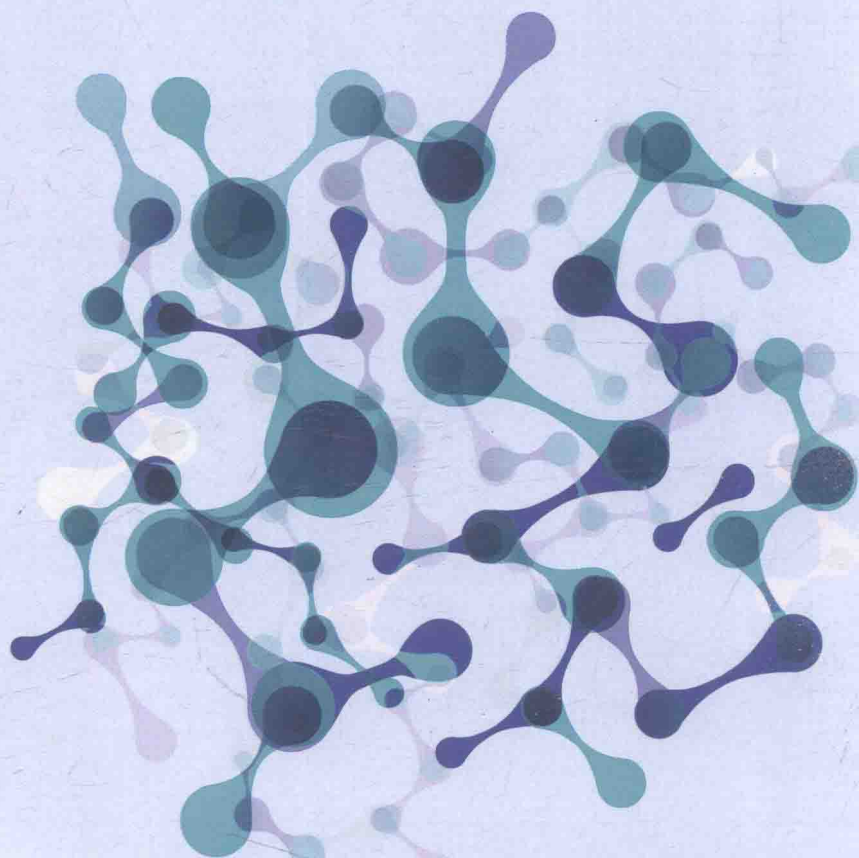


动物脂肪性状的 分子调控机制

杨广礼 / 编著

Dongwu Zhifang
Xingzhuang de
Fenzi Tiaokong Jizhi



中国环境出版社

动物脂肪性状的分子调控机制

杨广礼 编著



中国环境出版社·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

动物脂肪性状的分子调控机制/杨广礼编著. —北京: 中国环境出版社, 2017.9

ISBN 978-7-5111-3297-0

I. ①动… II. ①杨… III. ①动物—脂肪组织—分子—调控 IV. ①Q95

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 197608 号

出 版 人 王新程
责任编辑 张维平
责任校对 尹 芳
封面设计 宋 瑞

出版发行 中国环境出版社
(100062 北京市东城区广渠门内大街 16 号)
网 址: <http://www.cesp.com.cn>
电子邮箱: bjgl@cesp.com.cn
联系电话: 010-67112765 (编辑管理部)
发行热线: 010-67125803, 010-67113405 (传真)

印 刷 北京中献拓方科技发展有限公司
经 销 各地新华书店
版 次 2017 年 9 月第 1 版
印 次 2017 年 9 月第 1 次印刷
开 本 787×1092 1/16
印 张 14.25
字 数 300 千字
定 价 58.00 元

【版权所有。未经许可, 请勿翻印、转载, 违者必究。】

如有缺页、破损、倒装等印装质量问题, 请寄回本社更换

前 言

肥胖是 21 世纪现代社会健康不良的主要原因之一，它影响着全世界 20%~25% 的人口，也可以引起或加剧各种健康问题，并且通常与许多其他疾病相关，包括 2 型糖尿病、冠心病和某些类型的癌症。而动物作为肥胖研究的最好模型，它的研究可以为人类肥胖流行性疾病治疗提供最佳的解决方案。而要对农业动物进行高效持续的改良和利用，就必须科学地阐明其重要经济性状形成的分子遗传机制。

