

饲料淀粉水平对生长期肉牛肌内脂肪细胞增殖和分化的影响及其机制

徐欣¹ 李晓波² 左福元¹ 黄文明^{1*}

(1.西南大学动物科学学院,重庆市肉牛工程技术研究中心,重庆 402460;

2.重庆市畜牧技术推广总站,重庆 401121)

摘要: 肉牛生长期是肌内脂肪细胞发育的重要时期,此阶段脂肪细胞的增殖和分化受到营养物质特别是淀粉供给的重要影响。但饲料中淀粉水平过高会产生亚急性瘤胃酸中毒,出现一系列健康问题。因此,本文总结生长期肉牛肌内脂肪细胞发育特点,从肌内脂肪细胞脂肪酸底物利用以及脂肪酶和转录因子等方面阐述了饲料淀粉水平对生长期肉牛肌内脂肪细胞增殖和分化的调控作用和分子机制,为开展生长期肉牛肌内脂肪代谢调控研究和促进肌内脂肪沉积的应用提供理论依据和实践指导。

关键词: 淀粉;生长期肉牛;肌内脂肪;葡萄糖代谢;增殖和分化

中图分类号: S823

文献标识码: A

文章编号: 1006-267X(2020)02-0540-08

2018年我国牛肉产量约为729万t,居世界第3位,约占世界牛肉总产量的10%,牛肉进口量约为106万t^[1],进口牛肉中包括相当一部分高档牛肉。随着我国居民消费结构的改变和生活水平的提高,我国对牛肉特别是高档牛肉的需求量将快速增加,但目前我国高档牛肉产量较少,相关的科学研究特别是肉牛的能量供给量和供给阶段方面的研究还较欠缺。

肉牛生长期是肌内脂肪细胞发育的关键阶段,此阶段肉牛肌内脂肪细胞的增殖和分化受营养和激素的调控作用。通过营养供给可调控生长期肉牛肌内脂肪细胞的增殖和分化,即增加肉牛肌内脂肪组织中间充质干细胞转化为肌内前体脂肪细胞的几率和肌内脂肪细胞中甘油三酯的积聚^[2]。研究表明,改变饲料中的淀粉水平可影响肉牛肌内前体脂肪细胞的增殖和分化,国内外也通常给生长育肥期肉牛饲喂高淀粉水平饲料来生产高档牛肉^[3-6],同时促进了皮下脂肪沉积,降低

了饲料转化效率和经济效益。

葡萄糖是供给肉牛机体能量需要和脂肪合成的重要能量来源。饲料中的大量淀粉在瘤胃中降解除为丙酸被吸收后进入肝脏经糖异生途径合成葡萄糖;饲料中的过瘤胃淀粉进入小肠后在胰腺淀粉酶作用下也直接分解为葡萄糖被吸收利用^[7-8]。肉牛肌肉葡萄糖的摄取量对肌内脂肪的沉积十分重要。研究表明,在肉牛生长期饲喂生糖指数较高的谷物和增加小肠对淀粉的吸收率可以促进肌内脂肪沉积^[9],但是具体机制还不太清晰。因此,本文综述了生长期肉牛肌内脂肪形成的细胞学基础,以及饲料淀粉水平对生长期肉牛瘤胃发酵的影响和肌内脂肪酶活性和转录因子等方面影响的研究,以期调控肉牛能量分配和高档牛肉的生产提供理论依据。

1 肌内脂肪组织的细胞学基础

牛胎儿在妊娠第80天就出现肾周白色脂肪

收稿日期:2019-08-05

基金项目:重庆市基础研究与前沿探索项目(cstc2017jcyjAX0014);国家重点研发计划(2018YFD0501700);中央高校基本科研业务费(XDJK2018C056)

