

柏琴, 罗晓林, 安添午, 等. 不同年龄放牧牦牛肌内脂肪沉积与生长发育、血清生化指标及肌肉品质相关关系研究 [J]. 畜牧与兽医, 2025, 57 (10): 21-30.

BAI Q, LUO X L, AN T W, et al. Correlation of intramuscular fat deposition with growth, serum biochemical indices, and meat quality in grazing yak at different ages [J]. Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2025, 57 (10): 21-30.

不同年龄放牧牦牛肌内脂肪沉积与生长发育、血清生化指标及肌肉品质相关关系研究

柏琴, 罗晓林, 安添午, 官久强, 赵洪文, 姜臻, 尚恺圆, 沙泉, 张翔飞*

(四川省草原科学研究院, 四川 成都 611731)

摘要: 旨在探究不同年龄阶段放牧牦牛肌内脂肪 (IMF) 沉积与生长发育、代谢调控激素、肌肉品质及脂肪代谢关键酶之间的相关关系。选取相同放牧条件下不同年龄阶段 (0.5、1.5、2.5、3.5、4.5 岁) 健康公牦牛 30 头, 每个年龄阶段各 6 头, 采用 Pearson 法对各阶段生长性能、血清生化指标、关键酶活性以及肉品质进行相关性分析。结果: 牦牛年龄与体重及体尺指标之间呈显著正相关关系 ($P < 0.05$); 肌肉 IMF 含量与牦牛年龄、体重及体尺指标之间呈显著正相关 ($P < 0.05$)。血清脂质代谢物中, 肌肉 IMF 含量与血清胆固醇 (CHO)、非酯化脂肪酸 (NEFA)、 β -羟基丁酸 (BHBA) 呈显著正相关 ($P < 0.05$); 与年龄呈正相关的激素包括胰岛素 (INS)、瘦素 (LEP) ($P < 0.05$); IMF 含量与 LEP 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 与胰高血糖素 (GLN)、胰岛素样生长因子-1 (IGF-1)、抵抗素 (RETN) 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。肌肉品质方面, 牦牛年龄、IMF 含量分别与肌肉剪切力、 $\text{pH}_{24\text{h}}$ 值呈显著正相关 ($P < 0.05$)。牦牛年龄、IMF 含量分别与肌肉蛋白质、水分含量呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。此外, 牦牛年龄与肌肉中脂肪合成关键酶乙酰辅酶 A 羧化酶 (ACC)、脂肪酸合成酶 (FAS)、二酯酰甘油酰基转移酶 1 (DGAT1) 以及脂蛋白脂酶 (LPL) 活性呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而与脂肪分解代谢酶激素敏感脂肪酶 (HSL) 之间则呈显著负相关 ($P < 0.05$); IMF 含量与 ACC、FAS、DGAT1、LPL 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与 HSL 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。综上, 年龄显著影响牦牛生长发育、激素分泌、肌肉品质和 IMF 沉积, 能量代谢相关激素 LEP、GLN、IGF-1、RETN, 脂肪代谢关键酶 FAS、ACC、DGAT1、LPL、HSL 在放牧牦牛 IMF 沉积过程中发挥重要调控作用。

关键词: 牦牛; 年龄; 肌内脂肪; 脂肪代谢; 相关性分析

中图分类号: S823.8+5 文献标志码: A 文章编号: 0529-5130(2025)10-0021-10

Correlation of intramuscular fat deposition with growth, serum biochemical indices, and meat quality in grazing yak at different ages

BAI Qin, LUO Xiaolin, AN Tianwu, GUAN Jiuqiang, ZHAO Hongwen,

JIANG Zhen, SHANG Kaiyuan, SHA Quan, ZHANG Xiangfei*

(Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu 611731, China)

Abstract: This study aims to elucidate the correlativity between intramuscular fat (IMF) deposition of grazing yaks at different ages and their growth, serum metabolites, energy metabolism-related hormones, meat quality and key enzymes involved in fat metabolism. A total of 30 healthy male yaks from the same pasture under the same grazing condition, aged 0.5, 1.5, 2.5, 3.5, and 4.5 years, were selected and divided into five groups corresponding to their ages with six yaks in each age group. Then, the growth performance of the animals was measured at each developmental stage. Blood samples were collected from the yaks to determine their serum biochemical parameters and key enzyme activities. And, muscle samples were simultaneously obtained for analysis of meat quality traits. Finally, Pearson correlation analysis was conducted among all measured parameters. The results showed significant positive correlations between the age of the yaks and their body weight, body size indicators ($P < 0.05$). Their muscle IMF content was also significantly positively correlated with age, body weight, and

收稿日期: 2024-10-09; 修回日期: 2025-07-15

基金项目: 四川省林草科技创新团队项目; 草畜牧业关键技术研究与推广; 四川省公益性科研院所基本科研业务费项目; 放牧牦牛季节性养分摄入盈缺规律及其营养代谢研究; 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养技术研究示范; 国家肉牛牦牛产业技术体系项目 (CARS-37)

第一作者: 柏琴, 女, 硕士研究生

* 通信作者: 张翔飞, 博士, 副研究员, 研究方向: 反刍动物营养研究, E-mail: zxfsciau@foxmail.com。

body size indicators ($P < 0.05$). In terms of serum lipid metabolites, there was also a significantly positive correlation between IMF content and serum cholesterol (CHO), non-esterified fatty acids (NEFA) and β -hydroxybutyrate (BHBA) ($P < 0.05$). Insulin (INS) and leptin (LEP) in the yaks were positively correlated with age ($P < 0.05$). The IMF content in the animals showed a significant positive correlation with LEP ($P < 0.05$) and significantly negative correlations with glucagon (GLN), insulin-like growth factor-I (IGF-I), and resistin (RETN) ($P < 0.05$). With respect to meat quality, there were significantly positive correlation between age and muscle shear force, $\text{pH}_{24\text{h}}$. The IMF content showed correlations with them ($P < 0.05$). The age of the grazing yaks was significantly negatively correlated with their muscle protein and moisture content ($P < 0.05$), and the IMF content showed correlations with them ($P < 0.05$). Last but not the least, the yak age was significantly positively correlated with their activity or concentration of key lipogenesis enzymes acetyl-CoA carboxylase (ACC), fatty acid synthase (FAS), diacylglycerol acyltransferase 1 (DGAT1), and lipoprotein lipase (LPL) ($P < 0.05$); but significantly negatively correlated with the lipolysis enzyme hormone-sensitive lipase (HSL) ($P < 0.05$). Similarly, the IMF content showed significantly positive correlations with ACC, FAS, DGAT1, and LPL ($P < 0.05$), and a significantly negative correlation with HSL ($P < 0.05$). In summary, the yaks' age significantly influenced their growth, hormone secretion, meat quality, and IMF deposition. The energy metabolising hormones LEP, GLN, IGF-I, RETN, and the key fat metabolising enzymes FAS, ACC, DGAT1, LPL, and HSL played important regulatory roles in IMF deposition in grazing yaks.

