



过瘤胃脂肪对育肥牦牛脂肪沉积及相关基因表达的影响

袁 越^{1,2}, 周建旭³, 罗晓林¹, 官久强¹, 柏 琴¹, 赵洪文¹, 安添午¹, 任子利², 赵彦玲²,
毛宏祥⁴, 张翔飞^{1*}

(1. 四川省草原科学研究院 高原动物研究所, 成都 611731; 2. 西藏农牧学院动物科学学院, 林芝 860000;
3. 小金县科学技术和农业畜牧水务局, 小金 624200; 4. 丰益(天津)反刍饲料研发有限公司, 天津 300461)

摘 要: 旨在探讨日粮中添加过瘤胃脂肪(RPF)对育肥牦牛脂肪沉积及相关基因表达的影响。选取体重相近的公牦牛 24 头(275.63±9.84 kg)随机分为 3 个处理组, 每组 8 头牛, 分别为: 1) 对照组(CON), 饲喂基础日粮; 2) 1.5% RPF 添加组(RPF 1.5), 饲喂基础日粮添加 1.5% RPF; 3) 3% RPF 添加组(RPF 3.0), 饲喂基础日粮添加 3.0% RPF。试验期 90 d, 试验期末统一屠宰后采集背最长肌及腹部脂肪样本分析营养成分、脂肪酸组成、脂肪组织形态学及相关基因表达。结果表明: 各组牦牛肌肉能量、蛋白质含量无显著差异, 肌内脂肪(IMF)含量差异显著($P<0.05$), 并随 RPF 补充剂量增加而显著增加($P<0.05$)。RPF 3.0 组肌肉脂肪酸组成中顺-11, 14-二十碳二烯酸显著大于 CON 组($P<0.05$), RPF 1.5 组中顺, 顺, 顺-8, 11, 14-二十碳三烯酸以及顺-5, 8, 11, 14, 17-二十碳五烯酸显著大于 CON 组($P<0.05$), RPF 对育肥牦牛肌肉组织中饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸比例无显著影响。在脂肪组织形态学方面, 单位面积 IMF 细胞个数、平均细胞面积及腹部脂肪细胞面积随 RPF 添加水平增加而逐渐增加。背最长肌中, RPF 1.5 与 RPF 3.0 组脂肪代谢转录调控因子 *PPAR γ* 、*SREBP-1*、*FABP4* 基因表达均显著高于 CON 组($P<0.05$), RPF 3.0 组中脂肪从头合成关键酶 *ACC* 和 *FAS* 基因表达显著低于 CON 组($P<0.05$), 同时 RPF 1.5 与 RPF 3.0 组 *DGAT-1* 与 *CPT-1* 表达显著高于 CON 组($P<0.05$)。腹部脂肪组织中转录调控因子 *C/EBP α* 基因表达随 RPF 补充剂量增加而显著增加($P<0.05$), RPF 1.5 与 RPF 3.0 组中 *PPAR γ* 、*FABP4* 基因表达显著高于 CON 组($P<0.05$), RPF 1.5 与 RPF 3.0 组中脂肪从头合成的关键酶 *ACC* 基因表达显著低于 CON 组($P<0.05$), *DGAT-1* 基因表达随 RPF 添加剂量增加而显著升高($P<0.05$), RPF 1.5 与 RPF 3.0 组中 *LPL* 基因表达显著高于 CON 组($P<0.05$)。综上, 日粮补充 RPF 能够有效促进育肥牦牛 IMF 及腹部脂肪沉积, 通过调控脂肪组织脂肪代谢相关转录调控因子及关键酶基因表达, 减弱脂肪从头合成, 直接利用 PRF 的脂肪酸以脂肪合成, 3.0% RPF 补充效果优于 1.5%。

关键词: 育肥牦牛; 过瘤胃脂肪; 脂肪沉积; 基因表达

中图分类号: S823.855

文献标志码: A

文章编号: 0366-6964(2026)02-0810-15

收稿日期: 2025-02-20

基金项目: 省级科技专项海南州科技创新平台培育建设项目: 草畜耦合牦牛生态高效牧业技术研究; 四川省林草科技创新团队: 草牧业关键技术研究与应用; 乡村振兴科技示范县专项: 玉树市乡村振兴科技示范县(2024-NK-X02); 国家肉牛牦牛产业技术体系(CARS-37)

作者简介: 袁 越, 硕士, 主要从事牦牛营养与饲料科学研究, E-mail: yyovnn@foxmail.com; 周建旭, 本科, 主要从事畜牧学研究, E-mail: 861936498@qq.com

* 通信作者: 张翔飞, 主要从事牦牛营养与饲料科学研究, E-mail: zxfsicau@foxmail.com

Effect of Rumen-Protected Fat on Fat Deposition and Related Genes Expression of Fattening Yaks

YUAN Yue^{1,2}, ZHOU Jianxu³, LUO Xiaolin¹, GUAN Jiuqiang¹, BAI Qin¹, ZHAO Hongwen¹,
AN Tianwu¹, REN Zili², ZHAO Yanling², MAO Hongxiang⁴, ZHANG Xiangfei^{1*}

(1. *Institute of Plateau Animals, Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu 611731, China;*

2. College of Animal Science, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University,

Nyingchi 860000, China; 3. Science and Technology, Agriculture, Animal Husbandry and

Water Affairs Bureau of Xiaojin County, Xiaojin 624200, China;

4. Wilt (Tianjin) Rant Feed Research and Development Co., LTD., Tianjin 300461, China)

Abstract: The aim of this study was to investigate the effect of dietary rumen-protected fat (RPF) supplementation on fat deposition and related genes expression of fattening yaks. Twenty-four male yaks with similar body weight (275.63 ± 9.84 kg) were randomly assigned to three treatment groups (8 in each group), which were 1) Control group (CON): fed a basal diet; 2) 1.5% RPF supplementation group (RPF 1.5): fed the basal diet supplemented with 1.5% RPF; 3) 3.0% RPF supplementation group (RPF 3.0): fed the basal diet supplemented with 3.0% RPF, respectively. The experimental period was 90 d. At the end of the trial period, the *longissimus dorsi* muscle and abdominal adipose tissues were collected for the analysis of nutrients, fatty acid composition, adipose tissue morphology and related genes expression. The results showed that there was no significant difference in the muscle energy and protein content, the intramuscular fat (IMF) content varied significantly and increased with RPF supplementation ($P < 0.05$). the cis-11,14-eicosenoic acid in muscular fatty acid composition of RPF3.0 was significantly greater than that of CON group ($P < 0.05$), in RPF 1.5 group, the cis, cis-8,11,14-eicosatrienoic acid and cis-5,8,11,14,17-eicosapentaic acid were significantly greater than those in the CON group ($P < 0.05$). RPF had no significant effect on the proportion of saturated and unsaturated fatty acids in muscle tissue. In terms of the adipose tissue morphology, the number of cells per unit area and mean cell area in IMF and mean cell area in abdominal fat increased gradually with the level of RPF addition. In *longissimus dorsi* muscle, the expression of transcriptional regulation factors *PPAR γ* , *SREBP-1*, *FABP4* were significantly higher in RPF 1.5 and RPF3.0 group ($P < 0.05$). Yaks in RPF 3.0 group had significantly lower *ACC* and *FAS* genes expression which are key enzymes in *de novo* fat synthesis compared with CON group. And *DGAT-1* and *CPT-1* ($P < 0.05$) genes expression in RPF 1.5 and RPF 3.0 group were significantly higher than those in CON group ($P < 0.05$). The expression of transcriptional regulation factor *C/EBP α* gene in abdominal adipose tissue increased significantly with the supplemental dose of RPF ($P < 0.05$), genes expression of *PPAR γ* and *FABP4* were significantly higher in the RPF 1.5 and RPF3.0 groups than in the CON group ($P < 0.05$). The *ACC* gene expression which is the key enzyme for *de novo* fat synthesis in the RPF 1.5 and RPF3.0 groups were significantly lower than that in the CON group ($P < 0.05$). *DGAT-1* gene expression increased significantly with the addition of RPF ($P < 0.05$). Yaks of the RPF 1.5 and RPF3.0 groups had significantly higher gene expression of *LPL* when compared to CON ones ($P < 0.05$). It can be seen that dietary RPF supplementation can effectively promote IMF and abdominal fat deposition in fattening yaks, by regulating the gene expression of transcriptional regulation factors and

key enzymes involved in fat metabolism, reducing *de novo* fat synthesis, utilizing directly the fatty acids derived from RPF for fat synthesis. The feeding effect of 3.0% RPF supplementation is better than 1.5%.