作者简介:徐欣(1994—),女,贵州毕节人,硕士研究生,研究方向为肉牛营养与饲料科学。E-mail: 957210545@qq.com

*通信作者:黄文明,副教授,E-mail: hwmyy@126.com

组织,在妊娠第 180 天开始出现皮下脂肪组织和肌间脂肪组织,但是肌内脂肪细胞在出生后才被发现(图 1)^[10]。除肌内脂肪细胞外的脂肪细胞的增生主要发生在胎儿期和产后早期,此阶段脂肪细胞数量主要受母体营养供给调控^[11]。在出生后这些脂肪组织的脂肪细胞数量基本保持稳定,但肌内脂肪细胞数量到 250 日龄前仍具有可塑性^[12]。有研究表明,通过营养调控肉牛肌内脂肪细胞数量的有效期依次为胎儿期、哺乳期、断奶至 250 日龄,250 日龄之后肌内脂肪细胞数量保持在一个相对稳定的水平^[13]。

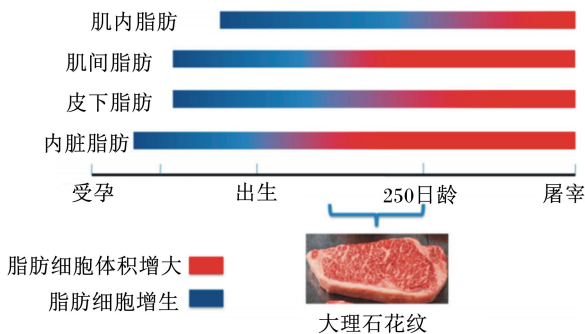


图 1 不同的脂肪库中脂肪沉积的形成顺序

Fig.1 Order of formation of fat deposition in different fat store^[2]

肌内脂肪细胞和骨骼肌细胞来源于共同祖细胞即间充质干细胞^[14-15]。间充质干细胞大部分转化为肌原细胞,少部分转化为肌内前体脂肪细胞。在肉牛出生后,营养供给的提高会促进肌内前体脂肪细胞增殖,增加肌内前体脂肪细胞的数量;促进肌内前体脂肪细胞分化为成熟的肌内脂肪细胞,不断积聚甘油三酯并形成脂滴^[16]。生长期肉牛骨骼肌中间充质干细胞经诱导可以向骨骼肌细胞和肌内脂肪细胞分化,如果营养调控增加了间充质干细胞向肌内前体脂肪细胞的分化,将减少间充质干细胞向骨骼肌细胞分化,从而增加肌内前体脂肪细胞的数量,这可能是通过营养调控生长期肉牛肌内脂肪沉积的一种重要途径^[17]。

骨骼肌中虽然存在大量的间充质干细胞,但是这些细胞会随着动物的生长逐渐减少^[18],这表明肉牛的早期发育阶段是调控间充质干细胞向肌内前体脂肪细胞分化的重要阶段。因此从细胞学基础来看,营养供给调控生长发育期肉牛肌内脂肪沉积的主要途径可能是促进间充质干细胞向肌

内前体脂肪细胞分化、肌内前体脂肪细胞的增殖和分化以及肌内脂肪细胞中甘油三酯的积聚,从而达到增加肌内脂肪细胞的数量和大小的目的。

2 饲料淀粉水平对生长期肉牛瘤胃发酵的影响

Gimeno 等^[19]的研究表明,饲喂以碾压的玉米为主(淀粉水平为 43.9%)的饲料的 3 月龄荷斯坦犊牛瘤胃 pH 维持在 6.0 左右,同时还表明饲喂以碾压的玉米(淀粉水平为 46.7%)为主的饲料的 5 月龄荷斯坦犊牛的瘤胃 pH 在饲喂后 4 和 8 h 分别为 6.14 和 6.01^[20],以及饲喂以碾压的玉米(淀粉水平为 44.8%)为主的饲料的 6 月龄荷斯坦犊牛瘤胃 pH 在饲喂后 4 和 8 h 分别为 6.13 和 5.83^[21]。以上研究表明,对于 3~6 月龄的犊牛饲喂淀粉水平达到了 47%的饲料,并未导致瘤胃 pH 低于 5.6。瘤胃 pH 低于 5.6 持续 3 h/d 通常被认为是亚急性瘤胃酸中毒^[22]。但 Schoonmaker 等^[23]研究表明,饲喂高淀粉饲料(玉米含量为 70.79%)的 119 日龄小公牛瘤胃产生大量的挥发性脂肪酸,其中乙酸、丙酸、丁酸的浓度随饲喂时间增加而逐渐增加,且导致瘤胃 pH 下降至 5.36,且饲喂后 6 和 9 h 均低于 5.6。这可能与淀粉的加工方式和淀粉水平较高有关。