动物机体通过多组织器官的协同作用，调控脂质的摄取、合成、转运、分解与输出等多个过程，以维持脂代谢稳态。脂代谢研究领域的一个重要问题是生物体在细胞、组织和整体水平，如何感受营养、信号、应激以及活性代谢中间产物和衍生物的动态变化，进而对脂质代谢网络实施选择性地开启或关闭、对脂质代谢的关键节点和限速酶进行前馈或反馈调控的脂质代谢调控。脂质代谢是动物维持脂代谢平衡的关键环节，其失衡可导致多种代谢性疾病。脂代谢的调控错综复杂，包含了细胞对营养、信号分子和应激的感应通路、脂质代谢网络的动态变化。目前，了解动物脂肪的组成、形成、功能以及基因如何影响动物脂肪沉积的分子机理，可能有助于对未来的肥胖问题的挑战和机遇奠定基础。

多年来，对于这一领域的研究人员来说，在理解神经系统的作用方面取得了重大进展，特别是中枢神经系统（下丘脑细胞核）在调节能量平衡方面的作用方面取得了重大进展，已经有几种不同的神经元途径、神经递质和激素确定为调节喂养行为和体重的主要参与者，并且这些被认为具有很大的治疗肥胖和脂肪沉积的潜力。再者是对动物脂肪沉积基因组学知识的了解，基因功能的研究，基因功能的调节和下游关系，包括与最广泛意义上的环境相互作用。虽然深入了解动

物脂肪沉积的机理有一定的局限性,以便对现有状况和实际进展情况进行合理的探究。

本书简要介绍了该领域近期的发展,包括动物脂肪的组成、动物脂肪组织与血液循环、动物脂肪代谢与调控、脂肪形成的动力学机制、动物脂肪细胞前体、动物能量稳态调控、动物白色脂肪、动物棕色脂肪和猪的脂肪沉积等内容。这些内容分别从动物的脂肪沉积、脂肪转变的生理学,功能基因组学等调控脂肪性状形成和遗传的分子机制,系统地阐述了动物脂肪沉积性状的遗传调控机制。

希望本书的出版能为我国动物表型复杂性状研究领域发展和壮大做出更大的贡献。

杨广礼

2017年7月

目 录

第 1 章 动物脂肪的组成	1
1.1 引言	1
1.2 动物脂肪组织和肌肉脂肪酸组成	1
1.3 甘油三酯和磷脂脂肪酸组成	3
1.4 脂肪含量对脂肪酸组成的影响	5
1.5 遗传影响脂肪酸组成	8
1.6 食物影响脂肪酸组成	10
1.7 脂肪和脂肪酸对肉质的影响	15
1.8 小结	20
参考文献	21
第 2 章 动物脂肪组织与血液微循环	26
2.1 引言	26
2.2 脂肪组织脉管系统生长和发育	27
2.3 脂肪组织中的血液流动	33
2.4 血流测量技术	35
2.5 血流调控规则	37
2.6 棕色脂肪组织的血液动力学	41
2.7 临床方面	42
2.8 小结	43
参考文献	44

第 3 章 动物脂肪代谢与调控	52
3.1 引言	52
3.2 中性脂肪	53
3.3 细胞的自吞噬和酸水解作用	59
3.4 脂质介导的信号作用	61
3.5 小结	67
参考文献	67
第 4 章 动物脂肪细胞形成的动力学机制	77
4.1 引言	77
4.2 动物脂肪细胞结构及形成机制	78
4.3 动物脂质生成的生理学作用	79
4.4 农业动物的脂质代谢作用	80
4.5 农业动物作为脂肪代谢研究动物模型的利用	83
4.6 小结	83
参考文献	84
第 5 章 脂肪细胞前体	88
5.1 引言	88
5.2 动物发育期的脂肪细胞数目	89
5.3 脂肪细胞数目在肥胖中的调节	91
5.4 体外脂肪生成	93
5.5 体内脂肪细胞前体	94
5.6 体内脂肪形成遗传学研究方法	96
5.7 白色脂肪组织发育起源	97
5.8 利用小鼠模型进行遗传操作的脂肪细胞前体细胞	99
5.9 米黄色脂肪细胞形成	100

