

当前位置 首页->科技->营养研究->骨骼肌糖代谢及其调控的研究进展

骨骼肌糖代谢及其调控的研究进展

代发文 冯定远 左建军

摘要 骨骼肌糖代谢是动物骨骼肌蛋白质和肌内脂肪合成以及肌肉活动的重要能量来源,其代谢速度和程度对最终肉质形成发挥重要的作用。文章结合近年来的文献报道和本试验室的研究结果系统综述了骨骼肌糖代谢的过程、组织学基础、分子学基础及其调控机制,为从分子水平系统深入开展骨骼肌糖代谢调控研究提供参考。

关键词 糖代谢;葡萄糖转运载体;调控

中图分类号 S816.11

糖作为一种重要的能量物质来源,在活体肌肉代谢和宰后肌肉向商品肉品转化过程中都起到了关键性作用。肉质与养殖户和肉品加工商利益密切相关,已成为近年来研究的热点。在屠宰上市过程中,有的猪肉会出现表面苍白渗水的现象而遭到消费者的拒绝购买,这种猪肉通常称为PSE肉(Pale, soft, exudative)。PSE肉通常表现出过低的pH值,当异常下降的pH值达到肌纤维蛋白等电点时,便引发蛋白变性,肌细丝相互吸引积聚促使肌丝内水分排出,从而保水性能降低。此外,随着终pH值降低肌浆蛋白溶解度下降进而使肉色变得苍白(Joo等,1999)。赵广民(1993)研究报道,肌肉pH值的大小与糖代谢密切相关,冻猪肉pH值与肌葡萄糖含量存在极显著负相关,而肌葡萄糖含量又与糖原含量极显著正相关。因此,肌肉糖代谢过程是影响肉质的重要因素之一。基于骨骼肌糖代谢的重要生理意义,本文主要就对骨骼肌糖代谢过程及其调控作一综述。

1 骨骼肌糖代谢过程

屠宰后肌肉发生熟化,糖原分解供能,部分能量由磷酸肌酸将ADP磷酸化转化成ATP提供。骨骼肌糖代谢可以分为三个步骤进行。

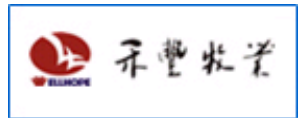
葡萄糖转运:对胰岛素易感动物而言,骨骼肌葡萄糖转运主要是对胰岛素敏感的主动转运过程,其中葡萄糖转运载体4(Glucose transporter 4, GLUT4)是骨骼肌中最重要的葡萄糖转运载体之一,负责调节转运机体50%~80%葡萄糖(Zisman等,2000)。在基础代谢状态下,位于细胞膜上的GLUT4蛋白只有5%左右。然而,在胰岛素的快速刺激下(2~3 min),GLUT4外分泌增加,大约50% GLUT4重新移至细胞膜表面(Holman等,2001)。因此GLUT4易位是骨骼肌糖代谢的首要关键步骤。此外,骨骼肌中GLUT1、GLUT5和GLUT12可能也能显著地促进葡萄糖的转运(Stuart等,2006)。我们课题组通过荧光定量RT-PCR方法发现猪骨骼肌中还存在GLUT2 mRNA表达。

糖原合成:大部分转运入细胞内的葡萄糖在高尔基体经糖原合成酶途径合成糖原。近年来关于糖原合成途径的研究很多,但具体过程仍不是十分清楚。糖原蛋白(Glycogenin)可发生自我催化将葡萄糖残

快速搜索

请选择

搜索



我感恩,我快乐
收获
降低饲料成本,提高生产
效益
快乐伴随每一天

基连接至Tyr194形成糖原合成酶的短链起始底物，继而启动糖原合成。Alexander等(2006)研究发现糖原蛋白的羧基端是糖原蛋白酶高效结合部位，这意味着糖原蛋白具有糖原蛋白酶调控位点，可以通过其活性调节而调控骨骼肌糖原含量。Roberta等(2007)研究发现当兔子快收缩骨骼肌细胞内Ca²⁺浓度增加时，糖原合成酶经结合在肌质网上的钙调素依赖性蛋白激酶磷酸化而发挥作用，这表明Ca²⁺可能也参与调控骨骼肌糖原合成。

