

伍革民, 韩雪, 吴松成. 三穗鸭不同体质量组胸肌的能量代谢物差异鉴定[J]. 山西农业科学, 2025, 53(6): 108-114.

WU G M, HAN X, WU S C. Difference identification of energy metabolites in pectoral muscles of Sansui ducks with different body weight groups[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(6): 108-114.

doi:10.26942/j.cnki.issn.1002-2481.2025.06.13

三穗鸭不同体质量组胸肌的能量代谢物差异鉴定

伍革民, 韩雪, 吴松成

(贵州省农业科学院 畜牧兽医研究所, 贵州 贵阳 550005)

摘要: 能量平衡与代谢调节影响畜禽食物摄入、蛋白质合成和脂肪沉积, 进而影响体质量和屠宰性状。为研究能量代谢物含量差异与三穗鸭成年体质量的关联性, 从 480 只三穗鸭母鸭中依据体型外貌及成年体质量表型选取 44 只三穗鸭母鸭, 组成高、低体质量组, 采用靶向代谢组技术对 160 日龄三穗鸭胸肌中的三羧酸循环、糖酵解途径、磷酸戊糖途径和氧化磷酸化等 4 种能量代谢途径中的 32 种能量代谢物含量进行鉴定, 并利用 R 包软件对代谢物含量数据进行质量评价、主成分分析和组间差异代谢物筛选。结果表明, 三穗鸭胸肌中, 乳酸含量最高, 其次依次为 6 磷酸葡萄糖、草酰乙酸和 6 磷酸果糖。采用正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)方法, 筛选到显著差异代谢物还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NADPH)和苹果酸(MA)。组间比较分析结果表明, 高体质量组中的 NADPH 含量显著高于低体质量组, MA 含量极显著低于低体质量组。

关键词: 能量代谢物; 三穗鸭; 主成分分析; 靶向代谢组技术; 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸; 苹果酸

中图分类号: S834 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2481(2025)06-0108-07

Difference Identification of Energy Metabolites in Pectoral Muscles of Sansui Ducks with Different Body Weight Groups

WU Gemin, HAN Xue, WU Songcheng

(Institute of Animal Husbandry and Veterinary Science, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550005, China)

Abstract: Energy balance and metabolic regulation affect food intake, protein synthesis, and fat deposition in livestock and poultry, thereby affect body weight and slaughter traits. In order to study the correlation between energy metabolite content difference and adult body weight of Sansui ducks, in this study, 44 female Sansui ducks were selected from 480 female Sansui ducks according to their body shape and adult body weight phenotype to organize groups of high and low body weight. Targeted metabolome technology was used to identify 32 energy metabolites in four energy metabolic pathways(tricarboxylic acid cycle, glycolysis pathway, pentose phosphate pathway, and oxidative phosphorylation) in pectoral muscles of 160-day-old Sansui ducks. R-package software was used to conduct quality evaluation, principal component analysis, and intergroup differential metabolite screening of the metabolite content data. The results showed that the content of lactic acid was the highest in pectoral muscles, followed by glucose 6 phosphate, oxaloacetic acid, and fructose 6 phosphate. Orthogonal partial least squares discriminant analysis(OPLS-DA) was adopted and the significantly differentiated metabolites were reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate(NADPH) and Malic acid(MA). The results of intergroup comparison and analysis showed that NADPH content in the high body weight group was significantly higher than that in the low body weight group, and MA content was extremely significantly lower than that in the low body weight group.

Keywords: energy metabolite; Sansui duck; principal component analysis; targeted metabolome technology; nicotinamide adenine dinucleotide phosphate; malic acid

在国内居民肉类消费中, 肉鸭产品占整个肉类消费的比例仅低于猪肉和鸡肉, 我国鸭饲养量

收稿日期: 2024-10-11

基金项目: 贵州省科技计划(黔科合支撑[2022]一般096号); 贵州省农业厅家禽专班项目(2022)

作者简介: 伍革民, 副研究员, 博士, 主要从事家禽遗传育种与资源保护研究, E-mail: 68860531@qq.com

居世界首位,占全球总量的70%以上。2021年我国出栏商品肉鸭约41.0亿只,肉鸭总产值1 017.4亿元^[1]。三穗鸭是贵州省的一个地方蛋鸭品种,具有早熟、产蛋多、生活力强、肉质细嫩、风味独特等特点,同时具有生长速度缓慢,饲料报酬低等劣势,其成年体质量约1 450~1 680 g^[2-3]。三穗鸭肉用性能远低于北京鸭、樱桃谷鸭等肉用品种,生长和屠宰性状是影响三穗鸭养殖经济效益和三穗鸭选育的重要指标。为提高三穗鸭生长和屠宰性能,研究其遗传调控机理具有重要意义。