5.10 小结	101
参考文献	102
 第 6 章 动物能量稳态调控	112
6.1 引言	112
6.2 下丘脑在摄食调节中的作用	112
6.3 下丘脑介导代谢的适应性	113
6.4 下丘脑通路控制能量平衡	113
6.5 外周营养相关信号和迷走神经输入影响下丘脑输出	114
6.6 弓状核对外周信号的整合	115
6.7 下丘脑信号转导	116
6.8 下丘脑神经元对能量通量的电生理学应答	119
6.9 下丘脑可塑性在能量平衡中的作用	119
6.10 能量平衡神经肽和神经传递素调节因子	120
6.11 脑干路径	125
6.12 认知和反馈路径	126
6.13 小结	126
参考文献	126
 第 7 章 动物白色脂肪组织	136
7.1 引言	136
7.2 脂肪组织器官的特性	137
7.3 增殖的控制	140
7.4 脂肪细胞大小的假设	148
7.5 小结	151
参考文献	151

第 8 章 动物棕色脂肪组织	162
8.1 引言	162
8.2 UCP1 介导棕色脂肪组织内适应性生热作用	163
8.3 产热作用脂肪细胞发育系	166
8.4 产热脂肪细胞发育和功能控制	169
8.5 棕色脂肪组织的研究意义	175
8.6 小结	179
参考文献	179
第 9 章 猪的脂肪沉积研究	190
9.1 引言	190
9.2 肉质和胴体组成性状	190
9.3 肉质性状和胴体组成的遗传特性	192
9.4 胴体组成和肉质性状间的遗传相关	193
9.5 QTL 定位	198
9.6 品种变异和重组	205
9.7 未来育种方向	208
参考文献	208

第 1 章 动物脂肪的组成

1.1 引言

动物脂肪总量是影响动物脂肪组织和肌肉组织中脂肪酸组成的主要因素，由此说明了脂肪酸组成影响着动物的肉质。本章对动物脂肪组织和肌肉组织中的脂肪酸组成，动物脂肪中的甘油三酯和磷脂的脂肪酸组成，动物脂肪含量对脂肪酸组成的影响，脂肪和脂肪酸对肉质的影响等研究成果进行总结。由此表明动物的脂肪组织和肌肉组织不同的脂肪酸组成对肉品质有不同影响。脂肪酸组成决定了肉质硬度/油性脂肪组织和肌肉的氧化稳定性，从而决定肉的风味和肉色。而维生素 E 是肉质所必需的一种营养素，其中多不饱和脂肪酸，具有稳定肉品质的重要作用，特别是在反刍动物中。随着社会经济的发展，许多国家中动物脂肪是消费者最不受欢迎的一类肉食产品，被认为是不健康的食品。然而，动物脂肪及其脂肪酸组成，无论是在脂肪组织或肌肉组织中，对于鉴定肉类品质都有很高的参考价值。另外，本章还对影响肉食产品品质的因素进行总结，尤其是动物脂肪沉积及脂肪酸的组成对肉品质的影响，不同动物类群的脂肪沉积及脂肪酸组成在肉制品中的作用。

1.2 动物脂肪组织和肌肉脂肪酸组成

猪、牛和羊的皮下脂肪组织和背最长肌内的脂肪组成、总脂肪酸含量有所不同 (Enser et al., 1996)。经检测表明，在没有附着皮下或肌内脂肪组织的情况下，来自背最长肌的总脂肪酸浓度比来自其他肌肉组织样品的检测浓度值要高。Enser 等 (1996) 检测肌肉和脂肪组织的主要目的是因为有人在食物摄取时，往往从脂肪上分离出肌肉，所以对其进行粗略解剖来研究。猪背最长肌的中心部分含有 1% 总脂质。这些数据表明，脂肪组织比肌肉组织含有更高的脂肪酸含量，但两者的脂肪酸组成大致相同。但是，重要物种之间存在显著的差异性。猪在脂肪和肌肉组织中，有比牛和羊更高比例的多不饱