Keywords: yak; age; intramuscular fat; lipid metabolism; correlation

牦牛 (*Bos grunniens*) 是主要分布在青藏高原及毗邻地区高山、亚高山地区 (2 500~6 000 m) 的特有物种。作为我国高寒牧区重要的放牧草食家畜, 牦牛为当地牧民提供了主要的动物性食品——乳和肉, 是高原地区居民主要的蛋白质和脂质来源之一^[1]。随着国民饮食结构的改变以及畜牧业快速发展, 牛肉已成为我国第三大肉食品, 仅次于猪肉和禽肉, 牦牛肉也是我国牛肉市场的重要供给来源。一般而言, 随着动物的生长发育, 其生长速度通常呈现前期快后期慢的特点。石斌刚^[2]发现, 天祝牦牛在 6~30 月龄段生长速度比 30~54 月龄段快, 即 6~30 月龄段是牦牛主要的生长发育阶段。Harrison 等^[3]研究发现, 杂交牛从出生到 1 岁阶段, 其组织器官生长速度最快, 随后其生长速度逐渐放缓。这一变化主要源于犊牛体重的增加, 包括肌肉和骨骼等组织器官的增长, 而成年牛的体重增加主要是体内脂肪的积累。有研究表明, 动物年龄 (AGE) 对绵羊血液指标^[4]、雷琼黄牛和利雷杂 F1 代 (利木赞牛 ♂ × 雷琼黄牛 ♀) 肌肉品质^[5] 以及梅花鹿肌肉脂肪沉积^[6] 有显著影响。随着年龄的增长, 家畜生长、代谢与产品品质的发育性规律研究对于科学养殖模式的建立具有重要的参考价值。然而, 目前关于不同年龄阶段牦牛的生长发育、激素分泌及肌肉品质变化的相关性分析研究鲜有报道。

肌肉脂肪 (IMF) 是肉质调控的关键因素之一, 主要由肌肉中脂溶性和脂类物质积累而成。肌肉中脂肪含量、脂肪酸组成与肉品质密切相关, 而 IMF 沉积有助于肌肉嫩度提升, 改善肉质口感^[7]。较高的 IMF 可切断肌纤维束的交联结构来改善肉产品嫩度, 并且有利于肉产品在食用咀嚼过程中肌纤维的断裂^[8]; IMF 区别于其他脂肪组织的特点是富含磷脂和

不饱和脂肪酸, 能够在肉产品烹饪过程中形成挥发性风味物质, 提高肉品风味^[9]。在肉牛和奶牛上的研究发现, IMF 的沉积受营养^[10]、激素水平^[11]、脂肪代谢关键酶^[12] 等多重调控, 同时 IMF 沉积也是脂肪酸合成与分解动态平衡的结果, 由脂肪酸合成酶和分解酶共同参与。然而, 有研究报道各品种牦牛肌肉 IMF 含量均低于黄牛^[13], 牦牛肌肉 IMF 沉积的不同可能来源于肌肉脂肪细胞脂肪代谢途径及其调控机制的差异。因此, 研究牦牛肌肉 IMF 沉积机制及其影响因素成为改善牦牛肉食用品质、提升产品市场竞争力的重要课题之一。

前期研究中, 课题组比较分析了不同年龄段放牧牦牛生长发育、肌肉品质及 IMF 沉积的变化情况^[14], 本研究拟在此基础上, 以 IMF 为切入点, 深入分析牦牛年龄、生长发育、血清生化、代谢调控激素、肌肉品质、IMF 及脂肪代谢途径之间的相关关系, 揭示牦牛生长、营养代谢与产品品质的发育性规律, 挖掘牦牛肌肉 IMF 沉积的潜在调控靶点。

1 材料与方法

1.1 试验动物

本研究中动物试验由四川省草原科学研究院实验动物伦理委员会批准 (批准号: 20221012)。从同一天然牧场内饲养管理条件一致的放牧牛群中随机选取不同年龄段 (0.5、1.5、2.5、3.5、4.5 岁) 的健康公牦牛作为研究对象, 每个年龄段 6 头, 共计 30 头。各年龄段体重分别为: (85.17±4.69)、(118.42±5.04)、(167.83±5.97)、(212.33±5.67) 和 (238.48±6.19) kg。

1.2 牦牛生长发育指标检测

于晨牧前对牦牛进行生长发育相关指标的测定,

包括：体重、体高、体长、胸围、管围。

1.3 血清相关指标检测

采集所有试验牛颈静脉血，收集血清置于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存，用于血清生化及能量代谢调控相关激素指标的测定。

血清代谢物，包括：血清葡萄糖（GLU）、尿素氮（UREA）、白蛋白（ALB）、球蛋白（GLB）、总蛋白（TP）。利用全自动生化分析仪（Chemray 800，深圳雷杜生命科学股份有限公司）测定各指标含量。

血清脂类代谢物，包括：甘油三酯（TG）、胆固醇（CHO）、非酯化脂肪酸（NEFA）、 β -羟基丁酸（BHBA）。采用酶联免疫吸附（ELISA）法通过酶标仪（Epoch, BioTek, 美国）测定各指标含量。相关检测试剂盒购自上海酶联生物科技有限公司。

血清能量代谢调控激素，包括：血清胰高血糖素（GLN）、瘦素（LEP）、脂联素（APN）、胰岛素样生长因子-I（IGF-I）、胰岛素（INS）、抵抗素（RETN）。采用ELISA法通过酶标仪测定各指标水平。相关检测试剂盒购自上海酶联生物科技有限公司。

1.4 肌肉品质测定

对各年龄阶段牦牛进行统一屠宰，采集左半胴体12~13肋骨间背最长肌肌肉进行肉质分析。

pH值：采用上海雷磁pHS-3D型pH计，分别测定宰后 $\text{pH}_{1\text{h}}$ 值和 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存24h后测定 $\text{pH}_{24\text{h}}$ 值；肉色：于牦牛屠宰后1h内，使用美能达CR-410色差仪对肌肉肉色（亮度 L^* 、红度 a^* 、黄度 b^* ）进行测定；熟肉率：使用称重法测定；剪切力：通过CLM-3B数显式型肌肉嫩度仪测定。

1.5 肌肉营养指标与脂肪酸组成分析

IMF含量采用索氏抽提法测定；肌肉蛋白质含量使用凯氏定氮仪测定；直接干燥法测定水分含量；脂肪酸组成利用气相色谱法进行测定，包括：饱和脂肪酸（SFA）、单不饱和脂肪酸（MUFA）和多不饱和脂肪酸（PUFA）含量，并计算不饱和脂肪酸/饱和脂肪酸（UFA/SFA）比值、多不饱和脂肪酸/饱和脂肪酸（PUFA/SFA）比值。

1.6 脂肪代谢关键酶及其含量分析

利用ELISA法测定牦牛生长发育过程中肌肉IMF关键酶活性或含量，包括：脂肪合成相关酶，如乙酰辅酶A羧化酶（ACC）、脂肪酸合成酶（FAS）、硬脂酰辅酶A去饱和酶（SCD）、二酰基甘油转移酶1（DGAT1），以及脂肪分解相关的激素敏感脂肪酶（HSL）、脂肪酸过氧化物酶（ACOX）和肉碱脂酰转移酶I（CPT-1）、脂蛋白脂酶（LPL）。相关检测试剂盒购自上海酶联生物科技有限公司。