能量代谢是所有生命活动的基本环节,是物质代谢过程伴随发生的能量转化过程^[4]。蛋白质、脂类和糖类的合成与分解均与能量代谢有关。能量平衡是能量摄入与能量消耗相平衡的过程,动物机体在处于能量平衡时才能维持正常的生命活动^[5]。能量的均衡及代谢调节影响畜禽食物摄入、营养吸收利用以及体内的蛋白质合成和脂肪沉积效率,进而影响体质量和屠宰性状。目前,已开展了能量需要量^[6]、能量营养价值评估^[7]以及精氨酸^[8]、赖氨酸^[9]、白细胞介素^[10]、 α -酮戊二酸^[11]、蛋白磷酸酶2A^[12]等饲料添加剂和mTOR、MAPK等信号通路^[13-14]对畜禽能量代谢的影响研究。动物的能量消耗主要发生在肌肉组织,肌肉对动物营养和能量代谢调节十分重要^[15],与畜禽生长性状和屠宰性状密切相关。张瑾麒等^[16]研究发现,黑皮质素受体MC5R可能通过糖脂代谢介导鹅肌肉营养、能量水平变化。李忠秋等^[17]采用比色法测定民猪和大白猪背最长肌中能量代谢关键酶乳酸脱氢酶(LDH)、琥珀酸脱氢酶(SDH)和苹果酸脱氢酶(MDH)的活性差异,发现品种之间能量代谢关键酶活性存在差异。

众所周知,能量代谢影响畜禽生产性能。从动物营养学角度对能量代谢已有大量研究,然而不同品种或不同个体之间,能量代谢过程中的遗传差异和分子调控方面的研究较少。代谢物表型可填补动物表型性状和基因之间的空缺,为探讨性状遗传调控机理提供桥梁作用。

本试验从肌肉组织能量代谢物差异分析入手,研究不同生长性能个体之间的能量代谢物差异,采用LC-MS靶向广谱代谢组检测技术,对三穗鸭体内三羧酸循环、糖酵解途径、磷酸戊糖途径和氧化磷酸化4种能量代谢途径^[18-19]中的重要代谢物(32种)进行鉴定,旨在筛选差异显著性能量

代谢物,并分析其功能,为三穗鸭能量代谢遗传机理研究提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验动物

480只三穗鸭母鸭来自三穗县千里山食品科技有限公司种鸭场。同批孵化、同等饲养条件和饲养环境下放养。140日龄时,依据体型外貌筛选出相对统一的母鸭200余只。然后根据体质量数据,以(平均值-0.5)×标准差为标准,选出22只母鸭,组成低体质量组(SD);以(平均值+0.5)×标准差为标准,选出22只母鸭,组成高体质量组(SG),开展屠宰测定及能量代谢物检测。

1.2 生产性能测定

测定三穗鸭42、56、170 d体质量(D42、D56和D70),160日龄时屠宰,测定宰前活质量、屠宰质量等屠宰性状指标,采集胸肌样本测定其水分、粗蛋白和脂肪含量。测定方法参照《家禽生产性能名词术语和度量统计方法:中华人民共和国农业行业标准NY/T 823—2004》^[20]。将胸肌肉样修剪成1.0 cm×0.5 cm×0.5 cm的形状,采用MAQC-12沃布剪切力仪/肉质嫩度仪测定胸肌剪切力。

1.3 能量代谢物检测

160日龄三穗鸭屠宰时,立即采集其左胸中间部位50 mg肌肉样本,去离子水清洗后,置于5 mL冷冻管中,采用布料包裹后扎好,放入液氮中冷冻保存备用。采用Agilent 1290 Infinity LC超高效液相色谱系统分离样品,采用LC-MS靶向广谱代谢组检测技术检测样品。将样品置于4℃自动进样器中,柱温35℃,流动相A为50 mmol/L的乙酸铵水溶液+1.2%氢氧化铵,流动相B为1%乙酰丙酮的乙腈溶液,流速为300 μ L/min,进样量2 μ L。样本队列中每间隔一定数量的试验样本设置1个QC样本,用于检测和评价系统的稳定性及重复性。采用5500 QTRAP质谱仪(SCIEX)在负离子模式下进行质谱分析。5500 QTRAP ESI源条件如下:Source temperature 450℃, Ion Source Gas1(Gas1):45, Ion Source Gas2(Gas2):45, Curtain gas(CUR):30, Ion Sapary Voltage Floating(ISVF)-4 500 V;采用MRM模式检测待测离子对。

所有样本等量混合制备成对照样本,采用对照样本对数据的稳定性和重复性进行评价。采用

同位素内标法进行定量分析,利用待测物与内标的响应丰度比值以及内标的浓度,计算待测物的绝对含量。

1.4 数据分析

采用 Multiquant 3.0.2 软件提取色谱峰面积及保留时间。采用目标物质的标准品矫正保留时间,进行代谢物鉴定。基于 R 语言 MetaboAnalystR 包 (V3.1.3)^[21] 进行质量评价、主成分分析和差异代谢物筛选。采用 SPSS 22.0 软件进行数据