和脂肪酸（PUFA）亚油酸（18:2*n*−6）。这项研究中两个组织中的脂肪酸比例相似，但大多数报告显示，猪的脂肪组织脂肪酸含量比肌肉组织的比例高（Teye et al., 2006a; 2006b）。亚油酸完全来源于饮食，它们通过猪的胃消化道时，没有改变；然后在小肠中被吸收，进入血液，并纳入组织中。反刍动物的脂肪酸，通过瘤胃微生物氢化作用，降解为单不饱和脂肪酸和饱和脂肪酸，在浓缩饲料（谷物和油籽）集中饲喂条件下，脂肪酸处于高水平，食物里面只有约 10% 的一小部分 18:2*n*−6 可纳入脂肪组织的脂质。绵羊和牛脂肪酸在肌肉中的含量比脂肪组织高。最重要的多不饱和脂肪酸还有α-亚麻酸（18:3*n*−3），这是目前许多浓缩饲料里面的主要成分，但比 18:2*n*−6 含量水平低。在猪体内，脂肪组织中α-亚麻酸比例高于肌肉组织。对反刍动物而言，这是来源于食物中一类重要的脂肪酸，饲草及其产品里面，脂肪酸的含量超过 50%。其次，高比例的饱和脂肪酸是瘤胃微生物降解的结果。Doreau 等（1994）研究发现，饲料中的 18:2*n*−3 在降解过程中是一个可变化的值（85%~100%），但是比 18:2*n*−6 的值要高（70%~95%），在反刍动物中，肌肉比脂肪组织的比例高，所以进入脂肪组织中的量也比较少。至于反刍动物中的肌肉和脂肪组织的 18:2*n*−6 含量，肌肉组织中的含量高于脂肪组织。

肌肉中包含更多的长链多不饱和脂肪酸（C20~C22），它们是由 18:2*n*−6 和 18:3*n*−3 通过Δ5 和Δ6 脱氢酶、延伸酶作用而形成。主要产物是类花生酸，包括花生四烯酸（20:4*n*−6）和二十碳五烯酸（EPA, 20:5*n*−3），且具有不同的代谢作用。猪具有将更多的 18:2*n*−6 脂肪酸纳入猪肌肉中，通过自身合成产生较高水平的 20:4*n*−6，并且与反刍动物相比。最终的结果是 *n*−6:*n*−3 多不饱和脂肪酸比反刍动物要高（表 1-1）。从营养学的角度来说，其比率小于 4，所以猪肌肉相对于反刍动物而言，更容易失衡（Scollan et al., 2006a）。另外，所有 PUFA 相比于饱和脂肪酸的比例（P:S）是非常高的，最大值是 0.4 或更高一点，相比于反刍动物，对猪和其他单胃动物更有利。反刍动物肌肉中这两个主要的多不饱和脂肪酸比例高于脂肪组织，而猪则相反（表 1-2）。

表 1-1 猪、羊和牛的脂肪和肌肉中脂肪酸组成和含量

	脂肪组织			肌肉组织		
	猪	羊	牛	猪	羊	牛
14:0	1.6 ^a	4.1 ^b	3.7 ^b	1.3 ^a	3.3 ^c	2.7 ^b
16:0	23.9 ^b	21.9 ^a	26.1 ^c	23.2 ^b	22.2 ^a	25.0 ^c
16:1 <i>cis</i>	2.4 ^a	2.4 ^a	6.2 ^b	2.7 ^b	2.2 ^a	4.5 ^c
18:0	12.8 ^a	22.6 ^b	12.2 ^a	12.2 ^a	18.1 ^c	13.4 ^b
18:1 <i>cis</i> −9	35.8 ^b	28.7 ^a	35.3 ^b	32.8 ^a	32.5 ^a	36.1 ^b
18:2 <i>n</i> −6	14.3 ^b	1.3 ^a	1.1 ^a	14.2 ^b	2.7 ^a	2.4 ^a
18:3 <i>n</i> −3	1.4 ^c	1.0 ^b	0.5 ^a	0.95 ^b	1.37 ^c	0.70 ^a
20:4 <i>n</i> −6	0.2	ND	ND	2.21 ^b	0.64 ^a	0.63 ^a

	脂肪组织			肌肉组织		
	猪	羊	牛	猪	羊	牛
20:5 $n-3$	ND	ND	ND	0.31 ^b	0.45 ^c	0.28 ^a
$n-6:n-3$	7.6	1.4	2.3	7.2	1.3	2.1
P:S	0.61	0.09	0.05	0.58	0.15	0.11
总值	65.3	70.6	70.0	2.2	4.9	3.8