Keywords: fattening yak; rumen protected fat; fat deposition; gene expression

* **Corresponding author:** ZHANG Xiangfei, E-mail: zxfsicau@foxmail.com

牦牛(*Bos grunniens*)主要分布于中国青藏高原及其周围海拔3 000米以上的区域,是我国高寒牧区的优势家畜,更是当地人民必不可少的生活和生产资料。但目前,牦牛依然以传统天然放牧的饲养方式为主,暖季时天然草地牧草丰盛,但营养供给仍不足以充分发挥牦牛的生长潜力;而在冷季,由于牧草产量及营养品质的显著降低,牦牛营养摄入严重缺乏,需消耗自身的脂肪、蛋白质来维持体温和基础代谢,牦牛每经过一个冷季掉膘可达25%^[1],使得牦牛生长发育缓慢,性能低,生产周期长,制约着牦牛产业的养殖效率与效益。

近年来,为促进牦牛养殖提质增效,舍饲成为除放牧外的主要饲养方式之一。舍饲条件下的日粮营养调控是改善牦牛性能的重要手段。脂肪作为动物必需的养分,具有为机体提供和储存能量、维持能量代谢平衡、调节内分泌系统、固定和保护组织器官^[2]等重要生理功能。脂肪代谢是合成与分解代谢的动态平衡,当机体摄入大量能量时,脂肪合成的速度大于脂肪分解的速度,即为脂肪沉积;当摄入能量过少或低于所需能量时,脂肪分解的速度大于脂肪合成的速度,即为脂肪分解。动物的脂肪沉积不仅与动物的脂肪合成与分解代谢有关,也是机体摄入能量与机体消耗能量之间的动态平衡的结果,此过程受神经调节、体液调节、一系列激素和脂肪代谢酶的共同调控。过氧化物酶体增殖物活化受体 γ (PPAR γ)对脂肪细胞分化成熟和脂滴合成开启起着关键的正向调控作用^[3]。CCAAT/增强子结合蛋白 α 、 β (C/EBP α 、C/EBP β)是碱性亮氨酸拉链转录因子家族成员,是动物脂肪沉积的关键调控因子^[4]。脂肪酸结合蛋白4(FABP4)是IMF沉积的重要候选基因,参与脂肪酸摄入和胞间转运,将已经结合的脂肪酸运输到所需要的部位,最终在脂肪细胞中发挥作用,对肌肉组织中肌内脂肪(IMF)的沉积密切相关^[5]。在脂肪代谢过程中,乙酰辅酶A羧化酶(ACC)基因是控制脂肪酸从头合成的限速酶,可以催化乙酰CoA生成丙二酸单酰CoA^[6]。脂肪酸合成酶(FAS)基因是脂肪酸从头合成过程

中合成长链脂肪酸的关键酶,其基因的表达水平与脂肪沉积紧密相关^[7]。脂蛋白脂肪酶(LPL)能够将血液中的三酰甘油进一步分解成甘油和脂肪酸,最终产生合成三酰甘油所需要的原材料,对IMF沉积起着重要的作用^[8]。激素敏感脂肪酶(HSL)是脂肪分解过程中的关键酶和限速酶^[9],脂肪分解时HSL首先将甘油三酯分解为甘油和游离脂肪酸。反刍动物饲料中补充适量脂肪可提高日粮能量水平进而提升生产性能,但过量脂类添加会对瘤胃发酵、养分消化产生一定负面影响^[10]。过瘤胃脂肪(rumen-protected fat, RPF)是一类采用物理或化学方法将脂肪包裹的产品,可避免在瘤胃中的降解及其对瘤胃微生物的干扰,同时能够有效提升日粮能量。目前,关于RPF在牦牛日粮中的相关报道较少,RPF能否通过脂肪代谢影响牦牛脂肪沉积有待进一步研究。因此,本文拟探究RPF对育肥牦牛脂肪沉积及相关基因表达的影响,以期RPF在牦牛产业的应用提供科学依据,改善牦牛养殖效率低、产品品质不高等产业瓶颈问题,促进牦牛产业提质增效和标准化发展。

1 材料与方法

1.1 试验动物与处理

研究选取体重相近(275.63 ± 9.84 kg)的公牦牛(3~4岁)24头,随机分配到3个处理组,每个处理组8个重复,每个重复1头牦牛。三个处理组分别为:1)对照组(CON),饲喂基础日粮;2)1.5%RPF添加组(RPF 1.5),饲喂基础日粮添加1.5% RPF;3)3%RPF添加组(RPF 3.0),饲喂基础日粮添加3.0% RPF。RPF由丰益油脂科技(天津)有限公司惠赠,于每日饲喂时添加并均匀混合至基础日粮中。基础日粮根据《中国肉牛饲养标准(2004)》^[11]推荐营养需要标准配制,粗饲料为燕麦干草,精粗比为50:50,基础日粮组成及营养水平见表1。日粮营养成分参考张丽英^[12]的方法测定。

1.2 饲养管理

试验开始前,统一对所有牛只进行编号、免疫

表1 基础日粮组成及营养水平(干物质基础)

Table 1 Composition and nutrient levels of basic diet (dry matter basis)

项目 Item	含量/% Content
原料 Ingredient	
玉米 Corn	31.23
小麦麸 Wheat bran	5.14
豆粕 Soybean meal	2.97
菜籽饼 Rapeseed meal	3.17
发酵蛋白饲料 Fermented protein concentrate	3.02
酵母硒 Yeast selenium	0.11
碳酸钙 CaCO_3	0.23
小苏打 NaHCO_3	0.73
食盐 NaCl	0.57
预混料 Premix ¹⁾	2.83
燕麦干草 Oat hay	50.00
合计 Total	100.00
营养水平 Nutrient level	
综合净能/($\text{MJ}\cdot\text{kg}^{-1}$) $\text{NEm}^{(2)}$	5.35
粗蛋白 CP	12.18
中性洗涤纤维 NDF	38.72
酸性洗涤纤维 ADF	23.82
钙 Ca	0.60
磷 P	0.36

¹⁾ 每千克预混料含有:VA 150 000~400 000 IU, VD_3 40 000~100 000 IU, VE 500~1 500 IU, Cu 0.2~1 g, Zn 1~3 g, Mn 0.6~2 g, I 6~60 mg, Se 2~25 mg, Co 6~40 mg。

²⁾ 综合净能为计算值,其余为实测值

¹⁾ The premix contained the following per kg: VA 150 000~400 000 IU, VD_3 40 000~100 000 IU, VE 500~1 500 IU, Cu 0.2~1 g, Zn 1~3 g, Mn 0.6~2 g, I 6~60 mg, Se 2~25 mg, Co 6~40 mg. ²⁾ NEmf was a calculated value, while the others were measured values

及驱虫,饲养管理按照牛场标准程序进行,每月进行圈舍消毒。试验期饲养方式为全舍饲饲养,预饲期7 d,试验期90 d。通过基础日粮中逐渐增加RPF比例的方式,过渡为试验处理日粮,每日08:00和18:00定时饲喂2次,保证充足清洁饮水,记录每日饲喂量以及余料量,并根据余料情况适时调整次日饲喂量。

1.3 指标测定与方法

本研究生产性能、血清生化及屠宰性能数据已发表于袁越等^[13]的研究成果中。试验期结束每组随机选取3头牦牛统一屠宰后采集背最长肌样本(12~13肋骨)于-20℃保存,用于营养成分、脂肪

酸组成分析;采集背最长肌及腹部脂肪组织样本放置多聚甲醛中,用于组织形态学分析;另采集背最长肌及腹部脂肪组织样本液氮保存,用于脂肪代谢相关转录调控因子以及脂肪合成、分解代谢基因表达测定。

1.3.1 肌肉营养成分 能量含量:根据GB 28050—2011中的规定计算所得;蛋白质含量:采用凯氏定氮仪,参照国标(GB 5009.5—2016)测定;IMF含量:参照国标(GB 5009.6—2016)采用索氏抽提法测定。

1.3.2 脂肪酸组成分析 利用气相色谱法进行测定,参照国标(GB 5009.168—2016)采用第三种方法(归一化法),试样在碱性条件下皂化和甲酯化,生成脂肪酸甲酯,经气相色谱仪(安捷伦7820)与气相毛细管色谱柱(CD-2560, CNW Technologies)分析,测定脂肪酸含量,每个样品重复2次。仪器在测定前使用37种脂肪酸甲酯固体混标(坛墨质检科技股份有限公司)进行校准。

1.3.3 脂肪组织形态学分析 将各组3头牦牛的背最长肌及腹部脂肪样品于脱水机内依次梯度酒精进行脱水。将浸好蜡的组织于包埋机内进行包埋,于-20℃冻台冷却,蜡凝固后将蜡块从包埋框中取出并修整蜡块。将修整好的蜡块置于石蜡切片机切片,厚3~4 μm。对背最长肌进行HE染色(石蜡切片脱蜡至水-苏木素染色-伊红染色-脱水封片);对腹部脂肪进行油红O染色(新鲜冰冻切片固定-油红O染色-背景分化-苏木素染色-封片)。在显微镜下镜检,采用36.5×采集图像,每个切片选择3个视野进行测定。运用ImageJ图像分析系统统计区域内的脂肪细胞数量,计算平均细胞面积。