表型描述、多重比较等分析。

2 结果与分析

2.1 体质量和屠宰性状测定

44 只三穗鸭不同日龄体质量及屠宰性状结果如表 1 所示,2 组之间除粗蛋白含量差异不显著外,其他性状指标 SG 均极显著高于 SD ($P < 0.01$),说明 2 组之间生长与屠宰性状差异显著,可用于比较分析。

表 1 体质量与屠宰性状

Tab.1 Body weight and slaughter traits

性状 Trait	SD	SG	性状 Trait	SD	SG
D42/g	732.30±131.30a	882.56±100.77b	屠体质量/g Carcass weight	1009.35±59.95a	1320.33±87.25b
D56/g	925.58±107.65a	1159.37±93.28b	半净膛质量/g Half bore weight	912.44±55.11a	1197.20±95.87b
D70/g	1021.88±84.17a	1300.39±93.00b	全净膛质量/g Full bore weight	688.15±40.15a	856.28±70.11b
宰前活质量/g Live weight	1099.08±50.54a	1427.47±89.69b	腿肌质量/g Leg muscle weight	108.42±12.29a	129.79±17.21b
粗蛋白含量/% Crude protein content	85.05±4.25a	83.09±2.57a	胸肌质量/g Pectoral muscle weight	15.60±3.32a	15.97±3.40b
脂肪含量/% Fat content	6.47±1.98a	9.17±2.29b	皮脂质量/g Sebum weight	27.12±5.78a	41.20±8.78b

注:不同小写字母表示各组在 0.01 水平上差异极显著。

Note: The different lowercase letters indicated extremely significant differences among groups at the 0.01 level.

2.2 数据质量评价

提取离子流色谱图如图 1 所示,各代谢物色谱分离较好,峰形尖锐对称,各代谢物质谱定量结果可靠。

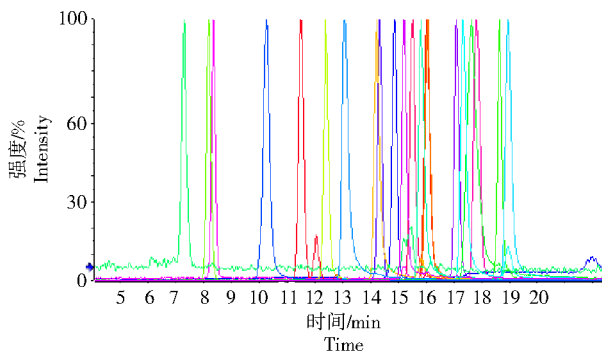


图 1 标准品色谱图

Fig.1 Chromatogram of standard product

2.3 代谢物含量检测

从三穗鸭胸肌中共检测到 27 种能量代谢物,但乙酰辅酶 A、二羟丙酮磷酸、1,6-二磷酸果糖、丙酮酸、琥珀酰辅酶 A 等 5 种代谢物在本次试验中没有检测到。计算每个样本内各能量代谢物的含量,排名前 20 的代谢物含量如图 2 所示,三穗鸭胸肌能量代谢物中乳酸含量最高,其次依次为 6 磷酸

葡萄糖、草酰乙酸和 6 磷酸果糖。

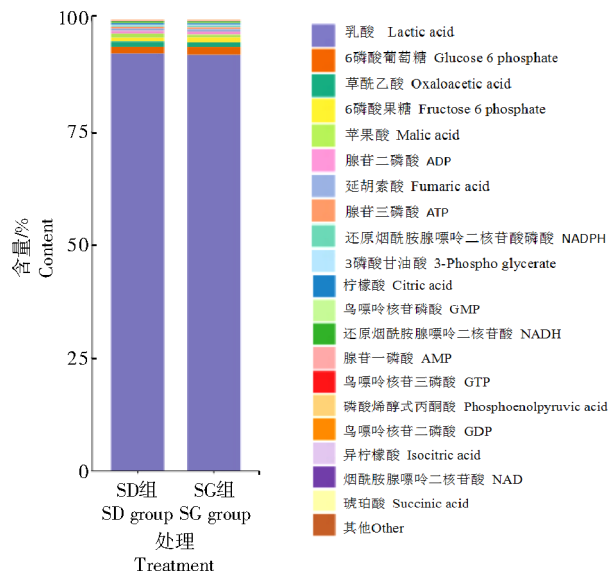
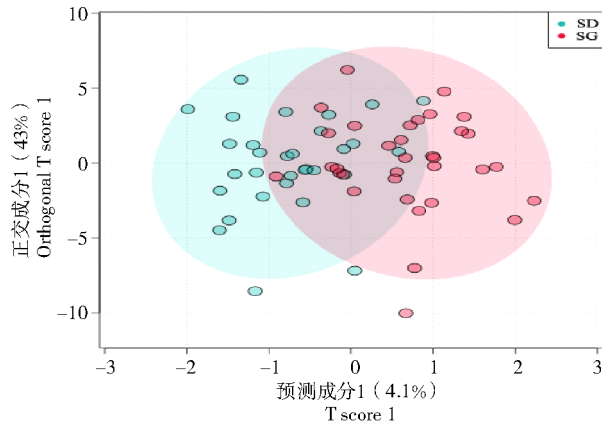