糖原分解：屠宰后机体骨骼肌内储存的糖原经糖原磷酸化酶(Glycogen phosphorylase, GP)和糖原分枝酶(Glycogen debranching enzyme, GDE)作用分解成单糖，继而无氧酵解产生ATP供能，同时产生乳酸。Aps等(1999)通过生物化学方法和电镜技术发现在骨骼肌内存在两种形式的糖原，一种是分子量较大的糖原颗粒(10 000 kDa)称为高分子糖原(Macroglycogen, MG)；另一种分子量较小(400 kDa)，称为糖原前体(Proglycogen, PG)。糖原前体和高分子糖原的区分主要在于分子大小和蛋白质含量，其中糖原前体具有较高的蛋白质/碳水化合物比值，可溶于酸溶液；高分子糖原具有较高的碳水化合物/蛋白质比值，不溶于酸。不同形式糖原被酶作用分解的难易程度不同，在宰后45~60 min内猪骨骼肌中糖原前体被降解而高分子糖原增加(Rosenvold等，2003)。

2 骨骼肌糖代谢组织学基础

肌糖原是动物机体主要的能量物质来源，其在屠宰后的分解情况是决定肉质优劣的关键因素。在不同类型肌纤维中肌糖原含量和糖原存在形式有所不同，这可能是肌肉糖代谢的组织学基础。高淑杰等(2001)研究报道雄性大鼠宰后快收缩肌纤维内MG和PG的分解程度高于慢收缩肌纤维，MG的分解依赖肌纤维内MG的含量，不同类型肌纤维内MG的百分含量和总糖原浓度呈现高度正相关，并指出肌纤维内MG的含量可能是糖原依赖性磷酸化速率机制的限制因素。Thompson等(2006)指出影响骨骼肌糖原分解速率的主要因素包括屠宰时糖原含量和肌肉的肌纤维组成，肌肉中II B比例越高宰后pH值下降速度越快。此外，含不同类型肌纤维比例肌肉的胰岛素敏感性也存在明显的差异，而胰岛素与糖代谢有着密切关系。骨骼肌糖代谢与肌纤维组成有关，这可能也是我们课题组在试验中发现外来品种长白猪骨骼肌快肌比例和可溶性总糖含量均高于地方品种蓝塘猪的原因之一(代发文，2007)。

3 骨骼肌葡萄糖转运载体

3.1 葡萄糖转运载体4 (GLUT4)

GLUT4含有12个跨膜结构域和一个位于N端的胞外环状结构域。GLUT4不仅存在于细胞的质膜(外膜)上，还存在于细胞膜内。在基础状态下，骨骼肌的GLUT4主要于细胞内以囊泡形式存在，只有少数存在于细胞膜上。当组织受到胰岛素或运动的刺激时，通过一系列信号传导通路，GLUT4由内膜转位到细胞膜上，从而增加葡萄糖的转运(Logie等，2005)。在胰岛素作用下GLUT4转运葡萄糖速率可增加10~40倍(Hashiramoto等，2000)。

正常的GLUT4表达依赖于正常的胰岛素水平和胰岛素敏感性。体外实验表明，用胰岛素以及胰岛素加葡萄糖孵育鼠比目鱼肌，GLUT4 mRNA表达丰度分别增加25%和40%(Jose等，2005)。胰岛素敏感性缺乏的动物出现GLUT4转录水平的抑制，其原因可能在于调控区域的活性下降。Patricia等(2007)研究发现12月龄肥胖鼠发生胰岛素耐受现象，其脂肪组织GLUT4 mRNA和蛋白均显著低于2月龄正常老鼠，而肌肉中GLUT4 mRNA含量显著增加，GLUT4蛋白水平没有发生改变，并指出这与GLUT4 mRNA poly(A)尾巴减少约80个A碱基有关。因此，GLUT4表达水平的高低并不能完全反映出胰岛素敏感性，可能GLUT4蛋白易位速率才是最直接的表现。