1.3.4 脂肪代谢转录调控因子、关键酶基因表达分析 利用RT-PCR法分析育肥牦牛背最长肌以及腹部脂肪转录调控因子、关键酶基因表达。转录调控因子包括:过氧化物酶体增殖物激活受体 γ ($\text{PPAR}\gamma$)、CCAAT增强子结合蛋白 α ($\text{C/EBP}\alpha$)、CCAAT增强子结合蛋白 β ($\text{C/EBP}\beta$)、固醇调节元件结合蛋白-1 (SREBP-1)、脂肪酸结合蛋白4 (FABP4)。脂肪合成代谢关键酶:乙酰辅酶A羧化酶(ACC)、脂肪酸合成酶(FAS)、硬脂酰辅酶A去饱和酶(SCD)、二酰甘油酰基转移酶-1 (DGAT-1)、脂蛋白脂酶(LPL)。脂肪分解代谢酶:激素敏感脂肪酶(HSL)、脂肪甘油三酯水解酶(ATGL)、肉碱脂酰转移酶-1 (CPT-1)、脂酰辅酶A氧化酶(ACOX)。

引物设计软件采用 Primer3Plus, 引物序列见表 2, 由上海生工生物工程股份有限公司合成, 使用 Primer-BLAST (NCBI) 检查引物特异性。利用 5× All-In-One MasterMix (with AccuRT Genomic DNA Removal kit) 和 EvaGreen Express 2×qPCR MasterMix-No Dye 试剂盒 (abm) 对背最长肌、腹部脂肪组织进行总 RNA 抽提、反转录及定量 PCR 分析, 荧光定量 PCR 仪型号为 StepOne Plus (ABI), 使用预混液推荐通用退火温度 (60 °C), 每样本设 3 个复孔。具体操作如下: 1) 利用 RNA 提取试剂盒对组织总 RNA 进行抽提。2) 反转录程序: 首先 25 °C

10 min, 然后 42 °C 15 min, 最后 85 °C 5 min, 结束后置于冰上冷却。3) 稀释引物: 将引物干粉 4 000 r·min⁻¹ 离心 1 min 至管底, 加入管身上标识体积的 ddH₂O 进行溶解, 得到浓度为 100 μmol·L⁻¹ 的引物溶液; 按比例配置 7.5 μmol·L⁻¹ 上下游引物 mix。4) 配制定量 PCR 反应体系: 2×qPCR MasterMix (10.0 μL); 7.5 μmol·L⁻¹ 基因引物 mix (1.2 μL); 反转录产物 (2.0 μL); ddH₂O (6.8 μL); 总体积 20.0 μL。5) PCR 扩增: 95 °C 预变性 10 min, 1 个循环; 95 °C 变性 10 s, 60 °C 退火延伸 30 s, 共 40 个循环; 熔解曲线: 60 °C 升至 95 °C, 每 15 s 升温 0.3 °C。

表 2 基因表达分析引物信息表

Table 2 Primer information table for gene expression analysis

基因 Gene	方向 Direction	引物序列 (5'→3') Primer sequences (5'→3')	产物长度/bp Product length
<i>β-Actin</i>	FORWARD	CAAGCAGGAGTACGATGAGT	/
	REVERSE	TTGTCAAGAAAAAGGGTGTAAC	
<i>PPAR_γ</i>	FORWARD	AAGCCCTTTGGTGACTTTATG	172
	REVERSE	GCAGCAGGTTGTCTTGTATGT	
<i>C/EBP_α</i>	FORWARD	TGGACAAGAACAGCAACGAGTACC	136
	REVERSE	CGGTCATTGTCACTGGTCAGCTC	
<i>C/EBP_β</i>	FORWARD	ACAGCGACGAGTACAAGATCC	154
	REVERSE	GACAGTTGCTCCACCTTCTTCT	
<i>SREBP-1</i>	FORWARD	GCTGCCATCAATGACAAGATCGTTG	128
	REVERSE	TTCTGGTTGCTGTGCTGAAGGAAG	
<i>FABP4</i>	FORWARD	GACAGGAAAGTCAAGAGCATCGTAAAC	125
	REVERSE	ACACATTCCAGCACCATCTTATCATCC	
<i>ACC</i>	FORWARD	GTACCTGCGAGTAGAGACACAATTCC	131
	REVERSE	TCCTGGTGACCTGAGCATGAGAG	
<i>FAS</i>	FORWARD	TGGTGATGAATGTCTACCGTGAT	80
	REVERSE	CTGCTCCTCGGGCTTGTCT	
<i>SCD</i>	FORWARD	CTACACAACCACCACCACCATCAC	116
	REVERSE	CTCTCATTTTCAGGGCGGATGTCTTC	
<i>DGAT-1</i>	FORWARD	GACAGTGGCTTCAGCAACTACCG	112
	REVERSE	CCACCAGGATGCCATACTTGATGAG	
<i>LPL</i>	FORWARD	GGAGTGACCGAATCTGTGGCTAAC	104
	REVERSE	GGCACCCAATCTCATACATTCCTG	
<i>HSL</i>	FORWARD	GTGACACAACAGACACGCCAGAG	115
	REVERSE	GCCTCAGACATTTTCAGATCCATCCTC	
<i>ATGL</i>	FORWARD	TGTCCTTCACCATCCGCTTGC	79
	REVERSE	CTGCCCCTCTGCTCCTTCATC	
<i>CPT-1</i>	FORWARD	GACTTTACACGGATGACGGCTCTG	125
	REVERSE	TATTCCTCCCACCGAGTCGCTCAC	
<i>ACOX</i>	FORWARD	GACTTCATCCTGGACTCACCGATTG	145
	REVERSE	AACTTCCTATGACGGGCTTGTTGAC	

FORWARD 为上游引物, REVERSE 为下游引物

FORWARD is the forward primer, REVERSE is the reverse primer

1.4 数据统计与分析

基因表达通过 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法计算,采用 Excel 2017 对试验数据进行整理,利用 SAS 9.4 统计软件的一-way ANOVA 程序进行方差分析,采用 LSD 模型进行组间多重比较,结果变异程度以均值标准误 (SEM) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著。

2 结 果

2.1 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉营养成分的影响

由表 3 可知,各组牦牛肌肉能量随 RPF 补充剂量增加而升高,但未达到显著水平 ($P > 0.05$),蛋白

质含量在各组间差异不显著 ($P > 0.05$),IMF 含量随 RPF 增加而显著增加 ($P < 0.05$),RPF3.0 组 IMF 含量达到 4.57%。

2.2 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉脂肪酸组成的影响

由表 4 可知,RPF3.0 组牦牛肌肉脂肪酸组成中顺-11,14-二十碳二烯酸含量显著高于 CON 组 ($P < 0.05$),RPF1.5 组中顺,顺,顺-8,11,14-二十碳三烯酸以及顺-5,8,11,14,17-二十碳五烯酸含量显著高于 CON 组 ($P < 0.05$),其余各项脂肪酸在不同处理间无显著差异 ($P > 0.05$),饱和脂肪酸、单不饱和脂肪酸、多不饱和脂肪酸比例未观测显著差异 ($P > 0.05$)。

表 3 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉营养成分的影响

Table 3 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on muscle nutrients of fattening yaks

项目 Item	对照组 CON	1.5%RPF 添加组 RPF1.5	3.0%RPF 添加组 RPF3.0	均值标准误 SEM	P 值 P-value
能量/(kJ·100g ⁻¹) Energy	476.33	516.67	541.33	34.13	0.571
蛋白质/% Protein	22.17	22.07	21.83	0.42	0.861
肌肉脂肪/% IMF	2.60 ^c	3.53 ^b	4.57 ^a	0.20	0.005

同行数据上标字母不同为差异显著 ($P < 0.05$),相同或无字母为差异不显著 ($P > 0.05$)。下表同

Different superscript letters of data in the same row are significantly different ($P < 0.05$), while the same or no letter are not significant different ($P > 0.05$). The same as below

2.3 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉脂肪组织形态学分析

各组牦牛肌肉 IMF 细胞形态观察结果见图 1,细胞个数及平均细胞面积的测定结果见表 5。牦牛 IMF 细胞位于肌纤维之间,呈长条状、蜂窝状外观,细胞轮廓清晰,细胞核位于细胞边缘,形态饱满紧凑,大小清晰可辨,多呈椭圆形或不规则多边形,脂肪组织内有血管和结缔组织分布,组间对比来看,RPF1.5 组与 RPF3.0 组 IMF 细胞体积稍大,细胞数量更多。经测算,单位面积内可见脂肪细胞个数随 RPF 添加水平增加而逐渐增加,由 76.33 个/mm² 提高至 163.14 个/mm²,平均细胞面积表现出类似趋势,由 0.002 9 mm² 增加至 0.004 1 mm²。