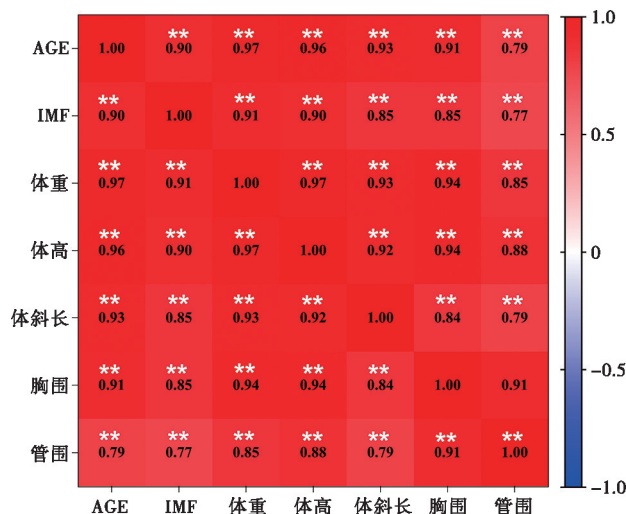
1.7 数据统计与分析

各年龄阶段牦牛生长发育指标、血清相关指标、肌肉品质、肌肉营养指标与脂肪酸组成以及脂肪代谢关键酶等检测数据已发表^[14]，本文重点通过SAS 9.4 Pearson相关性分析，解析不同年龄阶段放牧牦牛肌肉内脂肪（IMF）沉积与生长发育、血清代谢物、代谢调控激素、肌肉品质之间的相关关系， $P<0.05$ 为显著相关。

2 结果

2.1 牦牛年龄、IMF含量与生长发育的相关性分析

由图1可知，与牦牛年龄增长呈显著正相关（ $P<0.01$ ）的包括：IMF（ $r=0.90$ ）、体重（ $r=0.97$ ）、体高（ $r=0.96$ ）、体斜长（ $r=0.93$ ）、胸围（ $r=0.91$ ）和管围（ $r=0.79$ ）；与肌肉IMF含量呈显著正相关（ $P<0.01$ ）的有体重（ $r=0.91$ ）、体高（ $r=0.90$ ）、体斜长（ $r=0.85$ ）、胸围（ $r=0.85$ ）和管围（ $r=0.77$ ）。此外，体重与体高（ $r=0.97$ ）、体斜长（ $r=0.93$ ）、胸围（ $r=0.94$ ）和管围（ $r=0.85$ ）也均呈显著正相关关系（ $P<0.01$ ）。



注：*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$ ，下同。

图1 牦牛年龄、IMF含量与生长发育的相关性分析

2.2 牦牛年龄、IMF含量与血清生化指标相关性分析

由图2A可知，放牧牦牛年龄与血清生化指标UREA（ $r=0.52$ ）呈显著正相关（ $P<0.01$ ），IMF含量同样与UREA（ $r=0.42$ ）水平显著正相关（ $P=0.03$ ）。此外，GLU与UREA（ $r=0.47$ ）呈显著正相关（ $P=0.02$ ），TP与ALB（ $r=0.54$ ）、GLB（ $r=0.87$ ）也呈显著正相关关系（ $P<0.01$ ）。

2.3 牦牛年龄、IMF 含量与血清脂类代谢物的相关性分析

由图 2B 可知，与牦牛年龄增长呈显著正相关的脂类代谢物为 CHO ($r=0.51$, $P=0.01$)，CHO 同时

也与 IMF 含量 ($r=0.46$) 呈显著正相关关系 ($P=0.02$)。此外，NEFA 与 BHBA ($r=0.47$) 之间呈显著正相关 ($P=0.03$)。

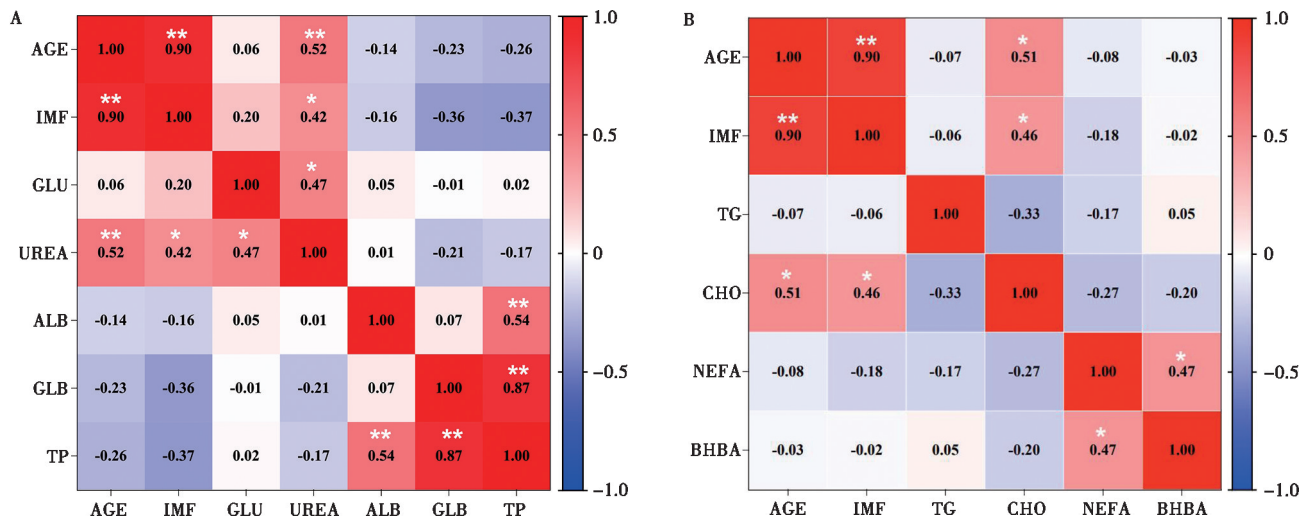


图 2 牦牛年龄、IMF 含量与血清生化指标 (A) 及其与血清脂类代谢物 (B) 的相关性分析

2.4 牦牛年龄、IMF 含量与血清能量代谢激素水平相关性分析

由图 3 可知，血清能量代谢调控激素中 INS ($r=0.54$)、LEP ($r=0.64$) 与牦牛年龄呈显著正相关关系 ($P<0.01$)，而 GLN ($r=-0.49$, $P=0.01$)，IGF-I ($r=-0.72$, $P<0.01$)，RETN ($r=-0.42$, $P=0.02$) 与之呈显著负相关。同样，肌肉 IMF 含量与 LEP ($r=0.55$) 呈显著正相关关系 ($P<0.01$)，

而与 IMF 含量呈显著负相关的激素包括：GLN ($r=-0.45$, $P=0.02$)，IGF-I ($r=-0.70$, $P<0.01$)，RETN ($r=-0.38$, $P=0.04$)。此外，GLN 水平与 RETN ($r=0.49$) 呈显著正相关 ($P=0.01$)；LEP 与 INS 分泌水平 ($r=0.53$) 呈显著正相关 ($P<0.01$)，与 IGF-I 水平 ($r=-0.47$) 呈显著负相关关系 ($P=0.01$)。