3.2 葡萄糖转运载体1 (GLUT1)

在骨骼肌细胞中除了GLUT4外，还有另一重要的葡萄糖转运载体GLUT1。GLUT1蛋白结构与GLUT4相似，也含有12个跨膜结构域，其推测编码跨膜结构域的序列与GLUT4具有很高的保守性(Zhao等，2007)。GLUT1是非胰岛素依赖性葡萄糖转运载体，广泛分布于机体全身组织，如脑、血脑屏障、心肌、脂肪组织和骨骼肌等。GLUT1主要负责供应骨骼肌基础代谢所需葡萄糖，与葡萄糖亲和力低于GLUT4。GLUT1在骨骼肌

新华扬集团·华扬药业药物研究...
十年锤炼成一团，激扬四海看华扬
感谢有您！
服务饲料企业，让市场引导我们进步
从营销理念看管理



中的分布与遗传基础和肌纤维类型有关。Duehlmeier等(2007)研究发现反刍动物(牛和山羊)中GLUT1可能是氧化型、酵解型肌肉的主要葡萄糖转运载体,酵解型骨骼肌(背最长肌、半膜肌)中GLUT1蛋白含量比氧化型骨骼肌(咬肌、隔膜肌)高2.2~8.3倍,而在猪氧化型骨骼肌和酵解型骨骼肌中GLUT1蛋白含量无显著差异。

抗肿瘤坏死因子 α (Tumor necrosis factor- α , TNF- α)是胰岛素抵抗的重要调节因子,可能通过增加GLUT1表达促进葡萄糖转运。Heled等(2005)运用Western blot技术研究发现运动能促进老鼠骨骼肌TNF- α 及其受体1和GLUT1表达增加。这说明GLUT1调控机制可能不同于胰岛素信号通路,可与其它因素一起作用调控机体糖代谢。

4 骨骼肌糖代谢调控研究进展

4.1 骨骼肌糖代谢营养调控研究

对单胃动物而言,饲料中的营养成分很容易直接沉积于骨骼肌而影响肉品质。许多研究报道揭示骨骼肌糖原含量可以通过饲养策略进行调控。Rosenvold等(2001)报道在猪肥育期饲喂低可溶性碳水化合物日粮可降低肌肉中糖原储备,而不影响生长速度。Rosenvold等(2003)通过饲喂肥育猪低可溶性碳水化合物(5%)、高脂肪(18%)日粮和标准肥育猪日粮(49%可溶性碳水化合物、5%脂肪),经3周饲养试验后屠宰,结果发现饲养试验前后试验组背最长肌总糖原含量显著降低,并主要是MG的降低,宰后试验组糖原降解程度低于对照组,并主要是PG降解的差异。Bee等(2006)选用88 kg大白猪饲喂含不同水平可溶性碳水化合物日粮,试验期为21 d,结果也发现低可溶性碳水化合物日粮组肌肉糖分解潜能值(Glycolytic potential)显著低于高可溶性碳水化合物日粮组,显著降低半膜肌浅色部位的pH24h值和黄色值。上述试验说明,可以通过营养途径调控骨骼肌糖原含量,进而调控肉质性状。然而目前关于饲料是否影响骨骼肌糖代谢途径关键基因表达的报道却并不多见。

肌酸是重要的营养补充剂,补充肌酸可增加机体磷酸肌酸水平以提高肌肉中的能量储备(Casey等,1996)。Maddock等(2002)研究发现补充肌酸可以降低携带氟烷基基因猪PSE肉的发生频率。因此推测补充肌酸可能主要是通过增加磷酸肌酸提高肌肉中的能量水平,减缓宰后糖原分解速度,降低pH值下降速率,进而改善肉质。