图 2 含量前 20 的代谢物含量

Fig.2 The percentage accumulation column of metabolites in the top 20 contents

2.4 代谢物显著差异性分析

采用正交偏最小二乘判别分析 (OPLS-DA) 对组间显著性差异代谢物进行鉴定,根据样本代谢物组成对样本画散点图,结果见图 3。



每个点对应1个样本;横纵坐标是判别效果最好的2个因子的值;椭圆标示95%置信区域

Each point corresponded to a sample; The horizontal and vertical coordinates were the values of the two factors with the best discriminating effect. The ellipse marked the 95% of confidence region

图3 代谢物显著差异性分析点云图

Fig.3 Point cloud image of metabolite significant difference analysis

由图3可知,代谢物表型在SD、SG中交叉,且2组存在明显差异,说明SD、SG组间可能存在有显著差异的能量代谢物。

以SD为对照组、SG为试验组,采用OPLS-DA法鉴别显著差异代谢物,计算VIP值和P值,各能量代谢物OPLSDA分析结果见表2。以P值小于0.05、VIP值大于1为显著差异代谢物鉴别标准。

从表2可以看出,符合要求的显著差异代谢物有2个,分别是苹果酸(Malic acid)和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(还原型)(Reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)。高体质量组(SG)中的还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(Reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)含量显著高于低体质量组(SD)($P < 0.05$),苹果酸(Malic acid)含量显著低于低体质量组(SD)($P < 0.01$)。

表2 各代谢物OPLSDA组间差异

Tab.2 OPLSDA differences of metabolites among groups

代谢物 Metabolite		SD 平均值/($\mu\text{mol}/\text{kg}$) SD mean	SG 平均值/($\mu\text{mol}/\text{kg}$) SG mean	VIP 值 VIP value	P 值 P value
苹果酸	Malic acid	7.56	4.42	3.45	<0.01
	NADPH	1.84	2.62	1.89	0.01
	ATP	4.78	5.41	1.73	0.11
延胡索酸	Fumaric acid	3.38	3.02	1.51	0.15
草酰乙酸	Oxaloacetic acid	9.71	8.20	1.03	0.29
	AMP	1.21	1.34	0.89	0.48
	ADP	4.78	5.41	0.86	0.15
琥珀酸	Succinic acid	0.12	0.13	0.71	0.52
	GMP	1.71	1.84	0.62	0.68
	GTP	0.56	0.52	0.62	0.42
磷酸烯醇式丙酮酸	Phosphoenolpyruvic acid	0.46	0.49	0.52	0.95
乌头酸	Cis-Aconitate	0.05	0.04	0.50	0.75
硫胺素焦磷酸	Thiamine pyrophosphate	0.03	0.03	0.49	0.52
	GDP	0.24	0.24	0.34	0.68
异柠檬酸	Isocitric acid	0.24	0.23	0.32	0.75
α -酮戊二酸	α -Ketoglutaric acid	0.03	0.02	0.32	0.42
3-磷酸甘油酸	3-Phospho glycerate	2.27	2.14	0.24	0.70
β -6-磷酸果糖	β -Fructose 6 phosphate	7.12	8.04	0.24	0.58
	NADP+	0.08	0.074	0.19	0.98
乳酸	Lactic acid	731.35	694.43	0.18	0.81
柠檬酸	Citric acid	2.15	1.99	0.14	0.82
	NADH	1.40	1.41	0.13	0.91
	cAMP	0.003	0.003	0.11	0.85
	NAD+	0.12	0.14	0.06	0.82
6-磷酸葡萄糖	Glucose 6 phosphate	12.64	13.21	0.03	0.84
黄素单核苷酸	Flavin mononucleotide	0.012	0.012	0.02	0.85