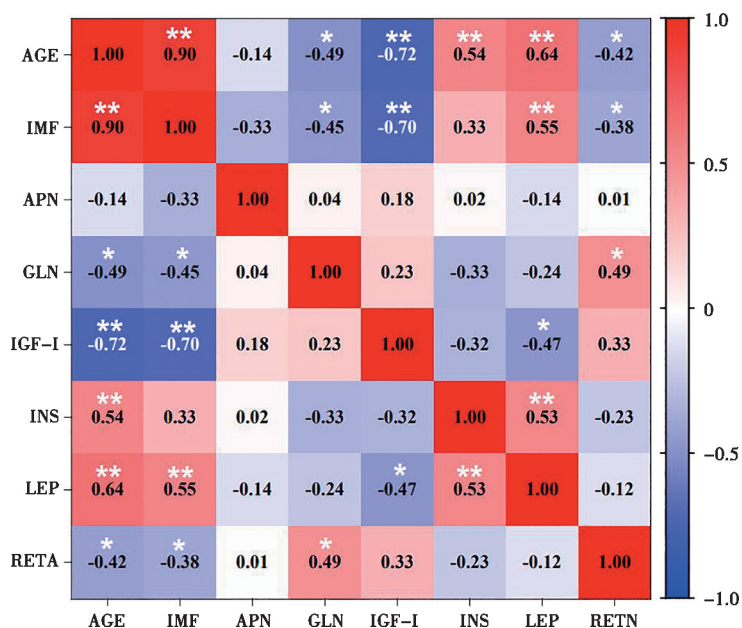


图 3 牦牛年龄、IMF 含量与血清能量代谢激素水平的相关性分析

2.5 牦牛年龄、IMF含量与肌肉品质相关性分析

由图4可知,牦牛年龄与肌肉IMF含量($r=0.90$)、剪切力($r=0.73$)、 pH_{24h} 值($r=0.51$)均呈显著正相关($P<0.01$),与肉色 a^* ($r=-0.40$, $P=0.03$)和熟肉率($r=-0.48$, $P=0.01$)均呈显著负相关。肌肉IMF含量与剪切力($r=0.69$, $P<$

0.01)和 pH_{24h} 值($r=0.41$, $P=0.03$)均呈显著正相关,与肉色 a^* ($r=-0.45$)呈显著负相关($P=0.01$)。此外,剪切力与熟肉率($r=-0.46$, $P=0.01$)和肉色 a^* ($r=-0.38$, $P=0.04$)呈显著负相关。

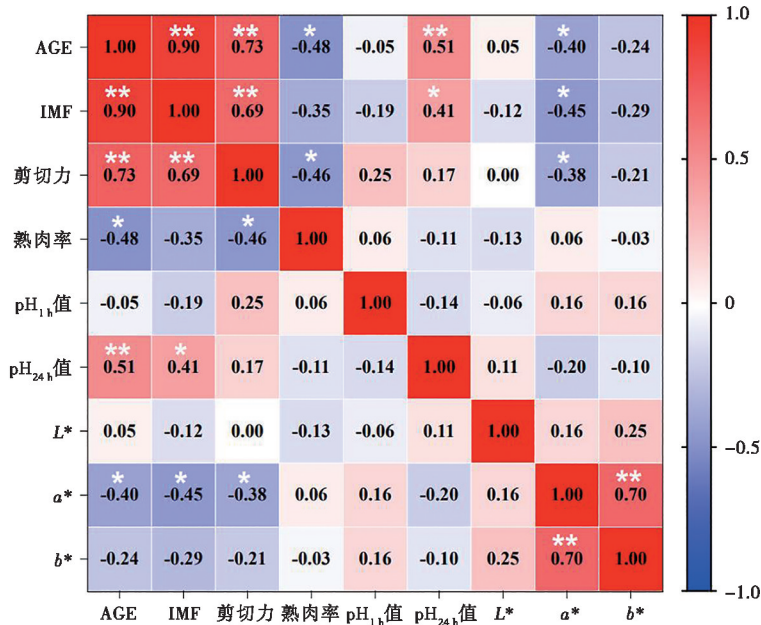


图4 牦牛年龄、IMF含量与肌肉品质的相关性分析

2.6 牦牛年龄、IMF含量与肌肉营养成分相关性分析

由图5可知,牦牛年龄分别与肌肉蛋白质含量($r=-0.41$, $P=0.03$),水分含量($r=-0.54$, $P<0.01$)呈显著负相关关系,同时IMF含量也分别与肌肉蛋白质($r=-0.45$, $P=0.01$),水分含量

($r=-0.47$, $P=0.01$)呈显著负相关;此外,未发现牦牛年龄、IMF含量与脂肪酸组成之间有显著的相关性($P>0.05$),SFA分别与MUFA($r=-0.88$)、PUFA($r=-0.72$)、U/S($r=-0.99$)、P/S($r=-0.86$)均呈显著负相关关系($P<0.01$)。

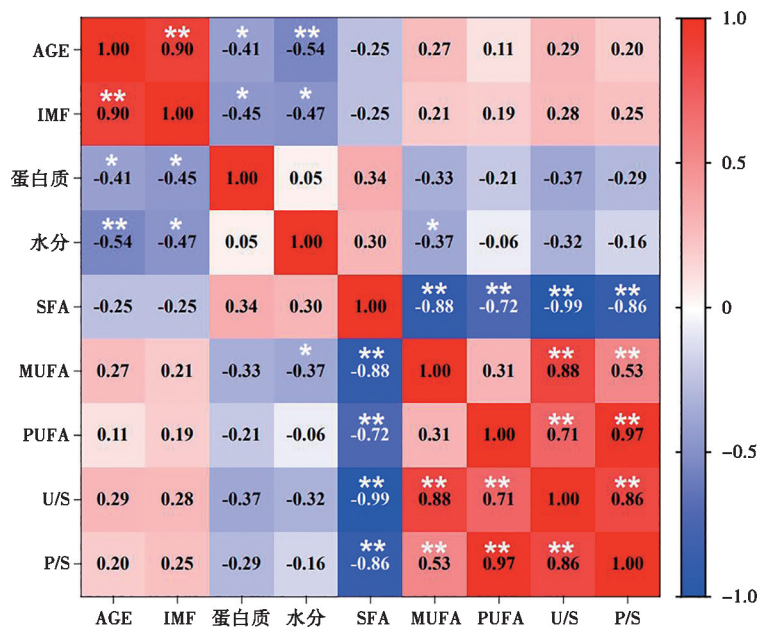


图5 牦牛年龄、IMF含量与肌肉营养成分相关性分析

2.7 牦牛年龄、IMF 含量与肌肉脂肪代谢酶活性或含量相关性分析

由图 6 可知, 与年龄增长呈显著正相关 ($P < 0.01$) 的脂肪代谢酶包括: ACC ($r = 0.72$)、DGAT1 ($r = 0.64$)、FAS ($r = 0.55$)、LPL ($r = 0.58$), 显著负相关的有 HSL ($r = -0.50$, $P = 0.01$)。在 IMF 沉积过程中, IMF 含量与脂肪合成关键酶 ACC ($r = 0.57$, $P < 0.01$), DGAT1 ($r = 0.58$, $P < 0.01$), FAS ($r = 0.50$, $P = 0.01$), LPL ($r = 0.69$, $P < 0.01$) 活性呈显著正相关, 与脂肪分解关键酶 HSL ($r = -0.57$) 呈显著负相关 ($P < 0.01$)。此外, 脂肪合成酶中 ACC

