面干燥，主要是由于屠宰时肌肉中能量过低，肌糖原枯竭，肉不能发生正常酸

化,屠宰后肌肉中 pH 仍保持较高的水平,蛋白质变性程度低,水分渗出太少形成的,由于 DFD 含糖原水平高,较长期保存时容易变质。酸肉是指 pH_u 低于正常肉,是由于屠宰后肌肉内糖原酵解能力加强,乳酸大量堆积造成的。酸肉易发生在汉普夏纯种或含汉普夏血统的杂种猪中,这种肉在腌制、烹调、加工时损失较大。我国猪肉以热鲜肉形态消费为主,所以 PSE 肉对养猪生产者、屠宰商和猪肉零售商的危害最大。

目前的研究表明 PSE 肉受常染色体上主效基因 (HAL^N 和 HALⁿ) 影响,HALⁿ/HALⁿ 隐性纯合体个体宰后肌肉明显表现为 PSE 肉;酸肉受常染色体主效基因 (RN 和 m) 影响,RN/RN 纯合体和 RN/m 杂合体个体宰后肌肉明显表现为酸肉;DFD 肉则认为由环境因素的影响,例如长途运输、宰前绝食和长时间的肌肉运动等,而不受遗传因素的影响。肌肉的 pH、颜色和系水力是国际上通用的区分生理正常与异常猪肉 (PSE 肉和 DFD 肉) 的三项指标。

1.2 肉质的影响因素

和其他性状一样,肉质也受到遗传和环境因素的共同作用,品种、饲料、营养、饲养方式、屠宰前运输和加工等都能对肉质产生影响,其中遗传和环境中的营养、屠宰及加工因素的作用最为明显。

1.2.1 品种对肉质的影响

国内学者长期研究和生产实践表明,中国本地猪种肉质好于杂种猪,杂种猪好于引进的纯种猪,在引进猪种中,杜洛克较好,长白、约克夏猪次之,皮特兰猪较差。欧洲的研究表明,杜洛克、汉普夏等有色品种猪比大白、长白等白色品种猪肌内脂肪含量高,肉质好。其中,杜洛克最明显,肌内脂肪含量高达 4.29%,并且产生异常肉,如 PSE 肉和 DFD 肉的比率很低。英国肉类与家畜委员会的杂交实验表明,杂种猪中杜洛克的血缘每增加 25%,鲜肉肉质就有较大幅度提高,随着杜洛克血缘的不断增加,肉质不断改善。巴克夏猪的肉口味最好,剪切力最低,被用于生产高品质的猪肉以满足特殊市场,如出口日本。

肉质的品种差异取决于肌内脂肪含量、肌纤维特性等因素。与引进猪种相比,中国地方猪种肌纤维细、肌内脂肪含量高,肉质鲜嫩多汁,具有更好的口感。法国学者研究了大白猪和含 50% 梅山血液的梅山 × 大白杂交猪的肉质,发现后者肌内脂肪含量、嫩度、风味、多汁性都明显优于前者。我国学者 (刘宗华, 2002) 用小梅山猪与引进猪种进行的杂交实验也表明,梅山猪肌肉颜色、pH、肌内脂肪含量和肌纤维直径均优于“一洋一本”二元杂交猪 (小梅山 × 约克夏)、显著优于“二洋一本”三元杂交猪 (长白猪 × (小梅山 × 约克夏)), 表现为随着国外猪种血缘比例的增加,肌肉品质呈现下降的趋势。董振超等 (2001) 研究表明芦台猪和定县猪的肌纤维直径、脂肪组织含量都优于大白猪。李良华等 (2009) 的研究表明,梅山猪的肌内脂肪含量极显著地高于大白猪及梅山 × 大

白猪的 F1 代 ($P<0.01$)，系水力显著高于大白猪及其杂交后代 ($P<0.05$)，光反射肉色值显著低于大白猪 ($P<0.05$)。

1.2.2 主效基因对肉质的影响

肉质性状的遗传基础非常复杂，目前已经鉴定了很多候选基因和数量性状位点，但是，只有氟烷基因和酸肉基因对猪肉品质的影响已经确定，并且通过对这两个基因的早期选择能够有效地控制 PSE 肉和酸肉的发生，降低生产成本。这两个基因都通过影响屠体糖原酵解，对屠宰后猪肉 pH 下降的速度与最终下降的程度产生影响。