3 结论与讨论

本试验采用 LC-MS 靶向广谱代谢组检测技术,结合 R 语言 MetaboAnalystR 包软件分析,在高低体质量组中鉴定和筛选到 2 种显著差异代谢物 NADPH 和苹果酸。NADPH 是细胞内重要的辅酶,参与糖、脂、蛋白质 3 类物质代谢的绝大部分氧化还原反应^[22]。NADPH 是细胞体内重要的电子供体,参与畜禽 DNA、氨基酸、糖类、脂肪酸、胆固醇等生物分子的合成^[23-24]。动物体内重要的氨基酸如异亮氨酸、鸟氨酸、赖氨酸、L-谷氨酸、脯氨酸及精氨酸等的合成均受 NADPH 的再生和供能效率影响^[25]。已有研究发现,过表达编码 NAD 激酶的 *ppnK* 基因,可提高 NADPH 产量,并提高赖氨酸和精氨酸的合成^[26-27]。氨基酸的合成影响肌肉组织中蛋白质的沉积。NADPH 也是脂肪酸合成过程中所需还原力的唯一来源,是脂肪酸合成的关键因素,脂肪细胞中合成的 NADPH 大多用于合成脂肪酸^[24,28]。NADPH 还能促进还原型谷胱甘肽、脱氧核糖核苷酸和多种抗氧化物质的生成^[29]。在出生初期及体质量快速增长阶段,NADPH 对于氨基酸、脂肪酸、核苷酸等物质合成的促进作用,对于畜禽的生长至关重要。同时,NADP⁺/NADPH 的值是衡量细胞生命活动的重要指标之一,研究表明,胞浆和线粒体内 NADPH 含量高时,则细胞倾向于增长状态,而 NADPH 含量低时,细胞生长和分化受抑制,细胞倾向于凋亡和衰老^[30]。NADPH 作为重要的电子供体,影响能量代谢相关的信号通路调控。已有研究发现,加入外源性 NADPH 可以激活大鼠 AMPK/mTOR 通路^[31],mTOR 信号通路的激活,有利于脂肪细胞活化、脂肪生成、葡萄糖摄取和细胞数量增加^[14]。NADPH 还可以作为信号分子参与表观遗传状态调控,如寇俊婕^[29]研究发现,组蛋白去乙酰化酶可能作为 NADPH 的感受器,调控组蛋白乙酰化和基因转录。本试验中,高体质量组中 NADPH 含量显著高于低体质量组,可能与 NADPH 促进氨基酸、脂肪酸和核苷酸等生物合成,或者作为传导信号,激活细胞生长和分化、信号通路或遗传调控等功能有关,从而影响三穗鸭生长速度和成年体质量。

在同等饲养条件下,高体质量组中 NADPH 含量显著高于低体质量组,应与 NADPH 生成效率有关。NADPH 的生成包括多个方面,从头合成

途径,由色氨酸合成 NAD,NADH 激酶催化 NAD 和 NADH 发生磷酸化,生成 NADP 和 NADPH,NADPH 的合成受该过程中的基因调控^[23]。其次,NADPH 可在不同的代谢途径中产生,包括磷酸戊糖代谢、叶酸代谢、三羧酸循环等代谢途径^[32]。其中,磷酸戊糖途径中的 6 磷酸葡萄糖脱氢酶和 6 磷酸葡萄糖酸脱氢酶作用产生 NADPH 是动物体内 NADPH 生成的主要途径,但在不同细胞中,其产生途径存在差异,如在脂肪生产细胞中,NADPH 的产生更多依赖于三羧酸循环中的异柠檬酸脱氢酶和苹果酸酶产生^[33-34]。本试验中,高体质量组中 NADPH 含量显著高于低体质量组,可能与 NADPH 合成中的关键酶如 NADH 激酶、磷酸葡萄糖脱氢酶、柠檬酸脱氢酶和苹果酸酶等的差异性调控有关,需要对 NADPH 合成有关的酶及调控因子与三穗鸭体质量的关联情况开展深入研究。

苹果酸是三羧酸循环的重要中间产物,与细胞胞浆和线粒体内的能量代谢直接关联。苹果酸在改善畜禽生产性状、提高人鼠能量代谢效率和运动能力等方面有重要作用。研究表明,在阉牛的日粮中添加一定量的苹果酸可以改善其增质量率和饲料效率^[35]。在青脚麻鸡基础日粮中添加一定量的苹果酸可以提高其屠宰性能和肉用品质^[36]。食用苹果酸可以提高人鼠苹果酸-天冬氨酸穿梭相关蛋白的基因表达和 NADPH 的转运效率^[37],或提高肝脏线粒体底物合成和能量代谢效率,从而提高人鼠运动能力^[38]。本试验中,同一饲养条件下,高体质量组中苹果酸含量极显著降低,可能与苹果酸的利用效率有关。苹果酸在苹果酸酶(Malic enzyme 1,ME)的催化下,仲醇基被氧化脱羧变成草酰乙酸,同时产生 NADPH^[39]。苹果酸酶是苹果酸利用的 1 个关键酶,针对苹果酸酶的功能活性已经开展了一些研究,发现苹果酸酶活性与脂肪细胞中的脂肪沉积密切相关。如研究发现,苹果酸酶 1(Malic enzyme 1,ME1)基因可以促进 3T3-L1 细胞成脂分化^[40];肥胖型猪的 ME1 活性显著高于瘦肉型猪^[41];在肌内脂肪含量不同的牛品种间,ME1 活性存在差异;苹果酸酶(ME)是高山被孢霉合成脂肪酸的主要限速步骤^[27]。本试验中,苹果酸含量的显著降低,可能与苹果酸在苹果酸酶的催化下产生 NADPH 的效率有关。从代谢途径看,动物体内 NADPH 可以通过磷酸戊糖途径中的 6 磷酸葡萄糖脱氢酶和 6 磷酸葡萄糖酸脱氢