2.4 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪组织形态学分析

各组牦牛腹部脂肪细胞形态观察结果见图 2,细胞个数及平均细胞面积的测定结果见表 6。牦牛腹部脂肪组织油红 O 染色结果可见正常脂肪组织细胞形状规则,呈蜂窝状外观,细胞形态大小清晰可辨,细胞面积较大,形态饱满,多呈多边形,细胞核位于细胞边缘,细胞排列紧凑,脂肪细胞内可见大量红

色脂滴。组间对比来看,CON 组脂肪细胞体积相对较小,RPF3.0 组细胞体积稍大,脂滴沉积饱满。单位面积内可见平均细胞面积随 RPF 添加水平增加而逐渐增加,由 0.004 6 mm² 增加至 0.006 4 mm²,脂肪细胞个数由 164.63 个/mm² 降至 130.21 个/mm²。

2.5 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉脂肪代谢相关基因表达的影响

由图 3 可知,RPF1.5 与 RPF3.0 组牦牛肌肉中脂肪代谢相关转录调控因子 *PPAR γ* 、*SREBP-1*、*FABP4* 基因表达均显著高于 CON 组 ($P < 0.05$),RPF1.5 与 RPF3.0 组组间未观测到显著差异 ($P > 0.05$),其余转录调控因子 *C/EBP α* 、*C/EBP β* 在不同处理间无显著差异 ($P > 0.05$)。

由图 4 可知,RPF 3.0 组牦牛肌肉中脂肪从头合成的关键酶 *ACC* 和 *FAS* 的基因表达显著低于 CON 组 ($P < 0.05$)。 *DGAT-1* 基因表达在各处理间差异显著,并随 RPF 添加剂量增加而显著升高 ($P < 0.05$)。由图 5 可知,RPF 1.5、RPF3.0 组 *CPT-1* 表达较 CON 组显著升高 ($P < 0.05$),其余脂肪分解关键酶 *HSL*、*ATGL*、*ACOX* 基因表达在各处理组牦牛肌肉中均无显著差异 ($P > 0.05$)。

表 4 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉脂肪酸组成的影响

Table 4 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on muscle fatty acid composition of fattening yaks

项目 Item	对照组 CON	1.5%RPF 添加组 RPF1.5	3.0%RPF 添加组 RPF3.0	均值 标准误 SEM	P 值 P-value
癸酸 Decanoic acid	0.13	0.12	0.13	0.01	0.406
十二碳酸(月桂酸) Lauric acid	0.05	0.08	0.09	0.01	0.223
十三碳酸 Tridecylic acid	0.01	0.01	0.01	0.01	0.956
十四碳酸(肉豆蔻酸) Myristic acid	2.41	2.81	2.81	0.14	0.169
顺-9-十四碳一烯酸(肉豆蔻油酸) cis-9-Tetradecenoic acid	0.23	0.34	0.29	0.05	0.432
十五碳酸 Pentadecanoic acid	0.35	0.45	0.43	0.04	0.282
十六碳酸(棕榈酸) Palmitic acid	27.73	30.00	29.73	0.84	0.197
顺-9-十六碳一烯酸(棕榈油酸) Palmitoleic acid	3.68	4.65	3.76	0.39	0.268
十七碳酸 Margatic acids	0.90	0.93	0.98	0.08	0.768
十八碳酸(硬脂酸) Stearic acid	23.27	20.83	22.77	1.16	0.405
顺-9-十八碳一烯酸(油酸) Oleic acid	37.43	37.33	36.33	0.94	0.756
反-反-9,12-十八碳二烯酸(反亚油酸) Linolelaidic acid	0.15	0.10	0.10	0.02	0.347
顺,顺-9,12-十八碳二烯酸(亚油酸) Linoleic acid	1.98	1.23	1.37	0.31	0.464
二十碳酸(花生酸) Arachidic acid	0.23	0.21	0.22	0.01	0.819
顺,顺,顺-9,12,15-十八碳三烯酸(亚麻酸) Linolenic acid	0.19	0.14	0.17	0.03	0.554
顺-11-二十碳一烯酸(花生烯酸) cis-11-Eicosenoic acid	0.11	0.12	0.09	0.01	0.323
顺-11,14-二十碳二烯酸 11,14-Eicosadienoic acid	0.00 ^b	0.02 ^{ab}	0.03 ^a	0.01	0.046
二十二碳酸(山嵛酸) Behenic acid	0.02	0.06	0.04	0.01	0.298
顺,顺,顺-8,11,14-二十碳三烯酸 8,11,14-Eicosatrienoic acid	0.02 ^b	0.07 ^a	0.06 ^{ab}	0.01	0.111
顺-11,14,17-二十碳三烯酸 11,14,17-Eicosatrienoic acid	0.60	0.29	0.35	0.13	0.360
二十三碳酸 Tricosanoic acid	0.07	0.05	0.04	0.02	0.733
二十四碳酸(木焦油酸) Lignoceric acid	0.10	0.06	0.07	0.03	0.727
顺-5,8,11,14,17-二十碳五烯酸(花生五烯酸) EPA	0.01 ^b	0.04 ^a	0.03 ^{ab}	0.00	0.023
顺-15-二十四碳一烯酸(鲨油酸) Nervonic acid	0.02	0.02	0.01	0.01	0.942
顺-4,7,10,13,16,19-二十二碳六烯酸 DHA	0.06	0.03	0.05	0.02	0.598
饱和脂肪酸/% SFA	55.30	55.62	57.32	1.18	0.550
单不饱和脂肪酸/% MUFA	41.66	42.46	40.50	1.20	0.589
多不饱和脂肪酸/% PUFA	3.05	1.93	2.16	0.47	0.446

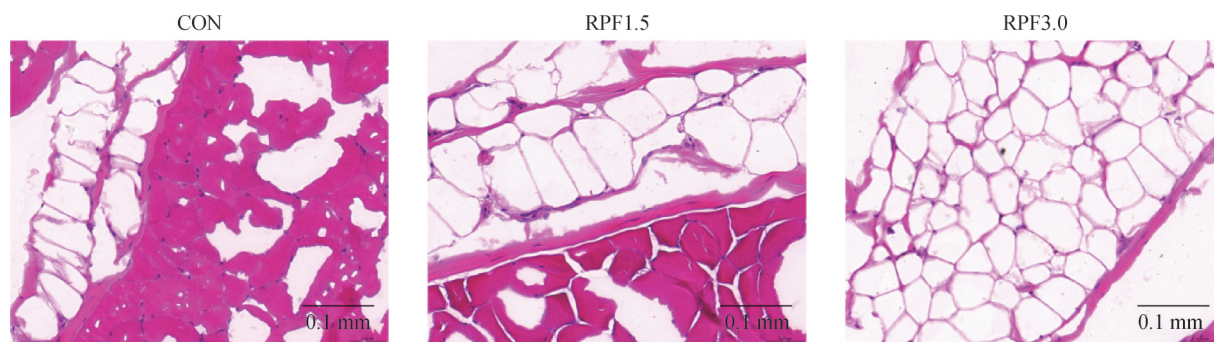


图 1 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌内脂肪组织形态观察结果(36.5×)

Fig. 1 Morphological observations of intramuscular adipose tissue of fattening yaks receive dietary rumen-protected fat supplementation (36.5×)

表 5 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌内脂肪组织形态学分析

Table 5 Morphological analysis of intramuscular adipose tissue of fattening yaks received dietary rumen-protected fat supplementation

项目 Item	对照组 CON	1.5%RPF 添加组 RPF1.5	3.0%RPF 添加组 RPF3.0	均值 标准误 SEM	<i>P</i> 值 <i>P</i> -value
脂肪细胞个数/(个·mm ⁻²) Number of adipocytes	76.33	100.28	163.14	36.6063	0.118
平均细胞面积/mm ² Average cell area	0.002 9	0.004 0	0.004 1	0.000 6	0.373