注：同一列不同字母的上标表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
ND——未检出，全书同。

引自 Enser et al., 1996。

表 1-2 猪和羊皮下脂肪和背最长肌脂肪酸组成

	脂肪组织		肌肉组织	
	猪	羊	猪	羊
18:2 $n-6$	13.20	2.03	9.69	5.60
18:3 $n-3$	1.47	1.09	0.65	1.73

引自 Kouba et al., 2003, Wachira et al., 2002。

1.3 甘油三酯和磷脂脂肪酸组成

脂肪组织中的主要脂质类型是由甘油三酯或中性脂质构成（>90%）。在肌肉中，最显著的是磷脂，它具有更高的多不饱和脂肪酸含量，主要目的是作为细胞膜功能的重要组成部分。对来自猪、羊和牛的背最长肌的中性脂质和磷脂的脂肪酸组成研究见表 1-3（Wood et al., 2004; Demirel et al., 2004; Warren et al., 2008a）。这三项研究没有直接的可比性，因为每个物种的日粮饲喂存在差异，但在同一物种内具有相同的趋势。在所有三个物种内，油酸（18:1 $cis-9$ ）是肌肉中的主要脂肪酸，在中性脂质中更为突出。这种脂肪酸由硬脂酸（18:0）通过硬脂酰辅酶变性酶合成，如脂质合成酶。另外，18:2 $n-6$ 在磷脂中的含量比中性脂质更高。猪中 18:3 $n-3$ 的中性脂略高于磷脂，但在绵羊和牛中，磷脂比中性脂质的比例高。牛与羊对于 18:2 $n-6$ 、18:3 $n-3$ 和长链 $n-6$ 、 $n-3$ 多不饱和脂肪酸之间的差异见表 1-3，大部分主要原因是饲喂不同的浓缩饲料。对羊的研究中，干草（18:3 $n-3$ 高）形成 75%浓缩饲料，而在牛精料中含有高比例的全脂大豆粉，在 18:2 $n-6$ 中更高。然而，在现实研究中，我们可以经常看到绵羊个体中的磷脂多不饱和脂肪酸要比牛高。

表 1-3 猪、羊和牛背最长肌肉内中性脂质和磷脂脂肪酸组成

	脂肪组织			肌肉组织		
	猪	羊	牛	猪	羊	牛
14:0	1.6	3.0	2.7	0.3	0.4	0.2
16:0	23.8	25.6	27.4	16.6	15.0	14.6
16:1cis	2.6	2.2	3.5	0.8	1.5	0.8
18:0	15.6	13.6	15.5	12.1	10.4	11.0
18:1cis-9	36.2	43.8	35.2	9.4	22.1	15.8
18:2n-6	12.0	1.5	2.3	31.4	12.4	22.0
18:3n-3	1.0	1.2	0.3	0.6	4.6	0.7
20:4n-6	0.2	ND	ND	10.5	5.9	10.0
20:5n-3	ND	ND	ND	1.0	4.1	0.8

引自 Wood et al., 2004; Demirel et al., 2004; Warren et al., 2008a。

检测猪和绵羊肌肉和脂肪组织的中性脂质，主要发现长链 $n-3$ 和 $n-6$ 多不饱和脂肪酸存在于磷脂中（Enser et al., 2000; Cooper et al., 2004）。在牛肉中从未发现中性脂质或脂肪组织含有的脂肪酸（Scollan et al., 2001; Warren et al., 2008a）。从而确定了脂肪酸在牛肌肉中的重要性，牛的肌肉组织很少被用于产生能源。