酶,或三羧酸循环中的异柠檬酸脱氢酶和苹果酸酶产生。本试验中,6磷酸葡萄糖、柠檬酸、异柠檬酸等代谢物在高低体质量组中没有显现出显著差异,而苹果酸则在高体质量组中显著下调,因而认为,高低体质量组苹果酸酶催化苹果酸脱羧产生NADPH的效率可能存在遗传差异。

本试验利用靶向代谢组技术对不同体质量组中的能量代谢物进行了检测和差异性分析,结果筛选到2个显著性差异能量代谢物NADPH和苹果酸。NADPH通过提供电子供体,影响体内氨基酸、脂肪酸、核苷酸等的合成,或者通过信号通路调节促进细胞生长和分化,影响三穗鸭生长和体质量屠宰性状。苹果酸在苹果酸酶的催化下,提供NADPH,促进脂肪合成,影响三穗鸭成年体质量。不同体质量组可能存在遗传性差异。研究结果为三穗鸭能量代谢研究提供了基础理论参考。

参考文献:

- [1] 侯水生,刘灵芝. 2021年水禽产业现状、未来发展趋势与建议[J]. 中国畜牧杂志,2022,58(3):227-231.
HOU S S, LIU L Z. Present situation, future development trend and suggestions of waterfowl industry in 2021[J]. Chinese Journal of Animal Science, 2022, 58(3): 227-231.
- [2] 杨胜林,杨远德. 三穗鸭种质特性概述[J]. 科学种养,2012(1):37.
YANG S L, YANG Y D. Germplasm characteristics of Sansui duck[J]. Science of Planting and Feeding, 2012(1): 37.
- [3] 伍革民,韩雪,吴松成,等. 三穗鸭体尺与屠宰性状的全基因组关联分析[J]. 河南农业科学,2025,54(6):135-143.
WU G M, HAN X, WU S C, et al. Genome-wide association study of body size and slaughter traits in Sansui duck[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2025, 54(6): 135-143.
- [4] 王镜岩,沈同,朱圣庚. 生物化学[M]. 4版. 北京:高等教育出版社,2017:1-2.
WANG J Y, SHEN T, ZHU S G. Biochemistry[M]. 4 Ed. Beijing: Higher Education Press, 2017: 1-2.
- [5] 马天瀛,李怡霖,董心玥,等. 食物摄入与下丘脑能量平衡[J]. 畜牧兽医学报,2021,52(7):1789-1799.
MA T Y, LI Y L, DONG X Y, et al. Food intake and hypothalamic energy balance[J]. Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica, 2021, 52(7): 1789-1799.
- [6] 钟兴文,杨秀娟,章雨竹,等. 优质肉鸡的能量需要量研究进展[J]. 饲料研究,2019,42(6):119-125.
ZHONG X W, YANG X J, ZHANG Y Z, et al. Research progress on energy metabolism and energy requirement of high-quality broilers[J]. Feed Research, 2019, 42(6): 119-125.
- [7] CHOCT M. 家禽饲料能量营养价值的评定系统[J]. 中国家禽,2013,35(12):38-39.
CHOCT M. Evaluation system for energy nutritive value of poultry feed[J]. China Poultry, 2013, 35(12): 38-39.
- [8] 杨书慧,谭灵琳,周建,等. L-精氨酸对热应激肉鸡肌肉品质和抗氧化功能及能量代谢的影响[J]. 中国畜牧杂志,2014,50(19):37-41.
YANG S H, TAN L L, ZHOU J, et al. Effects of L-arginine on meat quality, antioxidative function, and energy metabolism of broilers under heat stress[J]. Chinese Journal of Animal Science, 2014, 50(19): 37-41.
- [9] 张伟国,徐建中. L-赖氨酸合成代谢中NADPH代谢的研究进展[J]. 食品与生物技术学报,2012,31(10):1009-1017.
ZHANG W G, XU J Z. Research progress on NADPH metabolism in constructive metabolism of L-lysine[J]. Journal of Food Science and Biotechnology, 2012, 31(10): 1009-1017.
- [10] 周颖,王丽娜. 白细胞介素-6调控动物采食和能量代谢的研究进展[J]. 动物营养学报,2024,36(2):747-756.
ZHOU Y, WANG L N. Research progress of interleukin-6 on regulating animal feeding and energy metabolism[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2024, 36(2): 747-756.
- [11] 付大波,王友炜,侯永清,等. α -酮戊二酸对脂多糖刺激断奶仔猪肌肉能量代谢的影响[J]. 中国农业科学,2011,44(4):814-822.
FU D B, WANG Y W, HOU Y Q, et al. Effects of α -ketoglutarate on muscle energy metabolism in weanling pigs chronically challenged with lipopolysaccharide[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(4): 814-822.
- [12] 吴若兰,张越,俞润华,等. 蛋白磷酸酶2A对机体能量代谢影响的研究进展[J]. 上海交通大学学报(医学版),2020,40(11):1530-1535.
WU R L, ZHANG Y, YU R H, et al. Effect of protein phosphatase 2A on energy metabolism[J]. Journal of Shanghai Jiao Tong University(Medical Science), 2020, 40(11): 1530-1535.
- [13] 李继维,张莹. mTORC1信号通路对能量代谢调控作用及其机制[J]. 医学信息,2018,31(3):48-51.
LI J W, ZHANG Y. Regulation of energy metabolism by mTORC1 signaling pathway and its mechanism[J]. Medical Information, 2018, 31(3): 48-51.
- [14] 张可可,伍梅芳,谢杜红,等. 促分裂原活化的蛋白激酶信号通路与能量代谢的关系[J]. 世界中医药,2022,17(12):1778-1782.
ZHANG K K, WU M F, XIE D H, et al. Relation between MAPK pathway and energy metabolism[J]. World Chinese Medicine, 2022, 17(12): 1778-1782.
- [15] 李长强,高士争. 肌肉组织的营养代谢调控[J]. 湖南饲料,2012(3):29-32.
LI C Q, GAO S Z. Regulation of nutrient metabolism in muscle tissue[J]. Hunan Feed, 2012(3): 29-32.
- [16] 张瑾麒,李方博,王婉昕,等. MC5R介导鹅肌肉对营养/能量水平变化的响应[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2023,44(3):1-10.
ZHANG J Q, LI F B, WANG W X, et al. MC5R mediates the response of goose muscle to changes in nutrition/energy levels[J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2023, 44(3): 1-10.
- [17] 李忠秋,刘春龙,吴赛辉,等. 民猪与大白猪背最长肌能量代谢关键酶活性研究[J]. 中国畜牧杂志,2022,58(8):121-124.
LI Z Q, LIU C L, WU S H, et al. Comparative study on key enzyme activities in energy metabolism of longissimus dorsi muscle between Min pig and Large White pig[J]. Chinese