1.2.2.1 氟烷基因

氟烷基因又称应激敏感基因，是由钙离子通道兰尼啶受体基因 (RYR1) 隐性突变产生的，该突变位于 RYR1 cDNA 1843 bp 处 (C→T)，为错义突变，导致了编码蛋白质的功能改变。带有该基因的猪易发生猪应激综合征；屠宰后，氟烷基因能够造成糖酵解速度加快、猪肉 pH 迅速下降，肌肉酸度在猪肉温度仍维持较高时迅速增加，导致劣质 PSE 肉的产生。Christian 等 (1995) 研究表明，氟烷基因阳性纯合子猪产生 PSE 肉的比例高达 80% 以上，杂合子猪产生劣质肉的比例达到 36.8%，均显著高于不含有氟烷基因的阴性纯合子个体 (发生率为 22.5%)。氟烷基因的发生与品种密切相关，大约克中氟烷基因发生的频率为 10% 左右；长白猪约为 20% (有的品系，如德系、比利时系长白猪的发生频率为 80%~85%)，杜洛克约为 2%，比利时皮特兰猪为 85%~100%；而我国地方猪种不含氟烷基因或频率极低。国外商品猪群，氟烷基因阳性纯合子的比率约为 0.3%，杂合子比率高达 15% 左右。

1.2.2.2 酸肉基因

酸肉基因又称 RN 基因 (redement napole, RN)，是猪 15 号染色体 (15q25) 上的显性突变基因，对肉的品质存在严重的负效应，是影响猪肉品质性状的一个主效基因。该基因携带者的肉最终 pH 较低，酸度大；系水力较差，滴水损失增加，肉色苍白；多汁性较差，口感不好；烹调损失大，猪肉腌制和加工后出肉量明显降低。

汉普夏猪及其与皮特兰、大白、长白猪的杂交后代中存在着 RN 基因，法国的研究者推断，杂种猪中的 RN 基因可能是由汉普夏亲本传递下来的。后来的研究证明，RN 基因在汉普夏中存在较高的频率，在瑞典纯种汉普夏猪中的频率为 0.614，在美国纯种汉普夏猪种的频率为 0.63，长白和大白猪 RN 基因的频率均低于 5%。到目前为止，我国地方猪种未见有 RN 基因存在的报道。

1.2.3 肌纤维特性对肉质的影响

1.2.3.1 肌肉的组织结构

肌纤维（肌细胞）是构成肌肉的基本单位，每条肌纤维由细胞膜、肌浆、细胞核及肌原纤维组成。肌原纤维是构成肌纤维的主要成分，约占肌纤维的 70%，内含参与肌肉收缩的两种蛋白质——肌球蛋白和肌动蛋白。肌浆约占肌细胞的 30%，内含大量的水溶性蛋白质、酶、糖原和 ATP。肌纤维的长度为若干厘米，但直径仅为几十微米，30~80 条肌纤维组成肉眼可见的肌束，在肌肉中呈纵向排列。

在肌束和肌纤维之间存在着结缔组织和脂肪组织。结缔组织由胶原纤维组成，胶原蛋白是构成胶原纤维的基本单位。在体内，胶原蛋白分子内和分子间存在着大量的交联结构和纵向的彼此交叠，胶原蛋白规律性的聚合并共价交联就形成了胶原微纤维，胶原微纤维再进一步共价交联形成胶原纤维。脂肪组织的数量和分布不同，使肌肉呈现不同程度的大理石纹。

1.2.3.2 肌纤维类型

根据所含的酶系及其活性特点，肌纤维可分为红肌纤维、白肌纤维和中间型纤维 3 种类型。红肌纤维以有氧代谢为特点，含有较多的线粒体和细胞色素、有氧代谢酶系（如细胞色素氧化酶、琥珀酸脱氢酶）活性很高，浆膜中红色的肌球蛋白含量高，外观呈红色。白肌纤维以厌氧代谢（酵解）为特点，含有较多的糖原，糖原起始降解所必需的 ATP 酶和磷酸化酶活性很高，细胞色素和肌球蛋白等有色物质含量均较少，外观呈白色。中间型纤维同时具有有氧代谢和酵解代谢的能力，所含酶系活性居于红、白肌纤维之间，外观呈粉红色。