Fatehi 等^[24]研究表明,饲喂以玉米为主的淀粉饲料(玉米含量为 55.14%)的 8.5 月龄的荷斯坦公牛血清挥发性脂肪酸浓度显著增加,其瘤胃液 pH 维持在 6.3 左右。由于荷斯坦奶牛饲料的淀粉水平较低,瘤胃 pH 维持在正常水平。De Nardi 等^[25]研究表明,给育成牛饲喂淀粉水平为 33.4%的饲料时,其瘤胃液 pH 在 5.0~5.5 之间持续了 90 min/d,低于 5.0 有 12 min/d;而当淀粉水平为 42.8%时,瘤胃液 pH 在 5.0~5.5 之间持续了 80 min/d,瘤胃液 pH 低于 5.0 增加至 92 min/d。由此可见,当牛在 6 月龄以上且饲料淀粉水平高至 40%左右就可能发生瘤胃代谢紊乱。

综上所述可以看出,肉牛在 3~6 月龄时,饲料中淀粉水平可最高至 47%,瘤胃 pH 维持在 6 以上。而当肉牛在 6 月龄以上时,淀粉水平高至 40%左右会导致瘤胃 pH 降低,诱发亚急性酸中毒的风险增加,表明淀粉水平对瘤胃发酵的影响与牛的月龄有重要的关系。饲料中的淀粉水平的提高对生长期肉牛瘤胃发酵会存在一定负面影响,但是可通

过控制饲料中的淀粉水平以及选择合适的加工方式,可在对瘤胃发酵未产生负调控作用的基础上影响肌肉脂肪的沉积。

3 生长期肉牛葡萄糖代谢特点

3.1 葡萄糖是肌肉脂肪细胞脂肪酸从头合成的重要底物

饲料中碳水化合物在反刍动物瘤胃中发酵为挥发性脂肪酸为主,淀粉在小肠中降解为葡萄糖为辅,因此,反刍动物从胃肠道中直接获得的葡萄糖很有限,主要是通过葡萄糖的异生途径合成葡萄糖。一般而言,饲料中淀粉含量越高,反刍动物从小肠中吸收的葡萄糖的量也会越多。反刍动物的血液葡萄糖浓度(3.0~3.8 mmol/L)低于其他哺乳动物(4.2~4.8 mmol/L),其能量需要的4%~11%来自于葡萄糖,而70%左右来自于乙酸和酮体。这可能是相对于单胃动物而言,反刍动物中枢神经系统能够利用的葡萄糖更少,肝脏缺乏葡萄糖激酶和脂肪组织中的脂肪酸从头合成的底物主要来源于乙酸的原因^[26]。尽管血液中葡萄糖的浓度低,但葡萄糖代谢对反刍动物肌肉脂肪组织的沉积非常重要。

研究表明,在脂肪酸从头合成的底物利用方面,肉牛肌肉脂肪组织和皮下脂肪组织存在底物利用差异性^[27]。通过细胞培养研究表明,肌肉脂肪细胞优先利用葡萄糖作为脂肪酸从头合成的底物,且葡萄糖比乙酸提供更多的乙酰基用于肌肉脂肪细胞脂肪酸从头合成;乙酸和乳酸为肌肉脂肪组织脂肪酸从头合成提供的乙酰基不到10%~25%,而葡萄糖提供的乙酰基达到70%~80%,而皮下脂肪组织中则相反^[28]。Rhoades等^[29]的研究也得出了相似的结论,在肌肉脂肪组织中葡萄糖为脂肪酸从头合成提供的乙酰基是乙酸的2倍多,而在皮下脂肪组织中二者提供的乙酰基数量接近。

虽然细胞培养试验表明肌肉脂肪组织利用葡萄糖作为脂肪酸的从头合成的底物比例比皮下脂肪组织高,但有活体试验表明乙酸为皮下脂肪组织和肌肉脂肪组织脂肪酸从头合成提供的乙酰基均远高于葡萄糖^[30]。Nayananjalie等^[31]研究表明,在饲喂高淀粉水平饲料时,肉牛肌肉脂肪组织利用乙酸的速率是葡萄糖的10倍。Smith等^[32]通过灌注乙酸和葡萄糖研究肌肉脂肪组织和皮下脂