- Journal of Animal Science, 2022, 58(8): 121-124.
- [18] 罗婷, 孙晨皓, 马海东, 等. 家畜精子能量代谢研究进展[J]. 中国畜牧杂志, 2023, 59(5): 70-75.
LUO T, SUN C H, MA H D, et al. Research progress on energy metabolism of livestock sperm[J]. Chinese Journal of Animal Science, 2023, 59(5): 70-75.
- [19] 张晓娟. 家禽能量代谢研究进展[J]. 畜牧兽医科学(电子版), 2021(21): 8-9.
ZHANG X J. Research progress of energy metabolism in poultry[J]. Graziery Veterinary Sciences (Electronic Version), 2021(21): 8-9.
- [20] 中华人民共和国农业部. 家禽生产性能名词术语和度量统计方法: NY/T 823—2004[S]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Performance terms and measurement for poultry: NY/T 823-2004 [S]. Beijing: China Agriculture Press, 2004.
- [21] CHONG J, XIA J G. MetaboAnalystR: an R package for flexible and reproducible analysis of metabolomics data[J]. Bioinformatics, 2018, 34(24): 4313-4314.
- [22] 张姗姗, 王彦, 李德东, 等. NADH和NADPH代谢和功能的研究进展[J]. 第二军医大学学报, 2011, 32(11): 1239-1243.
ZHANG S S, WANG Y, LI D D, et al. Metabolism and function of NADH and NADPH[J]. Academic Journal of Second Military Medical University, 2011, 32(11): 1239-1243.
- [23] AGLEDAL L, NIERE M, ZIEGLER M. The phosphate makes a difference: cellular functions of NADP[J]. Redox Report, 2010, 15(1): 2-10.
- [24] ZHU J J, SCHWÖRER S, BERISA M, et al. Mitochondrial NADP(H) generation is essential for proline biosynthesis[J]. Science, 2021, 372: 968-972.
- [25] 陈进聪, 陈雪岚, 张斌, 等. NADPH代谢对氨基酸生物合成影响的研究进展[J]. 食品科学, 2014, 35(19): 280-284.
CHEN J C, CHEN X L, ZHANG B, et al. Progress in the study of NADPH metabolism in biosynthesis of amino acids [J]. Food Science, 2014, 35(19): 280-284.
- [26] LINDNER S N, NIEDERHOLTMEYER H, SCHMITZ K, et al. Polyphosphate/ATP-dependent NAD kinase of *Corynebacterium glutamicum*: biochemical properties and impact of ppnK overexpression on lysine production[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2010, 87(2): 583-593.
- [27] RAHMAN M M, QIN Z Q, DOU W F, et al. Over-expression of NAD kinase in *Corynebacterium crenatum* and its impact on L-arginine biosynthesis[J]. Tropical Journal of Pharmaceutical Research, 2013, 11(6): 909-916.
- [28] 武迎春, 苗兰宁, 谢添羽, 等. NADPH主要来源酶基因比较分析[J]. 中国食品工业, 2020(17): 122-123.
WU Y C, MIAO L N, XIE T Y, et al. Comparative analysis of genes encoding key enzymes for major NADPH sources[J]. China Food Industry, 2020(17): 122-123.
- [29] 寇俊婕. NADPH调控表观遗传的分子机制与功能[D]. 北京: 北京协和医学院, 2022.
KOU J J. Molecular mechanisms and biological function of NADPH-dependent epigenetic regulation[D]. Beijing: Peking Union Medical College, 2022.
- [30] BAKALOVA R, AOKI I, ZHELEV Z, et al. Cellular redox imbalance on the crossroad between mitochondrial dysfunction, senescence, and proliferation[J]. Redox Biology, 2022, 53: 102337.