与 DGAT1 ($r = 0.59$, $P < 0.01$) 和 LPL ($r = 0.42$, $P = 0.02$) 呈显著正相关, 与 HSL ($r = -0.53$) 呈显著负相关 ($P < 0.01$); DGAT1 与 FAS ($r = 0.52$)、LPL ($r = 0.62$) 均呈显著正相关 ($P < 0.01$), 与 HSL ($r = -0.44$) 呈显著负相关 ($P = 0.02$); FAS 与 HSL ($r = -0.45$) 呈显著负相关 ($P = 0.01$)。脂肪分解酶中 ACOX 与 LPL ($r = 0.41$) 呈显著正相关 ($P = 0.02$), 与 HSL ($r = -0.40$) 呈显著负相关 ($P = 0.03$); CPT-I 与 FAS ($r = 0.45$) 和 LPL ($r = 0.44$) 均呈显著正相关 ($P = 0.01$)。

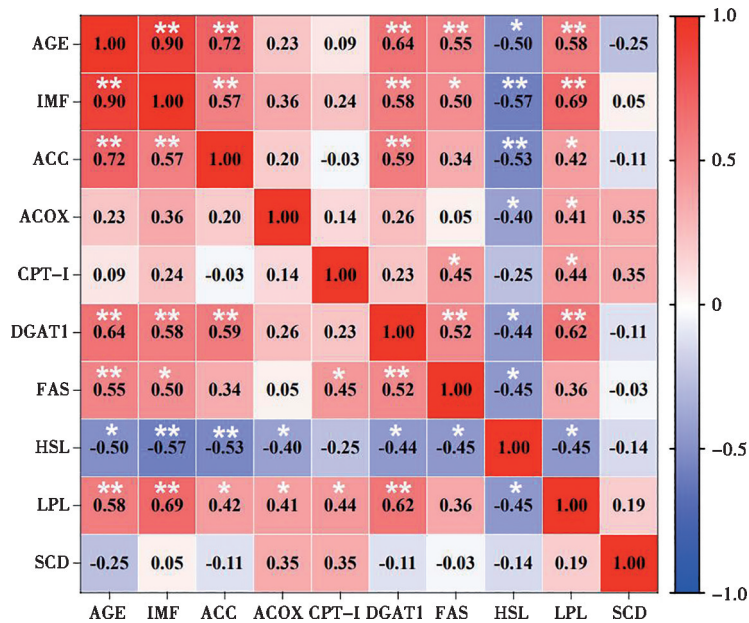


图 6 牦牛年龄、IMF 含量与肌肉脂肪代谢酶活性或含量相关性分析

3 讨论

3.1 牦牛年龄、IMF 含量与生长发育的相关性分析

本研究结果显示, 牦牛年龄与体重、体高、体斜长、胸围、管围之间均存在显著正相关关系, 其中体重与年龄的相关性最大 ($r = 0.97$), 体高次之 ($r = 0.96$)。进一步分析显示, 牦牛体重与各项体尺指标 (体高、体斜长、胸围、管围) 之间也呈显著正相关。这一发现与其他研究结果相符, 如吐尔逊江·吾木尔艾力等^[15] 研究指出, 新疆褐牛体重与体斜长、胸围、管围、腹围、十字部高呈显著正相关; 吴锦波等^[16] 研究表明, 三江牛体重与体尺指标间呈正相关。以上结果提示, 随着牦牛年龄的增长, 其体重主要源于体高、体斜长、胸围等体尺的增加, 同时伴随着体内组织、器官的增大。

本研究还发现, 肌肉 IMF 含量与牦牛体重、体高、体斜长、胸围、管围呈显著正相关, 相关性系数

分别为 0.91、0.90、0.85、0.85、0.77, 显示出 IMF 含量与这些体征参数之间的强关联性。牦牛 IMF 含量随体重升高而增加, 这与李明洋^[17] 在多浪羊上的研究结果一致。由此可见, 牦牛生长发育过程中, IMF 的沉积与体重、体尺指标的增长密不可分。

3.2 牦牛年龄、IMF 含量与血清生化指标相关性分析

血清代谢物与机体的代谢活动密切相关, 它们通过血液循环参与机体的代谢过程, 并反映机体营养代谢状态。UREA 能体现动物体内蛋白质分解代谢及氨基酸的平衡情况, 同时也是反刍动物能氮代谢的一个重要指标^[18]。低水平的 UREA 表明动物机体对蛋白质的利用效率较高, 反之则表示利用率低。本研究数据显示, 牦牛年龄与 UREA 水平之间呈显著正相关 ($r = 0.52$), 这可能与幼龄牦牛在肌肉组织发育过程中对蛋白质和氨基酸需求大, 随着年龄的增长, 肌肉逐渐发育成熟, 同时牧草采食量提高和瘤胃发酵功能

逐渐完善, 提供了更多可吸收利用的氮氮有关。此外, 肌肉 IMF 含量与 UREA 也呈显著正相关。在对通城猪的研究中, IMF 与 UREA 也表现为正相关关系^[19], 这一发现与本研究结果一致。

3.3 牦牛年龄、IMF 含量与血清脂类代谢物的相关性分析

CHO 是机体不可缺少的脂类, 在体内参与类固醇激素的合成等过程。在对人类的研究中发现, 年龄与胆固醇分泌率呈正相关 ($r = 0.48$)^[20]。刘森儿等^[21]在对不同生长阶段水牛的研究中也报道了类似的结果。本试验中, 血清 CHO 水平也表现出与年龄呈正相关变化的规律, 相关性系数为 0.51。推测此规律可能来源于牦牛成年后脂肪代谢更加旺盛, 同时激素分泌特别是性激素的合成分泌增多。熊琳^[22]的研究表明, 在放牧条件下, 母牦牛 IMF 含量显著高于公牦牛, 同时 CHO、高密度脂蛋白胆固醇 (HDL)、低密度脂蛋白胆固醇 (LDL) 以及极低密度脂蛋白胆固醇 (VLDL) 水平也显著高于公牦牛。本研究结果同样显示牦牛 IMF 含量与 CHO 呈显著正相关关系 ($r = 0.46$), 提示牦牛沉积更多的 IMF 可能依赖于肝脏中合成更多的 CHO 参与脂质的转运与代谢。NEFA 是脂肪代谢过程中的产物, 反映了机体脂肪动员的程度^[23]。研究表明, 脂肪组织动员会大量分解中性脂肪成为 NEFA, 并运送到肝脏充当能量使用, 过量的 NEFA 会导致血液中酮体 (乙酰乙酸、BHBA、丙酮) 浓度大幅度升高^[24]。本研究中, NEFA 与 BHBA 之间呈显著正相关 ($r = 0.47$), 但 IMF 含量与 NEFA、BHBA 之间无显著相关关系。本研究的屠宰测定在暖季进行, 该季节牦牛能够采食足够的牧草, 养分充足摄入, 以满足其能量需求, 因此脂肪动员程度较低。