肪组织脂肪酸从头合成的底物利用的影响,结果表明乙酸和葡萄糖为肌肉脂肪组织提供的乙酰基分别为58.8%和41.2%,乙酸和葡萄糖为皮下脂肪组织提供的乙酰基分别为85.1%和14.9%,由此可见,虽然乙酸为肌肉脂肪组织和皮下脂肪组织提供的乙酰基均高于葡萄糖提供的乙酰基,但葡萄糖为肌肉脂肪组织提供的乙酰基比皮下脂肪组织多。这是饲喂高淀粉水平饲料时同时促进肌肉脂肪和皮下脂肪沉积的根本原因之一。

3.2 饲料淀粉水平对生长期肉牛肌肉脂肪细胞葡萄糖摄取能力的影响

葡萄糖转运体(glucose transporters, GLUTs)家族有4种葡萄糖转运体,其中葡萄糖转运蛋白1(glucose transporter 1, GLUT1)广泛表达,负责基础葡萄糖的摄取^[33],而葡萄糖转运蛋白4(glucose transporter 4, GLUT4)是一种高亲和力的葡萄糖转运蛋白,在脂肪组织和肌肉中高度表达^[34]。胰岛素结合胰岛素受体后通过磷脂酰肌醇3-激酶(phosphatidylinositol 3-kinase, PI3K)/蛋白激酶B(protein kinase B, Akt)信号通路激活GLUT4的囊泡运输,使GLUT4迅速分布于细胞表面,从而激活脂肪组织的葡萄糖摄取功能^[35]。反刍动物脂肪组织对葡萄糖的摄取能力远低于单胃动物,因为胰岛素受体底物(insulin receptor substrate, IRS)和GLUT4的低表达。反刍动物肌肉脂肪组织胰岛素敏感性高于皮下脂肪组织^[36],因为肌肉脂肪组织中GLUT4的表达水平高于皮下脂肪组织,且参与葡萄糖转化为长链脂肪酸(即磷酸果糖激酶和ATP-柠檬酸裂解酶)的代谢酶活性较高^[37]。肌肉脂肪组织内的GLUT4和GLUT1的表达量均比其他脂肪组织高,且GLUT1的表达量是GLUT4的表达量的数倍,而除肌肉脂肪组织外的其他脂肪组织的GLUT4的表达量较高,但GLUT1的表达量较低^[30,38]。这说明肌肉脂肪组织比皮下脂肪组织更易吸收葡萄糖的原因可能与GLUT1的高表达有关。

GLUT4是胰岛素信号通路的重要靶基因。高淀粉水平饲料和低淀粉水平饲料饲喂生长期肉牛的肌肉脂肪组织中GLUT4的表达量没有显著差异^[39]。有研究发现,饲喂高淀粉水平饲料和低淀粉水平饲料肉牛的肌肉脂肪组织胰岛素受体(insulin receptor, INSR)、PI3K、AKT和GLUT4的表达量均没有显著差异,胰岛素信号相关的葡萄糖摄

取信号通路并没有因为营养摄入而改变,这说明通过调控胰岛素介导的 PI3K/Akt 信号通路不是高淀粉水平饲料比低淀粉水平饲料易促进肌内脂肪组织摄取葡萄糖的主要原因;高淀粉水平饲料饲喂的肉牛肌内脂肪组织中己糖激酶 1 (hexokinase 1, HK1) 和 GLUT1 的表达量显著高于饲喂低淀粉组, HK-1 是己糖激酶家族的成员之一,主要作用是将葡萄糖转化为葡萄糖-6-磷酸, HK1 和 GLUT1 会促进肌内脂肪组织对葡萄糖的摄取^[40]。以上研究均表明饲料淀粉水平的提高可促进生长期肉牛肌内脂肪葡萄糖的摄取主要与 GLUT1 有关。