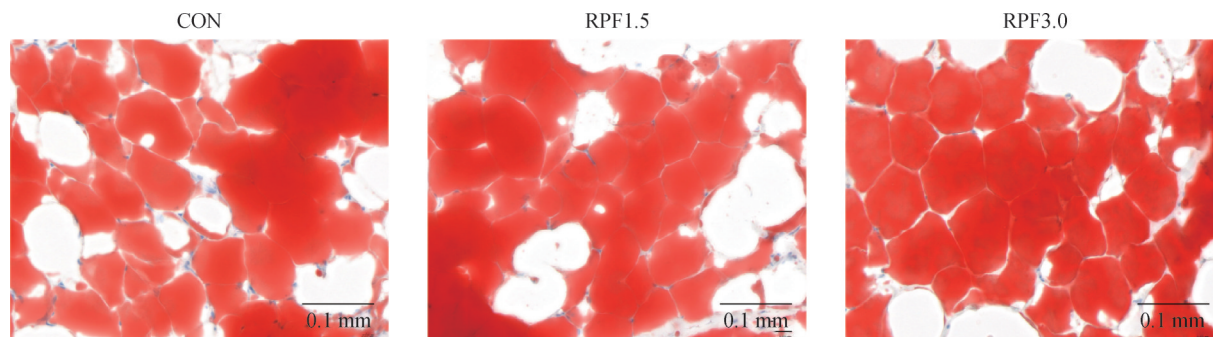


图 2 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪组织形态观察结果(36.5×)

Fig. 2 Morphological observations of abdominal adipose tissue of fattening yaks received dietary rumen-protected fat supplementation (36.5×)

表 6 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪组织形态学分析

Table 6 Morphological analysis of abdominal adipose tissue of fattening yaks received dietary rumen-protected fat supplementation

项目 Item	对照组 CON	1.5%RPF 添加组 RPF1.5	3.0%RPF 添加组 RPF3.0	均值 标准误 SEM	<i>P</i> 值 <i>P</i> -value
脂肪细胞个数/(个·mm ⁻²) Number of adipocytes	164.63	142.18	130.21	14.268 6	0.200
平均细胞面积/mm ² Average cell area	0.004 6	0.005 3	0.006 4	0.000 8	0.120

2.6 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪代谢相关基因表达的影响

由图 6 可知,各组牦牛腹部脂肪组织中 *C/EBPα* 基因表达差异显著,并随 RPF 补充剂量增加而显著增加 ($P < 0.05$)。RPF1.5 与 RPF3.0 组 *PPARγ*、*FABP4* 基因表达显著高于 CON 组 ($P < 0.05$)。

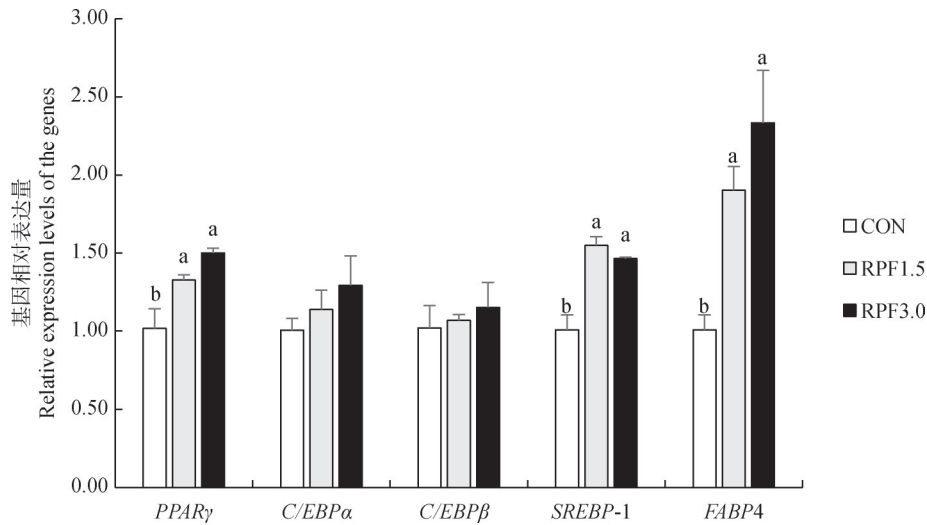
由图 7 可知,RPF1.5 与 RPF3.0 组牦牛腹部脂肪组织中脂肪从头合成关键酶 *ACC* 基因表达显著低于 CON 组 ($P < 0.05$)。 *DGAT-1* 基因表达随 RPF 添加剂量增加而显著上调 ($P < 0.05$)。由图 8 可知,RPF1.5 与 RPF3.0 组 *LPL* 基因表达显著高于 CON 组 ($P < 0.05$)。 *FAS*、*SCD* 基因表达在各处理组间差异不显著 ($P > 0.05$)。其余脂肪分解关键酶 *HSL*、*CPT-1*、*ACOX* 基因表达在各处理组牦牛

脂肪中未观测到显著差异 ($P > 0.05$)。

3 讨 论

3.1 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌肉营养成分及脂肪酸组成的影响

脂肪合成与分解动态平衡对 IMF 沉积具有决定作用,当合成效果强于分解效果时脂肪表现为沉积^[14]。在本研究中,饲粮添加 RPF 显著提高了育肥牦牛背最长肌 IMF 含量,这与刘凯^[15]研究中额外添加 2.4% RPF 使育肥湖羊体内脂肪沉积率提高,促进脂肪沉积的结果一致。RPF 经过瘤胃后在小肠中吸收进入血液,为肌肉组织中 IMF 合成提供了充足的脂肪酸底物。从脂肪酸组成分析来看,RPF 对育肥牦牛肌肉中饱和与不饱和脂肪酸组成无显著差异,仅顺-11,14-二十碳二烯酸、顺,顺,顺-8,11,14-



同一指标柱上标字母不同为组间差异显著 ($P < 0.05$), 无字母或相同字母为差异不显著 ($P > 0.05$)。下同
 Different letters on the bars of the same indicators indicate significant differences among groups ($P < 0.05$), while with no letter or the same letter indicate no significant difference ($P > 0.05$). The same as below

图3 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌内脂肪代谢相关转录调控因子基因表达的影响

Fig. 3 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on transcriptional regulation factors gene expression related to intramuscular fat metabolism of fattening yaks

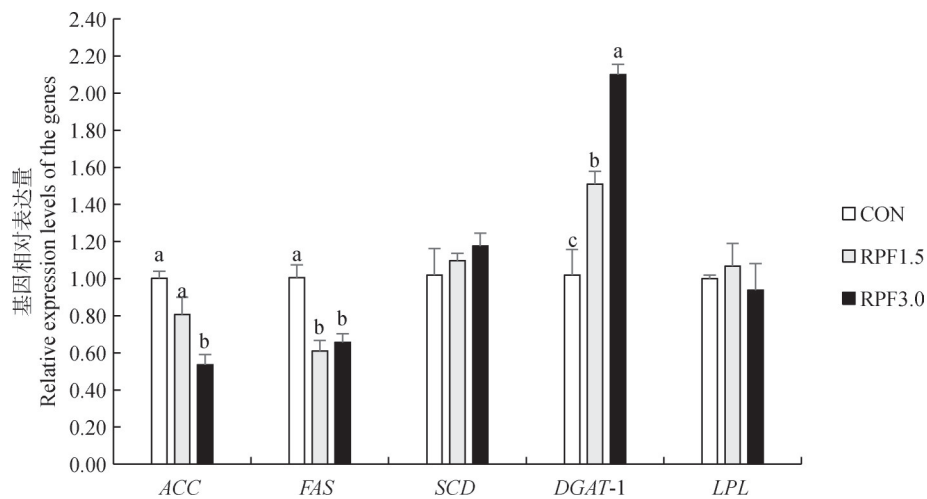


图4 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌内脂肪合成代谢酶基因表达的影响

Fig. 4 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on gene expression of lipogenesis enzymes in intramuscular fat of fattening yaks

二十碳三烯酸、顺-5,8,11,14,17-二十碳五烯酸有显著提高,这与杨致玲等^[16]的研究中不同添加比例过瘤胃不饱和脂肪对安格斯牛肉脂肪酸组成的影响结果一致,且与后续SCD基因表达分析无显著差异结果相符,由此可见,不同种类脂肪酸在IMF的沉积中是同步完成的。

3.2 过瘤胃脂肪对育肥牦牛脂肪组织形态学分析

脂肪的沉积包括IMF沉积归根于脂肪细胞的数量及其集脂能力,同时与脂肪细胞大小紧密相

关^[17]。当脂肪细胞数量相对平稳时,脂肪细胞体积的增大代表脂肪沉积^[18]。牦牛对青藏高原高寒、缺氧和饲草料供应季节性变化的强适应性也与其脂肪组织代谢有关^[19]。本研究表明,RPF的添加提高了育肥牦牛IMF中单位面积脂肪细胞个数、平均细胞面积及腹部脂肪平均细胞面积。动物机体在摄入的能量存在富余的情况下,会以甘油三酯的形式将其沉积到脂肪细胞中,脂肪细胞数量的增加和脂肪细胞体积的增大是脂肪组织生长的主要途径^[20]。