3.4 牦牛年龄、IMF 含量与血清能量代谢激素水平相关性分析

LEP 是一种蛋白质类激素, 具有促进生长发育的功能^[25]。本试验中, 牦牛年龄与 LEP ($r = 0.64$) 之间呈显著正相关关系。闵奇等^[26]认为 INS/IGF-I 及其下游是调节牛体型大小的重要通路, 在生长发育过程中发挥正向的促进作用。李艳芳等^[27]研究表明, 12~24 月龄大鼠血清 INS 水平显著高于 3 月龄大鼠。但本研究分析发现, 牦牛年龄与 INS ($r = 0.54$) 显著正相关, 而与 IGF-I 显著负相关 ($r = -0.72$), 这表明随着年龄增长的牦牛生长发育过程与 LEP、INS 分泌水平密切相关。同时, 牦牛年龄与 GLN ($r = -0.49$) 也呈显著负相关关系。因为 INS 与 GLN 之间存在拮抗作用^[28], 随年龄增长而分泌增加的 INS 可能在一定程度上抑制了 GLN 的分泌。

激素 LEP 由脂肪细胞分泌, 通过结合下丘脑受体调节饮食和代谢, 其血清含量与体脂比率呈正相关^[29]。本试验中牦牛背最长肌 IMF 含量与血清 LEP 分泌水平呈显著正相关 ($r = 0.55$), 与陶璇等^[30]在杜长大猪和川藏黑猪的研究结果相似, 表明牦牛的肌肉脂肪组织在 LEP 调控下, 脂肪沉积能力得到增强。此外, 肌肉 IMF 含量与血清 GLN、IGF-I、RETN 水平呈显著负相关。GLN 是能量代谢的重要调控激素, 它通过降低组织细胞利用葡萄糖的效率并加快脂肪分解来发挥作用^[31]。在对人类不同种群的研究中发现, 血清 IGF-I 水平与脂肪量和脂肪百分比之间均呈显著负相关关系^[32]。Chen 等^[33]研究发现, RETN 可抑制脂肪细胞脂肪沉积、促进分解和 NEFA 释放的作用。基于本研究结果, 推测牦牛机体可能通过降低 GLN、IGF-I、RETN 等对脂肪沉积负向调控的激素分泌水平, 从而增强脂肪合成能力, 减弱脂肪分解。此外, 相关性结果显示 LEP 与 INS 呈显著正相关。LEP 和 INS 之间有双向调节作用, INS 能够促进 LEP 的分泌。Perlitz 等^[34]研究发现, 孕妇血清 LEP 与 INS 呈正相关, 两者相互作用, 共同参与能量代谢及胎儿生长发育。奶牛血液中 LEP 与 INS 也呈显著正相关^[35], 与本研究结果一致。

3.5 牦牛年龄、IMF 含量与肌肉品质相关性分析

消费者对肉的喜好度与 IMF 含量呈正相关关系, 肌肉中 IMF 含量达到 5% 以上时, 消费率会更高^[36]。本研究显示, 牦牛年龄与 IMF 含量呈显著正相关, 相关系数为 0.90。类似的研究结果在甘南牦牛中也得到验证^[37], 表明牦牛肌肉 IMF 含量会随着年龄的增长而逐渐沉积。但进一步分析发现牦牛年龄与肌肉剪切力呈显著正相关 ($r = 0.73$), 与徐瑛等^[38]报道结果一致。这可能是因为随着动物年龄的增长, 肌肉中的肌纤维类型发生变化, 肌纤维直径增加, 同时肌纤维数量发生变化^[39], 导致肌肉中的胶原纤维逐渐变粗, 从而使肌肉剪切力显著增加^[40], 并且相较于 IMF 含量对肌肉剪切力的降低作用, 年龄对牦牛肌肉剪切力的影响更为显著。因此, 合理的出栏年龄以及 IMF 沉积的调控对于改善牦牛肌肉品质具有重要意义。熟肉率作为衡量蒸煮过程中肌肉损失情况的指标, 熟肉率越高, 肌肉的保水性也越好。本研究中, 牦牛年龄与熟肉率呈显著负相关, 表明随着年龄增长, 牦牛肌肉的保水性减弱, 肌肉多汁性也随之降低。动物屠宰后, 肌肉中的糖原被分解为乳酸, 乳酸的积累会使肌肉中的 pH 值下降, 进一步导致肌球蛋白变性^[41]和细胞外间隙增大^[42]。本研究发现牦牛肌肉 IMF 含量与 $\text{pH}_{24\text{h}}$ 值之间也存在呈显著正相关 ($r = 0.41$)。此外, Underwood 等^[43]发现, IMF 含量较高

的牛体内糖原水平更低。因此推测牦牛 IMF 含量对 pH 值的影响可能与体内糖原浓度的差异有关。随着年龄的增加, 牦牛总肌红蛋白含量显著升高^[44]。然而, 本研究中年龄与肉色 a^* 值存在显著的负相关关系, 具体原因值得进一步研究。

3.6 牦牛年龄、IMF 含量与肌肉营养成分相关性分析

蛋白质是肉中主要的营养指标。关于牦牛肉中蛋白质含量的研究较多, 娄新建等^[45]综述了牦牛肉品质的研究进展, 发现牦牛肉中蛋白质含量在不同年龄段 (1~2 岁、2~3 岁、3~4 岁、4~5 岁、5~6 岁) 的平均值分别约为 21.84%、22.50%、21.96%、21.53% 和 21.09%。尽管牦牛肉蛋白质含量随年龄略有波动, 但整体差异不大。恩·基凯巴也夫等^[46]研究了不同年龄段哈萨克马的营养品质, 发现哈萨克马肉中水分含量和蛋白质含量随年龄增长逐渐下降。本研究中, 牦牛年龄和 IMF 含量与蛋白质含量呈显著负相关, 推测由于青年阶段的牦牛以蛋白质合成促进肌肉发育为主, 而在动物生长后期蛋白质合成逐渐减缓, 同时牦牛每年会经历长时间的冷季营养匮乏阶段, 体内储存的蛋白质 (包括肌肉组织) 会被动员为机体供能, 这可能是肌肉蛋白质含量随年龄下降的原因之一。反刍动物肌肉水分含量相较于单胃动物较高, 并且随着动物年龄的增长, 肌肉中水分含量会逐渐下降^[47]。本研究也观测到了类似结果, 同时发现牦牛肌肉 IMF 与水分含量呈负相关, 这与赵义龙^[48]在绵羊上的研究结果一致。牦牛年龄、IMF 含量与 SFA、MUFA、PUFA、U/S、P/S 没有显著相关关系, 表明 IMF 中饱和、不饱和脂肪酸在比例上是同步沉积的。

3.7 牦牛年龄、IMF 含量与肌肉脂肪代谢酶活性或含量相关性分析

本研究结果显示牦牛年龄与脂肪代谢关键酶 ACC、FAS、LPL、DGAT1 呈显著正相关, 而与 HSL 呈显著负相关。脂肪代谢过程包括脂肪酸合成、存储、转运、动员、氧化以及脂肪酸的去饱和过程。脂肪酸合成的关键代谢酶中 ACC 是脂肪酸从头合成途径中的关键限速酶, 催化乙酰-CoA 转化为丙二酰-CoA, 从而增加脂肪酸合成所需的底物。此外, ACC 的活性可抑制脂肪酸的氧化^[49]。FAS 则利用丙二酰-CoA 和乙酰-CoA 合成长链脂肪酸, 如棕榈酸^[50]。FAS 活性提升会促进脂肪沉积, 并在脂肪合成过程中发挥关键作用。DGAT1 能将游离脂肪酸转变成 TG, 并储存到脂滴中^[51]。在脂肪分解代谢方面, HSL 在脂肪组织^[52]和肌肉细胞^[53]中能降低 TG 的含量。以上结果提示, 随着年龄增长, 牦牛机体在调控激素等