- [31] 王亦菲. NADPH通过激活 AMPK/mTOR 通路抑制心肌缺血再灌注损伤[D]. 苏州: 苏州大学, 2019.
WANG Y F. NADPH inhibits myocardial ischemia-reperfusion injury through activation of AMPK/mTOR pathway[D]. Suzhou: Soochow University, 2019.
- [32] ZHU J, SCHWOER S, BERISA M, et al. Mitochondrial NADP(H) generation is essential for proline biosynthesis[J]. Science, 2021, 372: 968-972.
- [33] ZHANG Z Y, CHEN L, LIU L, et al. Chemical basis for deuterium labeling of fat and NADPH[J]. Journal of the American Chemical Society, 2017, 139(41): 14368-14371.
- [34] ZHANG Z Y, TESLAA T, XU X C, et al. Serine catabolism generates liver NADPH and supports hepatic lipogenesis[J]. Nature Metabolism, 2021, 3(12): 1608-1620.
- [35] KUNG L Jr, HUBER J T, KRUMMREY J D, et al. Influence of adding malic acid to dairy cattle rations on milk production, rumen volatile acids, digestibility, and nitrogen utilization [J]. Journal of Dairy Science, 1982, 65(7): 1170-1174.
- [36] 颜欣超. 硫辛酸、苹果酸及其组合对青脚麻鸡屠宰性能、肉质、血液生化指标和抗氧化功能的影响[D]. 凤阳: 安徽科技学院, 2019.
YAN X C. Effects of lipoic acid and malic acid and their combination on slaughter performance, meat quality, blood biochemical index and antioxidant function of cyan-shank partridge chickens[D]. Fengyang: Anhui Science and Technology University, 2019.
- [37] 吴军林, 吴清平, 韦明肯, 等. L-苹果酸对苹果酸天冬氨酸穿梭转运蛋白及酶基因表达的作用研究[J]. 食品科学, 2006, 27(11): 229-232.
WU J L, WU Q P, WEI M K, et al. Effect of L-malate on gene expression of proteins and enzymes related to the malate-aspartate shuttle[J]. Food Science, 2006, 27(11): 229-232.
- [38] BOBYLEVA-GUARRIERO V, LARDY H A. The role of malate in exercise-induced enhancement of mitochondrial respiration[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1986, 245(2): 470-476.
- [39] ABU-ELHEIGA L, MATZUK M M, ABO-HASHEMA K A, et al. Continuous fatty acid oxidation and reduced fat storage in mice lacking acetyl-CoA carboxylase 2[J]. Science, 2001, 291: 2613-2616.
- [40] 孟超群. ME1基因在3T3-L1前脂肪细胞分化中的功能及其调控机制研究[D]. 聊城: 聊城大学, 2023.
MENG C Q. Study on functional and regulation mechanism of ME1 gene in the differentiation of 3T3-L1 preadipocytes[D]. Liaocheng: Liaocheng University, 2023.
- [41] PALMA-GRANADOS P, SEIQUER I, BENÍTEZ R, et al. Effects of lysine deficiency on carcass composition and activity and gene expression of lipogenic enzymes in muscles and back-fat adipose tissue of fatty and lean piglets[J]. Animal, 2019, 13(10): 2406-2418.
- [42] XING K, ZHU F, ZHAI L W, et al. Identification of genes for controlling swine adipose deposition by integrating transcriptome, whole-genome resequencing, and quantitative trait loci data[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 23219.