根据肌肉的收缩功能，肌纤维可分为 I 型（慢速收缩纤维）和 II 型（快速收缩纤维）两种。根据所含有氧代谢或厌氧代谢酶系活性的相对大小，II 型纤维又可分为 IIa 型（快速氧化型）、IIb 型（快速酵解型）和 IIx 型（中间型）。I 型纤维以有氧代谢为主，与肌纤维收缩强度有关的 ATP 酶活性低，收缩慢而持久。II 型纤维的 ATP 酶系活性高，收缩快而短。其中，IIb 型纤维以酵解代谢为主，IIa 型可通过糖酵解或有氧氧化两种途径供能，IIx 型纤维收缩特性和代谢特性介于 IIa 与 IIb 型之间（杨晓静和赵茹茜，2005）。红肌纤维多为 I 型纤维，而白肌纤维多为 II 型纤维。

1.2.3.3 肌纤维特性的影响因素

品种（品系）、年龄、性别、肌肉部位、生理活性、营养状况、集约化选育等都会

对肌纤维特性产生影响。

1. 品种

肌纤维具有较高的遗传力，故品种或品系，即遗传因素是决定肌纤维直径和肌纤维密度等性状的首要因素（Staun, 1972）。许振英等（1985）的研究表明本地猪的肌纤维直径较改良品种猪细 16%，单位面积密度大 30%，即本地猪肉丝致密。在体重为 75~90 kg 时，我国地方猪种肌纤维直径在 44~57 μm ，引进瘦肉品种猪肌纤维直径在 54~72 μm 。吴德等（2003）研究表明含不同比例梅山猪血缘（1/8、1/4、3/8、1/2）的杂种猪的肌纤维直径和横截面积均显著低于杜大杂种猪，高于梅山猪。梅山猪与大白猪相比，相同部位肌肉中具有较高比例的氧化性纤维。杨明升等（2002）对不同生长阶段的八眉猪和长白猪的肌纤维特性研究表明，在初生阶段，两品种猪的肌纤维组成无显著差异；但屠宰期，八眉猪的红肌纤维比例显著高于长白猪，白肌纤维比例则显著低于长白猪。曾勇庆等（1990）和孙玉民研究发现，无论是背最长肌还是股二头肌，莱芜猪的肌纤维直径都比大约克夏、长白、汉普夏和杜洛克猪相应部位肌肉的肌纤维直径细。杨晓静和赵茹茜（2005）对大白猪和二花脸猪背最长肌肌纤维类型发育规律的研究表明，肌纤维类型组成在两品种间存在显著差异：在 90 日龄后的快速生长期，二花脸猪氧化型肌纤维（包括 I 型和 IIa 型）的比例显著高于大白猪；大白猪酵解型肌纤维 IIb 的含量增加迅速，90~180 日龄时显著高于二花脸猪。朱砾（2001）研究发现，长白与约克夏猪的杂交后代肌纤维面积的杂种优势率为 5.00%，而长白与荣昌猪杂交后代的肌纤维面积表现出极强的杂种优势，高达 12.63%。