不饱和脂肪酸的双键通常是顺式类型，即脂肪酸链的氢原子连接到碳原子是在同一方向。反刍动物中，作为微生物在瘤胃中的生物氢化结果，双键反式类型是显著性组成部分，如氢原子在不同的方向。这些反式类型脂肪酸有低的熔点，作为这种结构形成的结果。主要反式脂肪酸是 18:1 反式十八碳烯酸，它是 18:2 $n-6$ 的氢化产物。这种脂肪酸在脂肪组织中，通过硬脂酰辅酶 A 脱氢酶，被转换为共轭亚油酸（CLA, 18:2 *cis*-9、反式-11），相同的酶也对来自 18:0 的 18:1*cis*-9 的生成起主要作用。如 18:1*cis* -9、18:1 反式十八碳烯酸和 CLA 在中性脂质的比例高于磷脂，在脂肪组织中高于肌肉。共轭亚油酸也在反刍动物瘤胃中产生，但在脂肪组织中是由 18:1 反式十八碳烯酸合成，最重要的是对组织水平的定量贡献（Scollan et al., 2006a）。CLA 在人类饮食中对健康具有益处，虽然来自反刍动物的肉产品对人类健康只有很小部分的贡献，但从营养学的角度来看，具有显著的价值水平。

1.4 脂肪含量对脂肪酸组成的影响

1.4.1 脂肪组织

动物早期生活到屠宰的时间段内，作为脂肪含量和肉产品增加的主要阶段，脂肪酸比例也会发生变化。Wood（1984）研究表明，在猪的皮下脂肪组织中，C18 脂肪酸 18:0 和 18:1*cis*-9 的比例增加，18:2*n*-6 在这期间下降。这归功于组织加强重新合成饱和脂肪酸和单不饱和脂肪酸的作用，直接从食物中融入 18:2*n*-6 的作用相对下降。这与 Kouba 等（2003）研究发现的结果类似。猪从 40 kg 的体重，分别在 20 d、60 d 或 100 d 时间段，饲喂控制体重的饲料。在这期间，总脂肪酸中的 18:0 所占比例从 10%增加到 13%，18:1*cis*-9 从 38%增加到 42%，18:2*n*-6 的比例从 19%下降到 11%。

在猪的几项研究中，已经观察到皮下脂肪组织 18:2*n*-6 的比例与脂肪量或其指数（如背脂厚度）之间的反比关系。Wood 等（1978）以大白猪为动物模型，选择快速生长系、低脂肪系和对照系，发现它们的内层皮下脂肪组织和背膘厚的 18:2*n*-6 之间相关性为 0.3。对照系里面的 18:2*n*-6 值为 9.3%，选择系里面的值为 10.7%。同样，在 300 头猪的群体里面，背膘厚分别是 8 mm、12 mm 和 16 mm 的皮下脂肪组织内 18:2*n*-6 的平均值从 14.9%下降到 12.4%，最后至 10.6%（Wood et al., 1989）（表 1-4）。这项研究还比较了公猪和母猪的结果，公猪群体中，皮下脂肪组织的多不饱和脂肪酸逐渐升高，这项研究显示，主要是由于其背部脂肪较薄造成。然而，即使在相同背膘厚情况下，表明了整个皮下脂肪组织有更高比例的 18:2*n*-6 和低比例的 18:1*cis*-9 存在。在雌性动物的脂肪厚度、皮下脂肪组织，全部含有较高比例的水和低比例的脂质，这标志着一个不成熟的组织。这些研究结果有助于解释，为什么脂肪质量在整个公猪群里面往往低于去势的公猪和母猪群。

表 1-4 猪不同背膘厚背最长肌皮下脂肪、水分、脂质和脂肪酸组成

	脂肪厚度			
	8	12	16	
水分 ^a	22.4	17.1	14.1	***
脂质 ^a	69.2	77.0	81.6	***
18:0 ^b	13.1	13.8	13.9	***
18:1 <i>cis</i> -9 ^b	40.3	41.8	43.1	***
18:2 <i>n</i> -6 ^b	14.9	12.4	10.6	***
20:3 <i>n</i> -3 ^b	1.1	0.9	0.8	***

注：^a g/100 g 新鲜脂肪组织，^b g/100 g 总脂肪酸，“***”表示差异极显著（*P*<0.01）。
引自 Wood et al., 1989。