作用下, 脂肪合成和储存能力增强, 而脂肪的动员和分解能力减弱, 从而有利于脂肪储存。总体而言, 牦牛年龄的增加使体内的脂肪代谢趋向于沉积而非动员。

本研究结果表明, 牦牛肌肉 IMF 含量与 ACC、FAS 和 DGAT1 呈显著正相关, 相关性系数分别为 0.57、0.50、0.58, 与在朝鲜牛^[54]和苏尼特羔羊^[55]上的研究结果相符。牦牛机体通过提高 ACC、FAS 酶活增强了脂肪酸合成的能力, 从而促进了机体 IMF 沉积。综上所述, 在牦牛 IMF 沉积过程中, 上述脂肪合成关键酶发挥了重要的正向调控作用。LPL 参与脂肪酸转运, 催化乳糜微粒和 VLDL 中的 TG 水解为游离脂肪酸 (FFA), 其活性是判断 FFA 流向的重要标志^[56]。本试验 IMF 含量与 LPL 显著正相关, 提示牦牛肌肉 IMF 的沉积与 LPL 促进体内 FFA 的转运, 为脂肪细胞提供脂肪合成的脂肪酸底物有关。HSL 是脂肪分解的关键酶, 能启动脂肪组织中 TG 的分解, 并释放 FFA^[22]。Qiao 等^[57]研究表明, IMF 与 HSL 基因表达水平呈显著负相关, 与本研究分析得到的 IMF 与 HSL 的显著负相关关系一致 ($r = -0.57$)。在牦牛肌肉组织中, 机体可能通过调控 HSL 酶活性以减少 TG 的分解, 从而降低 IMF 沉积的负向影响。SCD 可催化硬脂酸和棕榈酸生成单不饱和脂肪酸, 如油酸和棕榈油酸^[58]。本试验 IMF 含量与 SCD 无显著相关性, 这与上述脂肪酸组成的相关分析结果相吻合。

4 结论

综上所述, 年龄对牦牛生长发育、激素分泌、肌肉品质与 IMF 沉积产生显著影响。IMF 沉积过程中, 能量代谢相关激素 LEP 发挥正向调控作用, 而 GLN、IGF-I、RETN 发挥负向调控作用, 脂肪合成代谢关键酶 ACC、FAS、DGAT1 以及 LPL 是重要的正向调控因子, 脂肪分解代谢酶 HSL 参与负向调控, 共同作用于肌肉中脂肪的合成与分解平衡。

参考文献:

- [1] LUO J, HUANG Z, LIU H, et al. Yak milk fat globules from the Qinghai-Tibetan Plateau: membrane lipid composition and morphological properties [J]. Food Chem, 2018, 245: 731-737.
- [2] 石斌刚. 天祝白牦牛肌肉生长和肌内脂肪沉积相关基因筛选与鉴定 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [3] HARRISON A R, SMITH M E, ALLEN D M, et al. Nutritional regime effects on quality and yield characteristics of Beef2 [J]. J Anim Sci, 1978, 47 (2): 383-388.
- [4] 王樱洁, 钟荣珍, 房义, 等. 放牧季节和绵羊年龄对松嫩草地