2. 生长阶段

肌纤维类型组成及特性具有明显的发育性变化规律。同一血缘的猪随体重增加，肌纤维直径和横截面积逐渐增加，肌纤维面积随体重变化的累积生长曲线呈线性。屠宰体重小，肌纤维直径较小。肌纤维类型组成也可以随着生长发育发生转化。在猪的生长过程中，红肌纤维比例不断增高，白肌纤维比例不断降低。刘艳芬等（1996）对不同生长阶段八眉猪、长白猪的肌纤维类型研究发现，两品种猪的肌纤维类型组成及变化规律是相似的：初生时都是以白肌纤维比例高，红肌纤维比例低，随着年龄的增长，白肌纤维不断转化为红肌纤维，白肌纤维比例逐渐减少，红肌纤维比例逐渐增加。二花脸猪、长白猪×二花猪和长白猪肌纤维的转化率都随着日龄的增长而下降，转化高峰发生在初生到 10 周龄这一阶段，其中以初生到 2 周龄转化率最高，10 周龄后，肌纤维类型转化基本停止，各类型肌纤维在肌肉中所占比例趋于稳定（胡来根等，1990）。在背最长肌和股中间肌中，白肌纤维的比例从初生到 8 周龄逐渐减少，红肌纤维的比例逐渐增加，8 周龄以后转化率降低，但白肌纤维的比例要始终大于红肌纤维。中间型纤维的比例也随着生长阶段的不同而变化着：从初生到 4 周龄未发生明显变化，4~8 周龄间发生实质性的减少，这种减少可能是由于白肌纤维向中间型纤维的转化率小于中间型纤维向红肌纤维的转化率。

3. 肌肉部位

不同部位肌肉的差异主要反映为肌纤维直径、肌纤维类型及其组合比例、结缔组织含量的差异。活动量少的部位（如胸肌、背最长肌）的肌肉，肌纤维直径和横截面积较

小,肌纤维较细,刘寿春(2005)通过对动物不同部位腿部肌肉和背部肌肉的研究得出了相似的结论。郑永静(2008)研究指出小尾寒羊背最长肌肌纤维直径最小,平均为 26.09 μm ,分别比臂三头肌肌纤维直径和股二头肌肌纤维直径细 3.70 μm 和 2.80 μm 。出生时,腓肠肌中的肌纤维横截面积最大,背最长肌中最小;出生后,背最长肌中肌纤维横截面积增加最快,腓肠肌中增加最慢(Lawrie, 1985)。猪的眼肌约含 6%的红肌纤维、82%的白肌纤维和 12%的中间型纤维;而内收肌则有 21%的红肌纤维、67%的白肌纤维和 12%的中间型纤维(Warriss, 2000)。在 8~16 周龄期间斜方肌肌肉中白肌纤维与红肌纤维的比例大致相等,但股中间肌中红肌纤维的纤维比例要远远高于白肌纤维。

4. 性别

性别也是影响肌纤维特性的一个重要因素。通过对不同生长阶段长白×荣昌杂种猪肌纤维横截面积的研究发现(朱蛰等, 2002; 赵应安等, 2003), 母猪的肌纤维发育较早,在发育的早期(25~50 kg 体重),母猪的肌纤维生长速度明显高于公猪,且比公猪早达到生长高峰。在 50 kg 体重时,母猪的肌纤维横截面积显著大于公猪($P<0.05$)。但在 50~80 kg 阶段,母猪肌纤维生长强度大幅度下降,公猪却仍然维持了较高的水平,其肌纤维横截面积最终超过了母猪。

5. 营养因素

营养水平对肌纤维面积的生长发育有一定影响。朱砺等(2002)和赵应安等(2003)研究表明,良好的营养能保证肌纤维始终维持较高的生长强度,在猪只生长发育的各年龄段,高营养条件下的肌纤维直径、横截面积都比低营养条件下的大。但荣昌猪中此趋势则正好相反,这可能是本地猪与外地猪种间在耐粗饲能力方面的差异造成。

1.2.3.4 肌纤维特性对肉质的影响

肌纤维的组织学特征是肉质性状形成的物质基础,其组成与分布直接影响着猪肉的 pH、肉色、嫩度、风味、多汁性、系水力等各项肉质指标。

1. 对 pH 的影响

宰后肌肉中糖原酵解产生的乳酸、ATP 分解产生的磷酸是导致 pH 降低的物质基础,这些因素均与肌纤维类型相关。快速酵解型(II B 型)纤维中的糖原含量和 ATP 酶活性都显著高于氧化型纤维(I 型、II a 型),故当 II b 型纤维在肌肉中所占比例大时,会使肌肉中乳酸和磷酸迅速积聚,导致 pH 大幅下降,甚至产生 PSE 肉。呼红梅等人通过对莱芜猪和杜洛克猪的研究表明:氧化型纤维的表达量与 pH 呈显著正相关($P<0.05$),肌肉中,氧化型纤维所占的比例高, pH 高。Larzul 等对大白猪背最长肌的研究结果表明,快速酵解型肌纤维比例的增加会加大宰后 pH 降低的速度和程度,并最终导致肌肉颜色的下降和滴水损失的增加。