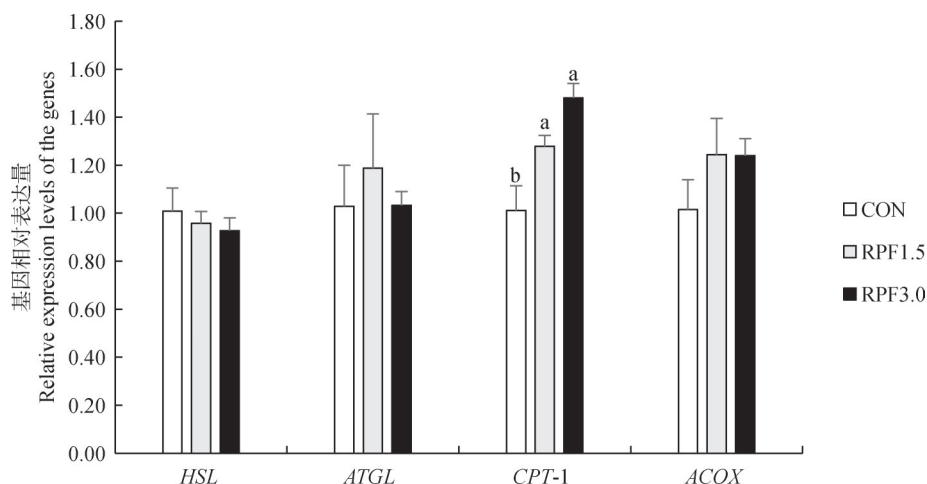


图5 过瘤胃脂肪对育肥牦牛肌内脂肪分解代谢酶基因表达的影响

Fig. 5 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on gene expression of lipolysis enzymes in intramuscular fat of fattening yaks

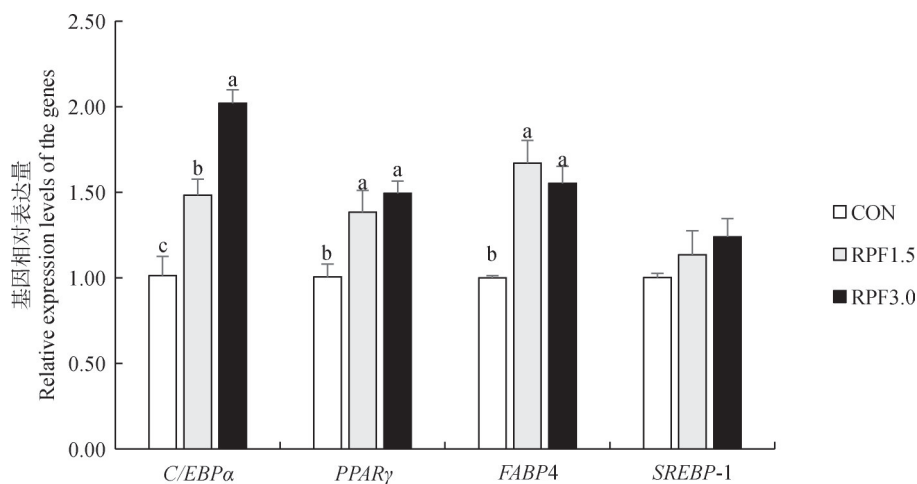


图6 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪代谢相关转录调控因子基因表达的影响

Fig. 6 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on transcriptional regulation factors gene expression related to abdominal fat metabolism of fattening yaks

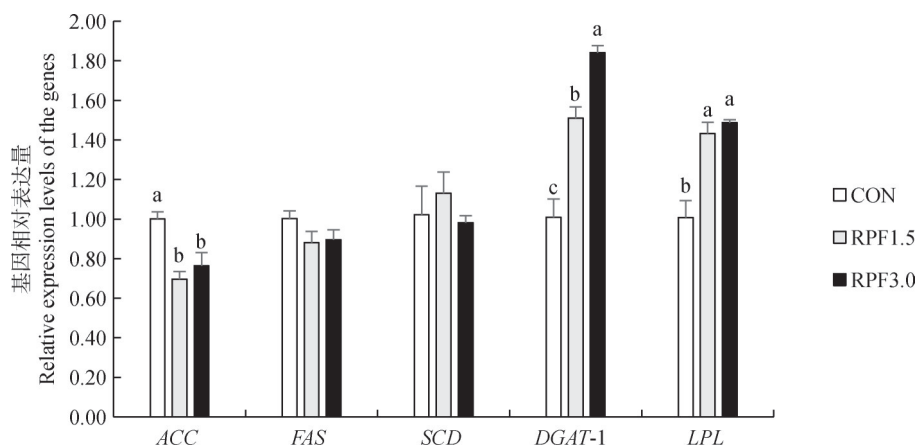


图7 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪合成代谢酶基因表达的影响

Fig. 7 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on gene expression of lipogenesis enzymes in abdominal fat of fattening yaks

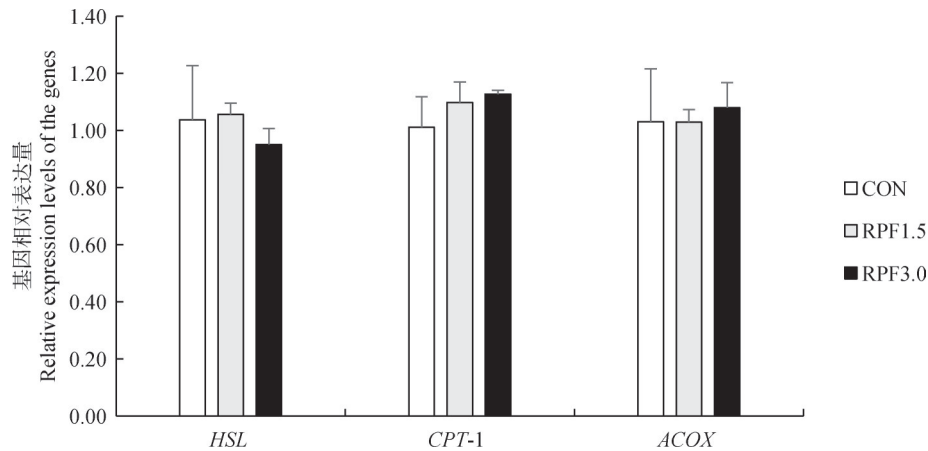


图8 过瘤胃脂肪对育肥牦牛腹部脂肪分解代谢酶基因表达的影响

Fig. 8 Effect of dietary rumen-protected fat supplementation on gene expression of lipolysis enzymes in abdominal fat of fattening yaks

本研究从组织形态学方面证实:RPF促进了育肥牦牛IMF与腹部脂肪组织中脂肪细胞的增殖分化与脂滴沉积,进一步增加了脂肪细胞个数和体积。这与Sun等^[21]研究中添加3%的过瘤胃保护亚麻油可显著增强肉牛IMF沉积的结果相一致。不同部位脂肪沉积总体上按照一定的时间顺序:肾周脂肪、皮下和内脏脂肪、IMF^[22],同时不同部位脂肪组织的代谢机制也有所差异,Smith等^[23]研究发现,IMF脂肪从头合成的乙酰基底物来源乙酸、葡萄糖分别占58.8%、41.2%;而皮下脂肪则分别为85.1%、14.9%。但在本研究中,RPF的添加均不同程度地促进了IMF与腹部脂肪的沉积,脂肪细胞增大,脂滴沉积增加,未观测到不同脂肪组织部位间的明显差异,这可能与RPF经过瘤胃从小肠吸收后为IMF与腹部脂肪合成提供了脂肪酸链,从而降低了脂肪从头合成底物的需求有关。RPF添加对不同部位脂肪组织的脂肪代谢途径的影响,笔者将在下一部分通过相关关键酶基因表达进行探讨。

3.3 过瘤胃脂肪对育肥牦牛脂肪代谢相关转录调控因子基因表达的影响

PPAR γ 、*C/EBP α* 和*SREBP-1*是影响脂肪细胞分化成熟和脂滴合成重要的调控因子^[24]。*PPAR γ* 作为脂肪形成的主要调节因子^[25],不仅可调控成纤维细胞分化为脂肪细胞^[26],同时也可通过激活*FABP4*和*C/EBP α* 促进脂肪细胞分化,从而增强脂肪沉积^[27]。有研究报道,干扰*C/EBP α* 基因表