猪和牛之间脂肪组织中的脂肪酸组成改变，是与年龄和肥胖差异有关。Leat (1975) 使用活组织对不同性别、不同年龄段牛的皮下脂肪组织中的脂肪酸组成进行检测。16:0 和 18:0 随着年龄增加（从 3 个月增加到了 30 个月），两者之间的比例下降，而猪的 18:1cis-9 是增加的。在一个极端对比中，Wood (1984) 在青年小母牛和老的脂肪型公牛中研究发现，18:0 和 18:1cis-9 在它们中的比例分别为 14.7%和 2.7%、41.5%和 56.4%。他们用浓缩饲料饲喂年龄段 14~24 月龄的安格斯牛杂交阉牛，观察到 18:1cis-9 在皮下脂肪组织中的比例增加（表 1-5）。通过胴体脂肪评分值可以看出，这个时期的胴体脂肪大大增加（其值大约是胴体皮下脂肪的 10 倍）；同一时期内 18:0 的比例下降，这使得 18:2n-6 的比例保持不变。这项研究还表明，共轭亚油酸的比例增加与肥胖有关，也与反式油酸 18:1 有关。

表 1-5 不同年龄间脂肪组织氨基酸比例改变

	年龄/月	
	14	24
胴体脂肪值	55	86
18:0	17.7	10.9
18:1cis-9	28.6	35.2
18:2n-6	1.8	1.9
CLA	0.71	1.17

1.4.2 肌肉组织

早期关于肌肉脂肪酸组成的研究工作集中在脂肪组织上，因为脂肪组织是身体脂肪酸积累的主要位置。最近，研究工作侧重于肌肉中，因为作为食物，肌肉和脂肪有极大的差异性，可见脂肪越来越不受欢迎。肌肉中也含有高浓度的长链 n-6、n-3 脂肪酸，这些在人体营养中起着重要的作用，已经被接受和认同。而且对肌肉中的低水平不饱和脂肪酸的分离和鉴定程序也有很大的改善。

动物肌肉的总脂肪含量，对脂肪酸的组成比例也有重要的影响，因为中性脂质和磷脂中的脂肪酸组成存在很大的差异性（表 1-3）。磷脂是细胞膜的重要组成部分，其数量仍然是相当稳定或略有增加，动物育肥时有所增加。年轻清瘦性动物上，无论是遗传上清瘦或者是低能量食物饲喂大动物，磷脂里面含有低的 18:1cis-9 和高的 18:2n-6，主要影响总的肌肉脂肪酸组成。但是随着身体脂肪的增加，中性脂质在整个脂肪酸组成中占有绝对优势。Kouba 等 (2003) 对猪的饲喂研究结果表明，对照日粮 40 kg 活重为 20 d、60 d 或 100 d（表 1-6），磷脂在总脂肪含量上，从 20 d 的 46%下降到 100 d 的 28%。这

与增加 18:1*cis*—9 的比例和减少 18:2*n*—6 的比例相关。

表 1-6 不同日龄猪胴体、背最长肌和肌肉内总脂肪酸组成

	饲喂日龄			
	20 d	60 d	100 d	
皮下脂肪 ^a	11	19	25	***
磷脂 ^b	0.45	0.45	0.36	*
中性脂质 ^b	0.53	0.80	0.92	***
总脂质 ^b	0.98	1.25	1.28	***
18:1 <i>cis</i> —9 ^c	37.5	42.7	43.6	***
18:2 <i>n</i> —6 ^c	14.7	9.7	8.0	***

注：^a g/100 g 胴体，^b g/100 g 肌肉，^c g/100 g 总脂肪酸，“*”表示差异显著（*P*<0.05），“***”表示差异极显著（*P*<0.01）。

引自 Kouba et al., 2003。

Warren 等（2008a）检测了牛在 14 个月、19 个月和 24 个月 3 个年龄段肌肉的中性脂质和磷脂中脂肪酸含量和组成（表 1-7）。有两个品种的杂交牛，两种饲料配方（浓缩料和青贮饲料），从 6 月龄开始饲喂，所有 96 个阉牛肌肉中的脂肪酸、中性脂质、磷脂总量的浓度表明，育肥过程中，中性脂质和总的脂质量一直增加的重要性，磷脂处于相对恒定的水平，这说明总脂质的重要性日益增加。安格斯阉牛饲喂浓缩饲料结果表明，总脂质中的磷脂比例从 14 月龄的 30%下降到 24 月龄的 12%，并在总脂质中，18:1*cis*—9 的比例增加，18:2*n*—6 总脂比例下降。在这项试验中，年龄的数据进行了统计分析，年龄本身并没有直接比较，但是与其他的试验结果比较，暗示年龄对中性脂质、总脂质和脂肪酸的比例，在统计上存在显著性效应。在这两项研究中，中性脂质在研究阶段 18:1*cis*—9 的比例增加，18:2*n*—6 比例下降，硬脂酰辅酶 A 脱氢酶增加的重要性作用的证据和膳食脂肪，作为肌肉脂肪酸加速脂肪沉积的源泉下降的重要性，肌肉脂肪组织以甘油三酯形式存在。