2. 对肉色的影响

猪肉的肉色主要受肌红蛋白数量和状态的影响。氧化型肌纤维(I 型、II a 型)中肌红蛋白的含量高,快速酵解型肌纤维(II b 型)中肌红蛋白的含量低。所以,肌肉肉

色与氧化型肌纤维比例成正相关，与酵解型肌纤维比例成负相关。陈宽等通过对鸡肉研究证实当氧化型肌纤维所占比例较高时，肌肉颜色鲜红，肉色评分高；当Ⅱb型肌纤维所占比例高时，肌肉颜色则显得苍白，肉色评分较低。

3. 对嫩度的影响

肌纤维特性是影响肌肉嫩度的重要因素，肌纤维直径、肌节长度、肌纤维密度、肌纤维横切面积、肌纤维类型及其在肌肉中所占的比例等均与嫩度有很大的关系，一般认为肌束内肌纤维越细，数量越多，密度越大，肉质越好；红肌纤维比例越高，肉质也越好；肌节长度越长，肌肉越嫩；此外，肌原纤维的状态对肉质也产生一定的影响，肌原纤维收缩程度低，处于舒张状态时，嫩度好；收缩的肌原纤维被蛋白降解酶降解后，肌肉的嫩度也会变好。

氧化型肌纤维（Ⅰ型和Ⅱa型）直径较细，快速酵解型纤维（Ⅱb型）直径较粗，因此，Ⅰ型纤维比例少或Ⅱb型纤维比例多的肌肉，剪切力大，嫩度差。Nam等人在对杜洛克猪肉的研究中证实了这一点。我国学者研究发现，肌纤维越细、密度越大，其肌肉脂肪的沉积量越多，肌肉嫩度越细嫩。随着肌纤维直径的增大，肌肉嫩度相应降低（沈元新和徐继初，1984；王亚鸣和刘龙芳，1994；张先锋等，2006）。曾勇庆和王亚鸣等研究认为我国肉质优良的中国地方猪种比大约克夏、长白、汉普夏和杜洛克猪相应部位肌肉的肌纤维直径细。陈润生等（1985）认为肌纤维直径小、脂肪细胞多而分布面积广是本地猪肌肉系水力强、口感细嫩多汁和肉味香浓的主要原因。

4. 结缔组织与嫩度

肌肉中结缔组织含量以及结缔组织中的胶原蛋白种类和交联程度是影响肉嫩度的重要因素。结缔组织含量越多，肌肉越韧，但在水中长时间加热后，由于胶原蛋白变得柔软，结缔组织多的肉反而比结缔组织少的肉更嫩。肌肉胶原蛋白可分为盐溶性和酸溶性两类。盐溶性胶原蛋白交联结构少，溶解性高，酸溶性胶原蛋白的交联程度高，溶解性差，因此，盐溶性胶原蛋白的含量与肉的嫩度呈正相关，酸溶性胶原蛋白的含量与肉的嫩度呈负相关。胶原蛋白中最重要的交联反应是赖氨酸分子在赖氨酰氧化酶作用下，氧化脱氨形成醛基，与另一赖氨酸分子的氨基缩合形成醛亚羟键（ $\text{CH}=\text{N}-\text{CH}_2$ ），这种分子间的交联作用使胶原蛋白具有必要的韧性和强度。很明显，交联程度越高，胶原蛋白的不可溶性和热稳定性越高，肉的嫩度越差。

随年龄的增长，胶原蛋白总量保持不变，但其交联结构更加稳定，并且盐溶性胶原蛋白的比例下降，酸溶性胶原蛋白比例增加。因而，肌肉就更粗糙，嫩度更低。能量水平对胶原蛋白总量的影响很小，但可显著影响盐溶性和酸溶性胶原蛋白的比例及胶原蛋白的交联程度（McClain et al., 1997; Hunt, et al., 1982）。Aberle等（1981）发现低能饲料降低了牛肉胶原蛋白的溶解性，牛肉嫩度下降。刘凤民，李同树等（2003）研究得出，肌肉结缔组织含量越少肉越细嫩，含量越多则肉越粗老。