4 饲料淀粉水平对生长期肉牛肌内脂肪细胞增殖和分化的影响

4.1 饲料淀粉水平对生长期肉牛肌内脂肪细胞数量和直径的影响

大理石花纹的生成不仅与肌内脂肪细胞的肥大(脂肪细胞的直径增加)有关,而且还与脂肪细胞的增生(脂肪细胞的数量增加)有关^[41]。在肉牛生长阶段饲喂高淀粉水平饲料可使前体肌内脂肪细胞数量增加,且促进肌内前体脂肪细胞向成熟肌内脂肪细胞分化,不断积聚甘油三酯,肌内脂肪细胞直径增大。Ebara 等^[40]研究表明,饲喂高淀粉水平饲料的 10 月龄阉牛的肌内脂肪细胞直径比饲喂低淀粉水平饲料阉牛的大 1.82 倍,并且过氧化物酶增殖物激活受体 γ 2 (peroxisome proliferator-activated receptor gamma 2, PPAR γ 2)、CCAAT 增强子结合蛋白(CCAAT enhancer binding protein, C/EBPs)、硬脂酰辅酶 A 去饱和酶(stearoyl-CoA desaturase, SCD)、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(glucose-6-phosphate dehydrogenase, G6PD)、脂肪酸合成酶(fatty acid synthase, FAS)和瘦素的表达量均高于饲喂粗饲料的阉牛。瘦素是由肥大脂肪细胞分泌,在脂肪细胞中高表达是牛肉呈现大理石花纹的标记^[42]。

与低淀粉水平饲料相比,饲喂高淀粉水平饲料的 3 月龄安格斯和西门塔尔杂交牛肌内脂肪细胞的平均直径显著增大,肌内脂肪沉积增加, G6PD 活性显著增加了约 37.6%,同时高淀粉水平饲料使肉牛皮下脂肪组织中 FAS、ATP-柠檬酸裂解酶、6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶(6-phosphogluconate dehydrogenase, PGD)、G6PD、苹果酸脱氢酶的活

性显著增加^[43],表明在此阶段饲喂高淀粉饲料可增加肌内脂肪细胞的增殖和分化,但同时也会增加皮下脂肪细胞的脂肪代谢相关基因的表达。饲料淀粉的储存加工方式也会影响淀粉在肉牛机体内的利用率,从而影响肌内脂肪的沉积。Gorocica-Buenfil 等^[16]研究表明,饲喂干玉米的安格斯肉牛肌内脂肪组织中存在大量肌内脂肪细胞,且肌内脂肪细胞平均直径为 70 和 80 μm 的比例高于与饲喂以高水分玉米为主的饲料,表明不同储存方式的淀粉饲料可影响肌内脂肪细胞数量和直径。

4.2 饲料淀粉水平对生长期肉牛肌内脂肪细胞转录因子的影响

饲料淀粉水平会影响生长期肉牛间充质干细胞向前体肌内脂肪细胞的分化。Moisá 等^[44]研究表明,饲喂高淀粉水平饲料的生长期肉牛的肌内脂肪组织中前体脂肪细胞数量与锌指蛋白 423 (zinc finger protein 423, ZFP423) 和核受体亚家族 2F 组成员 2 (nuclear receptor subfamily 2, F group, member 2, NR2F2) 的表达呈显著正相关, ZFP423 是调控间充质干细胞向前脂肪细胞分化的重要因子,是前体脂肪细胞的特有标记^[45], NR2F2 在白色脂肪细胞发育的早期表达,主要促进脂肪细胞的增殖, ZFP423 和 NR2F2 的表达量升高表明高淀粉水平饲料使肌内前体脂肪细胞数量增加;在高淀粉水平饲料饲喂早期断奶的肉牛肌内脂肪细胞中葡萄糖反应性转录因子(glucose-responsive transcription factor, MLXIPL)、过氧化物酶增殖物激活受体 γ (peroxisome proliferator-activated receptor gamma, PPAR γ)、C/EBPs、ZFP423 和脂肪原性转录因子甲状腺激素应答蛋白(thyroid hormone response protein, THRSP)、固醇反应元件结合蛋白-1c (sterol reaction element binding protein-1c, SREBF1)、胰岛素诱导基因 1 (insulin induced gene1, INSIG1) 的表达量均逐渐升高并且达到峰值。MLXIPL 主要通过调控丙酮酸激酶、乙酰辅酶 A 羧化酶(acetyl-CoA carboxylase, ACC) 和 FAS 等将葡萄糖转化为甘油三酯^[46], INSIG1 是调节脂代谢与脂肪细胞分化的重要蛋白质。THRSP 是机体脂肪生成所必需的蛋白质,参与调控线粒体三羧酸循环脂肪合成酶系基因的表达,与大理石花纹呈正相关^[47]。以上研究表明,高淀粉水平饲料使生长期肉牛的间充质干细胞向前体肌内脂肪细胞分化的几率增加,并且使肌内脂肪组织脂合成相