4.2 遗传对骨骼肌糖代谢影响

遗传因素对骨骼肌糖代谢的影响包括不同品种和同一品种不同基因型之间的差异。品种是影响肉质的重要因素,其对糖代谢的影响可能是造成不同品种动物肉质差异的主要因素之一。我们课题组比较长白猪和广东地方品种蓝塘猪肉质性状时发现,同日龄两品种猪背最长肌可溶性糖含量存在差异,且这种差异随日龄的增加而减小(代发文,2007)。

氟烷基基因、酸肉基因(Rendement Napole, RN)和一磷酸腺苷激活蛋白激酶 γ 3基因(AMP-activated protein kinase γ 3, PRKAG3)等是近年来研究基因型对骨骼肌糖代谢影响的热点。Fernandez等(2002)通过测定不同氟烷基基因型猪屠宰后糖原、磷酸肌酸、ATP和pH值变化情况,证实了氟烷基基因对屠宰后肌肉的代谢变化发挥作用。Ann-Charlotte等(1997)比较研究了汉普夏猪中RN携带者和正常猪的肌肉组成和肉质性状,发现RN携带者糖分解潜能值更高。糖分解潜能值越高宰后pH值终值越低,则越易形成酸肉。Maria等(2007)比较了RN携带猪和正常猪在屠宰后GDE和肌糖原代谢变化,结果发现在屠宰后随着时间增加正常猪GDE活性下降速度快于RN携带猪而MG比例比后者低,这表明RN基因影响骨骼肌的糖原组成和糖代谢过程。编码PRKAG3基因发生突变会引发骨骼肌糖代谢发生明显变化,其中第200个密码子发生突变(Arg200→Gln200)引起猪肉中糖原含量过度增加(Milan等,2000),而紧邻Arg200的Val199→Ile199突变具有与RN相反的效应,它可使骨骼肌中糖原含量降低(Ciobanu等,2000)。而Copenhafer等(2006)通过研究PRKAG3突变猪发现骨骼肌糖原含量的增加并不能提高宰后早期的代谢速度。这说明骨骼肌糖代谢除与屠宰时糖原含量有关外,可能还与糖原分解酶活性和糖原存在的形式有关。骨骼肌糖代谢是一个复杂的过程,每一个关键步骤都可能影响最终肉质的形成。关于

骨骼肌糖代谢过程与肉质形成的关系还有待进一步研究。

5 小结

骨骼肌糖代谢是一个复杂的过程，经过多年的研究，目前已基本弄清了骨骼肌糖代谢的基本过程，但对其代谢的分子基础和调控机制还不是很清楚。随着现代分子生物学技术的发展，充分认识骨骼肌糖代谢的过程及其生理意义，必将为合理调控动物糖代谢促进动物生产提供理论依据。

(参考文献29篇，刊略，需者可函索)

(编辑：刘敏跃，lm-y@tom.com)

代发文，华南农业大学动物科学学院，博士，510642，广东省广州市天河区。

冯定远(通讯作者)、左建军，单位及通讯地址同第一作者。

收稿日期：2009-02-16

[1]

✚ 相关信息

- 鲁莱配套系断奶仔猪对赖氨酸需要量的研...
- 日粮代谢能、粗蛋白水平对5~8周龄东...
- 饲料能量水平对渝荣I号猪肥育后期生产...
- 饲用有机硒的生理功能、生物合成途径及...
- 铬对畜禽机体免疫功能的影响
- 家畜泌乳生物学的研究进展
- 鱼类的维生素C营养
- 骨骼肌糖代谢及其调控的研究进展

[返回首页](#) | [关于我们](#) | [广告服务](#) | [联系我们](#) | [网站公告](#)

[友情链接](#) ▼

版权所有:2008(C) 饲料工业杂志社

地址:沈阳市皇姑区金沙江街16号6门 电话:024-86394669 传真:024-86276127

Copyright©2008 3dfeed.cn All Rights Reserved Web Production