1.2.4 营养对肉质的影响

营养因素包括日粮能量水平、脂肪水平和质量、蛋白质和氨基酸水平、维生素添加

剂、矿物质添加剂等，他们都能对猪肉品质产生一定程度的影响。目前，营养和肉质的相关研究主要为定性研究，定量规律尚不清楚。一般来说，高营养水平可提高肌间脂肪含量，但可能降低肌肉水分和系水力；低营养水平可增加肌肉含水量，降低滴水损失。欧秀琼等（2000）研究表明长白猪在低营养水平条件下肉质最好，高营养水平及中营养水平条件下肉质稍差；而荣昌猪在高营养水平下大理石纹评分/肌间脂肪含量显著高于中水平猪只。

1.2.4.1 能量

能量水平直接影响肌肉中蛋白质与脂肪的比例和猪肉的 pH。高能饲料有利于脂肪沉积和提高脂肪酶活性。当能量维持在需要水平时，肌肉中蛋白质含量随着采食量的增加而线性增加，脂肪含量降低（Pettigrew et al., 2001）。提高日粮能量水平可以加快猪的生长速度，但会造成肌内蛋白沉积受阻，未被利用的能量以脂肪形式沉积于肌内、肌间及脂肪组织中（张克英，2002）。日粮能量水平直接影响活体猪肌肉糖原贮存量，从而影响宰后 pH。能量水平越高，糖原贮存量越高，宰后肌肉中 pH 下降速度越快，甚至会产生 PSE 肉（Schaefer et al., 1995）。能量水平对肌肉中胶原蛋白总量的影响很小，但可显著影响盐溶性和酸溶性胶原蛋白的比例及胶原蛋白的交联程度，从而影响肉质的嫩度（Meclaine et al., 1997）。

Lee 等研究结果表明饲喂低能日粮的猪有更低的滴水损失和更浅的肉色。Wood 等（1996）报道猪胴体脂肪含量随着日摄入代谢能浓度的提高而提高。Ellis 等（1996）发现眼肌面积随着代谢能浓度提高而增大。Lebret 等（2001）研究表明饲粮能量和日摄入能量对嫩度都有影响。Rosenvold 等（2001）研究表明，宰前饲喂高纤维、高脂肪和低可消化糖类的饲粮，可控制能量获取，降低肌肉糖原贮存量，实现宰后 45 min 猪肉温度与滴水损失，改善肉质。陈代文等（2002）研究发现，能量水平显著影响背膘厚、肌肉水分含量、肌内脂肪含量和失水率，对胶原蛋白含量、肌纤维面积和肉色评分无显著影响。与高水平相比，饲喂低能量水平日粮的猪只背膘厚、肌内脂肪含量和失水率明显降低，肌肉水分含量提高。Matthews 等（2003）报道反映嫩度的剪切力值随着能量从 13.38 MJ/kg 上升到 14.21 MJ/kg 而下降，但能量浓度对肥育猪的眼肌 pH、肉色和肉的坚实程度没有影响。周勤飞（2006）在研究中发现，随着能量从 12.99 MJ/kg 上升到 14.57 MJ/kg，胴体脂肪含量提高，但当能量提高到 15.07 MJ/kg 时，眼肌面积下降。以上研究都说明饲粮能量水平对肉质产生一定的影响，但也有些研究存在着不同的报道。Leheska 等（2002）报道高能量日粮对屠宰后胴体温度的变化、半膜肌和眼肌的 pH 下降没有影响。Myer 等（1992）等研究表明饲粮能量水平对猪肉大理石纹评分和肌间脂肪含量没有影响。

1.2.4.2 蛋白质和氨基酸

日粮蛋白质水平主要影响肌内脂肪沉积和嫩度。饲喂高蛋白水平饲粮的猪胴体脂肪