关基因的表达升高,从而促进肌内脂肪细胞的增殖和分化。

Graunard 等^[48]研究表明,与饲喂低淀粉水平饲料相比,饲喂等氮高淀粉水平饲料的 155 日龄安格斯肉牛的肌内脂肪细胞在饲喂 56 d 后 PPAR γ 调控的靶基因[*ACC*、*FAS*、脂肪酸结合蛋白 4(fatty acid binding protein 4, *FABP4*)、*SCD*] 的表达量增加了约 2 倍,*THRSP* 的表达量增加了 6~60 倍,*INSIG1* 的表达量增加了 4~8 倍,而 *SREBF1* 的表达量仅在低淀粉组饲喂 112 d 后达到最大值,这说明 *SREBF1* 不是调控肌内脂肪组织脂肪沉积的主要转录因子,而 *INSIG1* 可能是与其他转录因子协同调控肌内脂肪沉积的重要因子。综上所述,高淀粉水平饲料可提高脂代谢相关转录因子的表达,从而促进肌内脂肪细胞的增殖和分化。

5 小 结

近年来关于饲料淀粉水平调控生长期肉牛肌内脂肪细胞增殖和分化的研究已取得巨大进展。饲料淀粉水平的提高促进了生长期肉牛骨骼肌中间充质干细胞向肌内前体脂肪细胞分化以及肌内前体脂肪细胞增殖和分化;增加了生长期肉牛肌内脂肪组织利用葡萄糖作为脂肪酸从头合成的比例;通过调控肌内脂肪细胞中以脂代谢相关转录因子 *PPAR γ* 、*C/EBPs*、*THRSP* 和 *INSIG1* 为主的基因网络,提高了肌内脂肪沉积相关基因的表达,促进了肌内脂肪沉积。当肉牛处于 3~6 月龄时,饲料中淀粉水平可提高至 47%,可对瘤胃发酵未产生负面影响的情况下影响肌内脂肪的沉积;但在 6 月龄以上时饲料中淀粉水平不能过高,在 40% 左右为宜,过高会增加亚急性瘤胃酸中毒发生的风险。除饲料淀粉水平,淀粉来源和加工方式也会显著影响生长期肉牛瘤胃发酵和肌内脂肪细胞的增殖和分化,未来的研究方向应倾向于三者对生长期肉牛肌内脂肪沉积的互作效应及分子机制进一步研究。

参考文献:

[1] 中国畜牧业协会牛业分会.2018 年我国肉牛产业发展回顾与 2019 年展望[J].饲料与畜牧,2019(5):31-37.

[2] DU M, HUANG Y, DAS A K, et al. Meat science and muscle biology symposium: manipulating mesenchy-

mal progenitor cell differentiation to optimize performance and carcass value of beef cattle[J]. Journal of Animal Science, 2013, 91(3):1419-1427.

[3] REDDY K E, JEONG J Y, BAEK Y C, et al. Early weaning of calves after different dietary regimens affects later rumen development, growth, and carcass traits in Hanwoo cattle[J]. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences, 2017, 30(10):1425-1434.

[4] JOSEPH S J, ROBBINS K R, PAVAN E, et al. Effect of diet supplementation on the expression of bovine genes associated with fatty acid synthesis and metabolism[J]. Bioinformatics and Biology Insights, 2010, 4:19-31.