达能够显著抑制人体脂肪细胞的分化,表明*C/EBP α* 在脂肪分化过程中起着积极的调节作用^[28]。抑制小鼠*PPAR γ* 、*SREBP-1*、*C/EBP α* 基因表达,会导致下游生脂基因*LPL*、*FAS*表达受到抑制^[29]。本研究观察到,在IMF沉积更高的RPF组牦牛IMF和腹部脂肪*PPAR γ* 基因表达同样显著高于CON组,同时,腹部脂肪的*C/EBP α* 基因表达水平以RPF组显著高于CON组,提示RPF补充条件下育肥牦牛脂肪组织转录调控因子*PPAR γ* 、*C/EBP α* 上调表达促进了脂肪细胞的分化和脂滴沉积,从而提高腹部脂肪、IMF沉积能力,与其脂肪细胞形态学分析结果一致。此外,育肥牦牛IMF的*SREBP-1*基因表达量随RPF补充剂量的增长而显著升高,*SREBP-1*基因参与调节脂质合成和脂肪酸氧化分解代谢途径^[30],RPF的补充上调了*SREBP-1*基因表达,进一步调控下游肌肉生脂基因的表达,正向促进IMF沉积。IMF及腹部脂肪的转录调控因子*FABP4*基因表达结果同样以RPF组显著高于CON组,*FABP4*参与脂肪酸摄入和胞间转运,与IMF沉积呈正相关^[31]。RPF补充可能通过*FABP4*基因增强长链脂肪酸运输以促进IMF及腹部脂肪沉积。由此可见,本研究中RPF组牦牛肌肉组织参与IMF沉积的转录调控因子*PPAR γ* 、*FABP4*及*SREBP-1*基因表达均呈现不同程度的上调,作用于下游脂肪代谢关键促进脂肪沉积,且主要集中在RPF3.0组,这与IMF含量自RPF1.5组显著提高,RPF3.0组含量最高结果相符合。

3.4 过瘤胃脂肪对育肥牦牛脂肪代谢关键酶基因表达的影响

动物机体可通过脂肪合成酶和分解酶的基因表达以及脂肪转运蛋白的数量和方向来调节脂肪沉积^[32]。首先,在脂肪合成途径中,Herrera-Marcos等^[33]、Gamarra等^[34]研究发现,ACC、FAS、SCD、DGAT-1都是脂肪合成代谢的关键酶和正向促进因子。ACC为脂肪酸合成的限速酶,催化乙酰辅酶A缩合为丙二酸单酰辅酶A,转化为长链脂肪酸的重要原料^[35]。FAS是脂肪酸从头合成的关键酶,结构域分别执行缩合、脱水 and 转移功能,催化脂酰辅酶A和丙二酸单酰辅酶A反应合成棕榈酸酯^[36]。LPL是脂肪转运的关键酶,其基因表达是决定游离脂肪酸流动的有效指标,组织中基因表达的增加表明体内的游离脂肪酸聚集在脂肪组织中,用于脂质积累和能量储存^[37]。从本研究背最长肌IMF含量及脂肪组织形态学分析结果来看,随着RPF添加水平的升高,育肥牦牛的脂肪沉积得到增强,但同时背最长肌的FAS和ACC基因表达显著降低,作者推测RPF经过瘤胃后从小肠吸收为完整的脂肪酸链进入血液,进一步被肌肉或脂肪组织利用直接进行脂肪酸链的延长、与甘油合成甘油三酯^[38],因而减弱了从乙酰辅酶A开始的脂肪从头合成长链脂肪酸这一过程,相应的关键酶FAS、ACC基因表达下调,提高了育肥牦牛的脂肪合成效率。牦牛IMF和腹部脂肪中DGAT-1基因表达显著增加,并在3.0%RPF水平达到高峰,与上述推测相符,表明RPF的补充为脂肪合成提供了更多的脂肪酸底物,DGAT-1以甘油、脂肪酸为底物催化合成甘油三酯,脂肪合成速度得到增强,促进了牦牛IMF与腹部脂肪合成^[39]。此外,本团队前期研究发现,RPF显著提高了育肥牦牛血清中甘油三酯及非酯化脂肪酸水平^[13],在腹部脂肪组织中检测到的LPL表达升高有利于血液中脂肪酸的吸收转运,促进腹部脂肪细胞对FFA的摄取,从而增加腹部脂肪沉积。在脂肪分解方面,HSL参与脂肪酸分解的限速酶之一,将甘油三酯水解为游离脂肪酸、甘油和甘油二酯^[40]。CPT-1参与脂肪酸的 β 氧化,是脂肪酸分解的关键酶之一^[41]。本研究显示,随着RPF添加水平的升高,IMF的CPT-1基因表达显著上调。研究表明脂肪酸可以诱导CPT-1基因表达升高,增强脂肪酸的氧化作用,为机体提供能量,RPF可能通过PPAR γ 影响CPT-1基因转录,诱导其基因表达增强^[42]。

4 结 论

综上所述,日粮补充RPF能够通过调控脂肪组织脂肪代谢相关转录调控因子及关键酶基因表达,促进脂肪细胞分化与体积增大,直接利用PRF的脂肪酸以合成脂肪,减弱脂肪从头合成,有效增强育肥牦牛IMF及腹部脂肪沉积,3.0%RPF补充效果优于1.5%。

参考文献(References):

- [1] 尚恺圆,江明锋,官久强,等.围产期母体营养调控对犏牦牛生长发育、血清生化及免疫功能的影响[J].畜牧兽医学报,2024,55(4):1638-1648.
SHANG K Y,JIANG M F,GUAN J Q,et al. Effects of maternal nutritional regulation in transition period on growth and development, serum biochemistry and immune function of yak calves[J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2024, 55 (4) : 1638-1648. (in Chinese)
- [2] SILVA L H P,RODRIGUES R T S,ASSIS D E F, et al. Explaining meat quality of bulls and steers by differential proteome and phosphoproteome analysis of skeletal muscle[J]. *J Proteomics*,2019,199:51-66.
- [3] 杨东梅,张久盘,宋雅萍,等.共培养体系下牛骨骼肌细胞对脂肪细胞的调控作用研究[J].中国农业科学,2024,57(18):3704-3718.
YANG D M,ZHANG J P,SONG Y P, et al. Research on the regulatory effects of bovine skeletal muscle cells on adipocytes under co-culture conditions [J]. *Scientia Agricultura Sinica*,2024, 57(18) :3704-3718. (in Chinese)
- [4] 刘亚倩,丁维芹,孙永刚,等.牦牛脂肪沉积的影响因素及研究进展[J].饲料工业,2024,45(3):60-66.
LIU Y Q,DING W Q,SUN Y G, et al. Influencing factors and research progress of yak fat deposition[J]. *Feed Industry*,2024,45(3):60-66. (in Chinese)
- [5] VAN NIEUWENHOVEN F A,VANDER VUSSE G J, GLATZ J F C. Membrane - associated and cytoplasmic fatty acid - binding proteins [J]. *Lipids*, 1996,31(1Part2):S223-S227.
- [6] 徐 思.非经典RNA结合蛋白-脂肪酸合成关键酶与lncRNA的相互作用及其调控机制[D].南昌:南昌大学,2024.
XU S. Interactions of the non-classical RNA-binding proteins/the key enzymes of fatty acid synthesis with