表 1-7 安格斯牛饲喂浓缩料后胴体、背最长肌和肌肉内总脂肪酸组成

	饲喂月龄		
	14 月	19 月	24 月
胴体脂肪值 ^a	55	70	86
磷脂 ^b	0.55	0.68	0.67
中性脂质 ^b	1.28	2.45	4.80
总脂质 ^b	1.82	3.13	5.48
18:1 <i>cis</i> —9 ^c	29.6	31.5	35.9
18:2 <i>n</i> —6 ^c	8.1	6.7	3.8

注：^a 观测值（20~145 范围），^b g/100 g 肌肉，^c g/100 g 总脂肪酸。

引自 Warren et al., 2008a。

1.5 遗传影响脂肪酸组成

由于肌肉中总脂质浓度较低的品种或遗传类型，其中磷脂占总脂肪的比例很高，PUFA 总脂质的比例将较高。Fisher 等（2000）对以放牧为主的威尔士羊和 Soay 绵羊进行研究，并以相同的体重屠宰。那么胴体越瘦，肌肉脂质越少。它们的半纤维肌肉中所有 PUFA 的比例较低，分别为 18:1*cis*-9（表 1-8）。

表 1-8 绵羊半膜肌内总脂质的后脂肪含量和脂肪酸组成

	威尔士绵羊	Soay 绵羊	
胴体脂肪值 ^a	12.8	6.8	***
总脂质 ^b	2.51	1.67	***
18:1 <i>cis</i> -9 ^c	33.8	28.0	***
18:2 <i>n</i> -6 ^c	4.4	12.9	***
20:4 <i>n</i> -6 ^c	1.9	4.0	***
18:2 <i>n</i> -3 ^c	1.6	3.3	***
20:5 <i>n</i> -3 ^c	1.0	1.8	***

注：^a g/100 g 胴体，^b g/100 g 肌肉，^c g/100 g 总脂肪酸，“***”表示差异极显著（*P*<0.01）。
引自 Fisher et al., 2000。

Raes 等（2001）已经表明，比利时蓝色品种中的双臀肌肉基因型（mh/mh），在肌肉脂质中具有低比例的 18:1*cis*-9，正常基因型（+/+）具有高比例的 18:2*n*-6。这是由于肌肉中总脂质浓度低，磷脂与总脂质的比例较高。年轻公牛中，五只基因型为 mh/mh 和 +/+ 肌肉的总脂质含量平均值分别为 0.9 g/100 g 和 2.6 g/100 g。18:1*cis*-9 的比例，在基因型为 mh/mh 和 +/+ 的含量分别为 23.1 和 37.8，18:2*n*-6 的比例在 mh/mh 和 +/+ 里面的值分别为 16.3 和 6.5。mh/mh 动物的 P:S 比值为 0.55，超过饮食总体推荐的最低值，远高于其他地方品种肉牛。

Warren 等（2008a）用两种饲料类型饲喂安格斯杂交牛和荷斯坦杂交牛个体，3 岁时屠宰，对牛肉脂肪酸组成进行了比较研究（表 1-7）。浓缩料饲喂的牛，在 14 个月和 24 个月群体中，磷脂和中性脂质中 18:1*cis*-9 和 18:2*n*-6 的比例分别见表 1-9。安格斯牛个体具有比荷斯坦牛个体更多脂肪的胴体值，但是在背最长肌中的磷酸脂质和中性脂质没有很大差异，因此在两个脂质部分中 18:1*cis*-9 和 18:2*n*-6 具有固定的比例，也是非常相似的。如果肌肉脂质浓度反映了皮下脂肪，将会有更大的差异存在。这些结果表明，奶牛品种荷斯坦的肌肉脂肪与胴体脂肪的比例高于肉牛品种安格斯。这与乳用品种和肉用品种之间分配身体脂肪差异的其他工作一致，奶用品种具有更多的“内部”和“外