- 放牧绵羊血液指标的影响 [J]. 草业科学, 2018, 35 (7): 1765-1771.
- [5] 陈宗周, 雍艳红, 刘晓曦, 等. 不同年龄雷琼黄牛及其杂交利木赞牛 F_1 代背最长肌品质比较研究 [J]. 中国畜牧杂志, 2024, 60 (5): 162-166.
- [6] 彭章蓉, 孙皓然, 张乔儒, 等. 不同年龄梅花鹿肌内脂肪沉积规律及其对风味品质影响 [J]. 畜牧兽医学报, 2024, 55 (8): 3541-3551.
- [7] REARDON W, MULLEN A M, SWEENEY T, et al. Association of polymorphisms in candidate genes with colour, water-holding capacity, and composition traits in bovine *M. longissimus* and *M. semimembranosus* [J]. Meat Sci, 2010, 86 (2): 270-275.
- [8] PURCHAS R W, BURNHAM D L, MORRIS S T. Effects of growth potential and growth path on tenderness of beef longissimus muscle from bulls and steers [J]. J Anim Sci, 2002, 80 (12): 3211-3221.
- [9] HUANG Y C, LI H J, HE Z F, et al. Study on the flavor contribution of phospholipids and triglycerides to pork [J]. Food Sci Biotechnol, 2010, 19 (5): 1267-1276.
- [10] 李泽民. 多组学解析荷斯坦奶牛育肥效果及其肌内脂肪沉积的调控机理 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2023.
- [11] 柏琴. 不同年龄牦牛肌内脂肪 (IMF) 沉积规律及其脂肪代谢机制研究 [D]. 成都: 西南民族大学, 2023.
- [12] ZHANG H, GUAN W. The response of gene expression associated with intramuscular fat deposition in the longissimus dorsi muscle of Simmental \times Yellow breed cattle to different energy levels of diets [J]. Anim Sci J, 2019, 90 (4): 493-503.
- [13] 王鸿泽. 日粮能量水平对舍饲育肥牦牛生产性能、瘤胃发酵及肌内脂肪代谢的影响 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2015.
- [14] 柏琴, 张翔飞, 罗晓林, 等. 不同年龄段放牧牦牛生长发育及肌内脂肪沉积规律研究 [J]. 动物营养学报, 2022, 34 (8): 5126-5135.
- [15] 吐尔逊江·吾木尔艾力, 郭小萍, 马军, 等. 新疆褐牛育成母牛不同月龄体尺、体重相关性研究 [J]. 中国草食动物科学, 2021, 41 (2): 76-78.
- [16] 吴锦波, 何世明, 蹇尚林, 等. 三江牛体重与体尺的测定与相关分析 [J]. 中国牛业科学, 2017, 43 (1): 14-17.
- [17] 李明洋. 多浪羊肌内脂肪沉积与脂肪代谢相关基因表达规律及相关性研究 [D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023.
- [18] KOHN R A, DINNEEN M M, RUSSEK-COHEN E. Using blood urea nitrogen to predict nitrogen excretion and efficiency of nitrogen utilization in cattle, sheep, goats, horses, pigs, and rats [J]. J Anim Sci, 2005, 83 (4): 879-889.
- [19] 伍晓雄. 猪 β -连环素基因的分离, 多态性检测及其与生产性状、生理生化指标的关联分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [20] EINARSSON K, NILSELL K, LEIJD B, et al. Influence of age on secretion of cholesterol and synthesis of bile acids by the liver [J]. N Engl J Med, 1985, 313 (5): 277-282.
- [21] 刘森儿, 丁子旭, 徐祎雪, 等. 不同生长阶段水牛血清代谢物差异比较研究 [J]. 基因组学与应用生物学, 2024, 43 (S1): 1565-1574.
- [22] 熊琳. 放牧牦牛脂肪沉积特性及调控机理研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [23] 宋越. 股四头肌转录组与代谢组学穴位埋线对大鼠运动性疲劳模型脂代谢及 PPAR 信号通路的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [24] SUN X, WANG Y, LOOR J J, et al. High expression of cell death-inducing DFFA-like effector a (CIDEA) promotes milk fat content in dairy cows with clinical ketosis [J]. J Dairy Sci, 2019, 102 (2): 1682-1692.
- [25] 晏敏亮. 瘦素、瘦素受体水平及基因多态性与川崎病的相关性研究 [D]. 荆州: 长江大学, 2023.
- [26] 闵奇, 刘益雨, 蒋梦娟, 等. 调控牛体型大小的信号通路及候选基因研究进展 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2024 (3): 22-30.
- [27] 李艳芳, 刘宇扬, 梁铁彪, 等. 不同年龄大鼠血清胰岛素样生长因子 II 水平的变化 [J]. 中华老年心脑血管病杂志, 2006, 8 (8): 549-551.
- [28] 曹祥华, 王文芳. 胰岛素和胰高血糖素对血糖的调节及其相互作用 [J]. 生物学通报, 2014, 49 (6): 15-17.
- [29] CONSIDINE R V, SINHA M K, HEIMAN M L, et al. Serum immunoreactive-leptin concentrations in normal-weight and obese humans [J]. N Engl J Med, 1996, 334 (5): 292-295.
- [30] 陶璇, 顾以初, 陈晓晖, 等. 川藏黑猪和杜长大猪血清中瘦素的发育性变化研究 [J]. 养猪, 2015 (5): 78-80.
- [31] MADSBAD S. The role of glucagon-like peptide-1 impairment in obesity and potential therapeutic implications [J]. Diabetes Obes Metab, 2014, 16 (1): 9-21.
- [32] BAGG W, AOINA J, CROSS P A R, et al. Serum IGF-I levels are similar in Samoan, Māori and European populations despite differences in body composition [J]. Growth Horm IGF Res, 2006, 16 (1): 57-60.
- [33] CHEN N, ZHOU L, ZHANG Z, et al. Resistin induces lipolysis and suppresses adiponectin secretion in cultured human visceral adipose tissue [J]. Regul Pept, 2014, 194: 49-54.
- [34] PERLITZ Y, GTEZER-SOLTZMAN S, PELEG A, et al. Correlation of maternal serum and amniotic fluid leptin and insulin levels with neonatal birth weight [J]. Harefuah, 2009, 148 (7): 420-423, 477.
- [35] 沈留红, 巫晓峰, 江涛, 等. 血清瘦素和胰岛素与犊牛初生重相关性 [J]. 动物学杂志, 2017, 52 (3): 507-513.
- [36] PANNIER L, GARDNER G E, O'REILLY R A, et al. Factors affecting lamb eating quality and the potential for their integration into an MSA sheepmeat grading model [J]. Meat Sci, 2018, 144: 43-52.
- [37] 徐瑛. 年龄对牦牛肉肉用品质及钙激活酶活性影响的研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
- [38] 李健. 西杂牛 PPAR γ 2、PGC-1 α 、MEF2C 基因表达量及其与肌内脂肪含量、嫩度的相关分析 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [39] 湛启亮, 彭增起, 沈明霞, 等. 牛肉肌纤维直径和结缔组织含量与嫩度相关性研究 [J]. 食品科学, 2012, 33 (13): 126-129.
- [40] SEIDEMAN S C, CROUSE J D. The effects of sex condition, genotype and diet on bovine muscle fiber characteristics [J]. Meat Sci, 1986, 17 (1): 55-72.
- [41] OFFER G. Modelling of the formation of pale, soft and exudative meat; effects of chilling regime and rate and extent of glycolysis [J]. Meat Sci, 1991, 30 (2): 157-184.
- [42] GUIGNOT F, VIGNON X, MONIN G. Post mortem evolution of

- myofilament spacing and extracellular space in veal muscle [J]. *Meat Sci*, 1993, 33 (3): 333-347.
- [43] UNDERWOOD K R, TONG J, ZHU M J, et al. Relationship between kinase phosphorylation, muscle fiber typing, and glycogen accumulation in longissimus muscle of beef cattle with high and low intramuscular fat [J]. *J Agric Food Chem*, 2007, 55 (23): 9698-9703.
- [44] CHO S, KANG G, SEONG P N, et al. Effect of slaughter age on the antioxidant enzyme activity, color, and oxidative stability of Korean Hanwoo (*Bos taurus* Coreanae) cow beef [J]. *Meat Sci*, 2015, 108: 44-49.
- [45] 娄新建, 马万浩, 郝力壮, 等. 牦牛肉品质研究进展 [J]. *中国畜牧兽医*, 2024, 51 (8): 3394-3409.
- [46] 恩·基凯巴也夫, 王绍松. 群牧马年龄与马肉品质 [J]. *宁夏农学院学报*, 1993, 14 (1): 84.
- [47] 付建, 张国发, 孙红旗. 浅析“肉类中的水分与肉的质量”的运用 [J]. *科技风*, 2009 (19): 216.
- [48] 赵义龙. 绵羊肉肉质性状全基因组关联分析及肌内脂肪候选基因功能研究 [D]. 石河子: 石河子大学, 2023.
- [49] BROWNSEY R W, BOONE A N, ELLIOTT J E, et al. Regulation of acetyl-CoA carboxylase [J]. *Biochem Soc Trans*, 2006, 34 (Pt 2): 223-227.
- [50] SMITH S, WITKOWSKI A, JOSHI A K. Structural and functional organization of the animal fatty acid synthase [J]. *Prog Lipid Res*, 2003, 42 (4): 289-317.
- [51] 赵梓辰. PRKCA 调控 I 型核质网形成的机制研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [52] LANGIN D, HOLM C, LAFONTAN M. Adipocyte hormone-sensitive lipase: a major regulator of lipid metabolism [J]. *Proc Nutr Soc*, 1996, 55 (1B): 93-109.
- [53] DYCK D J, BONEN A. Muscle contraction increases palmitate esterification and oxidation and triacylglycerol oxidation [J]. *Am J Physiol*, 1998, 275 (5): E888-E896.
- [54] JEONG J, KWON E G, IM S K, et al. Expression of fat deposition and fat removal genes is associated with intramuscular fat content in longissimus dorsi muscle of Korean cattle steers [J]. *J Anim Sci*, 2012, 90 (6): 2044-2053.
- [55] 姚焰础. 苏尼特羔羊肌内脂肪细胞分化相关因子和肌内脂肪代谢关键酶基因表达发育规律的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008.
- [56] 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.
- [57] QIAO Y, HUANG Z, LI Q, et al. Developmental changes of the FAS and HSL mRNA expression and their effects on the content of intramuscular fat in Kazak and Xinjiang sheep [J]. *J Genet Genom*, 2007, 34 (10): 909-917.
- [58] 娄宇飞. 基于 TCGA 数据库构建与脂质代谢相关的乳腺癌 lncRNA 预后模型 [D]. 长春: 吉林大学, 2023.