- lncRNAs and their regulatory mechanism [D]. Nanchang: Nanchang University, 2024. (in Chinese)
- [7] 吴江鸿, 胡斯乐, 祁云霞, 等. FASN 基因与反刍动物脂肪形成的关系[J]. 畜牧与兽医, 2013, 45(7): 100-103.
- WU J H, HU S L, QI Y X, et al. Association of FASN genes with adipogenesis in ruminants [J]. *Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2013, 45(7): 100-103. (in Chinese)
- [8] 李雪曼. LPL 基因的增强子鉴定及其在脂肪沉积中的功能研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2023.
- LI X M. Identification of LPL gene enhancer and its function in fat deposition [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2023. (in Chinese)
- [9] 瞿敏. Grb14 通过 HSL 促进肝脏细胞脂肪分解的作用机理[D]. 合肥: 安徽大学, 2021.
- QU M. The mechanism of Grb14 enhances the HSL-mediated lipolysis in liver cells [D]. Hefei: Anhui University, 2021. (in Chinese)
- [10] 滕佳伍. 过瘤胃脂肪对反刍动物瘤胃代谢功能的影响研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2006.
- TENG J W. The effects of rumen protected fat on the function of rumen metabolism [D]. Xianyang: Northwest A&F University, 2006. (in Chinese)
- [11] 中华人民共和国农业部. 肉牛饲养标准: NY/T 815—2004[S]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
- The Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Feeding standard of beef cattle: NY/T 815-2004 [S]. Beijing: China Agriculture Press, 2004. (in Chinese)
- [12] 张丽英. 饲料分析及饲料质量检测技术[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003.
- ZHANG L Y. Feed analysis and feed quality testing technology [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2003. (in Chinese)
- [13] 袁越, 周建旭, 罗晓林, 等. 过瘤胃脂肪对育肥牦牛生产性能、血清生化及屠宰性能的影响[J]. 畜牧兽医学报, 2025, 56(8): 3849-3860.
- YUAN Y, ZHOU J X, LUO X L, et al. Effect of rumen-protected fat on growth, serum biochemistry and slaughter performance of fattening yaks [J]. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 2025, 56(8): 3849-3860. (in Chinese)
- [14] 钟奇祺, 黎力之, 幸清风, 等. 纳米氧化锌对育肥牛生产性能、血清指标和背最长肌肌内脂肪沉积相关基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2022, 34(2): 1067-1075.
- ZHONG Q Q, LI L Z, XING Q F, et al. Effects of Nano-Zinc Oxide on performance, serum indexes and expression of intramuscular fat deposition related genes in *longissimus dorsi* muscle of fattening cattle [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34(2): 1067-1075. (in Chinese)
- [15] 刘凯. 甜菜碱和过瘤胃脂肪对育肥羊生产性能和肌肉脂肪酸组成的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- LIU K. Effects of betaine and rumen protected fat on the performance and the muscle fatty acids composition of finishing sheep [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2016. (in Chinese)
- [16] 杨致玲, 杨文强, 吴树峰, 等. 过瘤胃不饱和脂肪对安格斯牛生长性能和牛肉脂肪酸组成的影响[J]. 动物营养学报, 2018, 30(11): 4444-4452.
- YANG Z L, YANG W Q, WU S F, et al. Effects of dietary rumen undegradable unsaturated fat on growth performance and fatty acid composition of muscle in Angus beef [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2018, 30(11): 4444-4452. (in Chinese)
- [17] 靳生伟, 孙永刚, 祁增源, 等. 冷季不同饲养方式对牦牛生长性能及脂肪沉积的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2024(16): 104-108, 119.
- JIN S W, SUN Y G, QI Z Y, et al. Effects of different feeding methods on growth performance and fat deposition of yaks during the cold season [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2024(16): 104-108, 119. (in Chinese)
- [18] 苗志国, 谢红兵, 王永强, 等. 淮南猪与长白猪脂肪代谢酶及脂联素的发育差异[J]. 贵州农业科学, 2018, 46(1): 61-63.
- MIAO Z G, XIE H B, WANG Y Q, et al. Development difference in fat metabolic enzymes and serum adiponectin between Huainan and Landrace pig [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2018, 46(1): 61-63. (in Chinese)
- [19] XIONG L, PEI J, KALWARQ, et al. Fat deposition in yak during different phenological seasons [J]. *Livest Sci*, 2021(251): 104671.
- [20] SCHUMACHERM, DELCURTO WYFFELS H, THOMSON J, et al. Fat deposition and fat effects on meat quality-a review [J]. *Animals*, 2022, 12(12): 1550.

- [21] SUN C H, LEE J S, NEJAD J G, et al. Effect of a rumen-protected microencapsulated supplement from linseed oil on the growth performance, meat quality, and fatty acid composition in Korean native steers[J]. *Animals*, 2021, 11(5):1253.
- [22] HAUSMAN G J, BASU U, DU M, et al. Intermuscular and intramuscular adipose tissues: bad vs. good adipose tissues[J]. *Adipocyte*, 2014, 3(4): 242-255.
- [23] SMITH S B, BLACKMON T L, SAWYER J E, et al. Glucose and acetate metabolism in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissues from steers infused with glucose, propionate, or acetate[J]. *J Anim Sci*, 2018, 96(3):921-929.
- [24] LIU S, HUANG J, WANG X, et al. Transcription factors regulate adipocyte differentiation in beef cattle [J]. *Anim Genet*, 2020, 51(3):351-357.
- [25] LEE J E, GE K. Transcriptional and epigenetic regulation of PPAR γ expression during adipogenesis [J]. *Cell Biosci*, 2014, 4:29.
- [26] 行情文, 吴 华, 刘嘉华, 等. 低氧环境紫锥菊提取物-菊苣酸通过PPAR信号通路对SD大鼠肝脏组织脂肪合成的影响[J]. *中国兽医学报*, 2024, 44(1): 135-140.
- XING Q W, WU H, LIU J H, et al. Effect of *Echinacea purpurea* extract chicory acid on lipid synthesis in SD rat liver tissues via PPAR signaling pathway in hypoxic environment[J]. *Chinese Journal of Veterinary Science*, 2024, 44(1): 135-140. (in Chinese)
- [27] GU H, ZHOU Y, YANG J, et al. Targeted overexpression of PPAR γ in skeletal muscle by random insertion and CRISPR/Cas9 transgenic pig cloning enhances oxidative fiber formation and intramuscular fat deposition [J]. *FASEB J*, 2021, 35(2):e21308.
- [28] SCHUBERT M, BECHER S, WALLERT M, et al. The peroxisome proliferator-activated receptor(PPAR)- γ antagonist 2-Chloro-5-Nitro-N-Phenylbenzamide (GW9662) triggers perilipin 2 expression via PPAR δ and induces lipogenesis and triglyceride Accumulation in Human THP-1 macrophages [J]. *Mol Pharmacol*, 2020, 97(3):212-225.
- [29] LIM S H, LEE H S, HAN H K, et al. Saikosaponin A and D inhibit adipogenesis via the AMPK and MAPK signaling pathways in 3T3-L1 adipocytes [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(21):11409.
- [30] 斯琴图雅, 才文明, 梅 花, 等. 科尔沁牛不同组织脂肪酸含量与SCD和SREBP-1基因表达相关分析[J]. *中国饲料*, 2024(14):20-24.
- SIQIN T Y, CAI W M, MEI H, et al. Correlation analysis between fatty acid content and expression of SCD and SREBP-1 gene in different tissue of Horqin cattle[J]. *China Feed*, 2024(14):20-24. (in Chinese)
- [31] DEL PINO L M, URRUTIA O, ARANA A, et al. Expression of key myogenic, fibrogenic and adipogenic genes in longissimus thoracis and masseter muscles in cattle[J]. *Animals*, 2020, 14(7):1510-1519.
- [32] MASOODI M, KUDA O, ROSSMEISL M, et al. Lipid signaling in adipose tissue: Connecting inflammation & metabolism [J]. *BBA-Mol Cell Biol L*, 2015, 1851(4):503-518.
- [33] HERRERA-MARCOS L V, OSADA J, LOU-BONAFONTE J M, et al. Prenylcysteine oxidase 1, a pro-oxidant enzyme of low density lipoproteins [J]. *Front Biosci-Landmark*, 2018, 23(6):1020-1037.
- [34] GAMARRA D, ALDAI N, ARAKAWA A, et al. Distinct correlations between lipogenic gene expression and fatty acid composition of subcutaneous fat among cattle breeds[J]. *BMC Vet Res*, 2018, 14:1-12.
- [35] MODIRI S, ZAHIRI H S, VALI H, et al. Evaluation of transcription profile of acetyl-CoA carboxylase (ACCase) and acyl-ACP synthetase (AAS) to reveal their roles in induced lipid accumulation of *Synechococcus* sp. HS01[J]. *Renew Energy*, 2018, 129:347-356.
- [36] OH D, NAM I, HWANG S, et al. *In vivo* evidence on the functional variation within fatty acid synthase gene associated with lipid metabolism in bovine longissimus dorsi muscle tissue [J]. *Genes Genom*, 2018, 40: 289-294.
- [37] 郭同军. 去势影响西门塔尔牛脂肪沉积的生理机制研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2015.
- GUO T J. Study on the physiological mechanism of fat deposition by castration in Simmental cattle [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2015. (in Chinese)
- [38] 施建川. 过瘤胃脂肪和过瘤胃葡萄糖对杜蒙萨羊生长性能、营养物质表观消化率和肉品质的影响[D]. 银川:宁夏大学, 2023.
- SHI J C. Effects of rumen-protected fat and rumen-

- protected glucose on growth performance, nutrient apparent digestibility and meat quality of Dumengsa sheep [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2023. (in Chinese)
- [39] 杨致玲, 杨国义, 刘 旗, 等. 过瘤胃不饱和脂肪对安格斯肉牛生长性能、血清指标及相关基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2019, 31(8): 3632-3642.
- YANG Z L, YANG G Y, LIU Q, et al. Effects of rumen undegradable unsaturated fat on growth performance, biochemical indices and related gene expression of Angus beef [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2019, 31 (8) : 3632-3642. (in Chinese)
- [40] PURDOM T, KRAVITZ L, DOKLADNY K, et al. Understanding the factors that effect maximal fat oxidation[J]. *J Int Soc Sports Nutr*, 2018, 15(3): 1-10.
- [41] WATT M, SPRIET L L. Triacylglycerol lipases and metabolic control: implications for health and disease [J]. *Am J Physiol-Endoc M*, 2010, 299(2): 162-168.
- [42] 贺 杰, 漆正堂, 丁树哲. 运动与肉碱棕榈酰转移酶-I 研究进展[J]. 中国运动医学杂志, 2008(6): 794-797.
- HE J, QI Z T, DING S Z. Progress in exercise and carnitine palmitoyltransferase-I [J]. *Chinese Journal of Sports Medicine*, 2008(6): 794-797. (in Chinese)
- (编辑 范子娟)