[5] PARK S J, BEAK S H, JUNG D J S, et al. Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle-A review[J]. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences, 2018, 31(7):1043-1061.

[6] SCHEFFLER J M, MCCANN M A, GREINER S P, et al. Early metabolic imprinting events increase marbling scores in fed cattle[J]. Journal of Animal Science, 2014, 92(1):320-324.

[7] BRAKE D W, SWANSON K C. Ruminant nutrition symposium: effects of postruminal flows of protein and amino acids on small intestinal starch digestion in beef cattle[J]. Journal of Animal Science, 2018, 96(2):739-750.

[8] MOHARRERY A, LARSEN M, WEISBJERG M R. Starch digestion in the rumen, small intestine, and hind gut of dairy cows—a Meta-analysis[J]. Animal Feed Science and Technology, 2014, 192:1-14.

[9] PETHICK D W, HARPER G S, ODDY V H. Growth, development and nutritional manipulation of marbling in cattle: a review[J]. Australian Journal of Experimental Agriculture, 2004, 44(7):705-715.

[10] TAGA H, BONNET M, PICARD B, et al. Adipocyte metabolism and cellularity are related to differences in adipose tissue maturity between Holstein and Charolais or Blond d' Aquitaine fetuses[J]. Journal of Animal Science, 2011, 89(3):711-721.

[11] MUHLHAUSLER B S, DUFFIELD J A, MCMILLEN I C, et al. Increased maternal nutrition stimulates peroxisome proliferator activated receptor- γ , adiponectin, and leptin messenger ribonucleic acid expression in adipose tissue before birth[J]. Endocrinology, 2007, 148(2):878-885.

[12] BONNET M, CASSAR-MALEK I, CHILLIARD Y, et

- al. Ontogenesis of muscle and adipose tissues and their interactions in ruminants and other species [J]. *Animal*, 2010, 4(7): 1093–1109.
- [13] DU M, TONG J, ZHAO J, et al. Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals [J]. *Journal of Animal Science*, 2010, 88 (Suppl.13): E51–E60.
- [14] JOE A W B, YI L, NATARAJAN A, et al. Muscle injury activates resident fibro/adipogenic progenitors that facilitate myogenesis [J]. *Nature Cell Biology*, 2010, 12(2): 153–163.
- [15] UEZUMI A, ITO T, MORIKAWA D, et al. Fibrosis and adipogenesis originate from a common mesenchymal progenitor in skeletal muscle [J]. *Journal of Cell Science*, 2011, 124: 3654–3664.
- [16] GOROCICA-BUENFIL M A, FLUHARTY F L, BOHN T, et al. Effect of low vitamin A diets with high-moisture or dry corn on marbling and adipose tissue fatty acid composition of beef steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85(12): 3355–3366.
- [17] TANG Q Q, LANE M D, et al. Adipogenesis: from stem cell to adipocyte [J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2012, 81(1): 715–736.
- [18] DU M, YIN J D, ZHU M J. Cellular signaling pathways regulating the initial stage of adipogenesis and marbling of skeletal muscle [J]. *Meat Science*, 2010, 86(1): 103–109.
- [19] GIMENO A, ALAMI A A, ABECIA L, et al. Effect of type (barley vs. maize) and processing (grinding vs. dry rolling) of cereal on ruminal fermentation and microbiota of beef calves during the early fattening period [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2015, 199: 113–126.
- [20] GIMENO A, ALAMI A, TORAL P G, et al. Effect of grinding or pelleting high grain maize- or barley-based concentrates on rumen environment and microbiota of beef cattle [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2015, 203: 67–78.
- [21] GIMENO A, ALAMI A, YAÑEZ-RUIZ D R, et al. Effect of cereal processing (grinding to 3·5 mm or dry-rolling) in maize- or barley-based high-concentrate diets on rumen environment of beef cattle during the late fattening period [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2016, 154(2): 334–346.
- [22] GOZHO G N, PLAIZIER J C, KRAUSE D O, et al. Subacute ruminal acidosis induces ruminal lipopolysaccharide endotoxin release and triggers an inflammatory response [J]. *Journal of Dairy Science*, 2005, 88(4): 1399–1403.
- [23] SCHOONMAKER J P, CECAVA M J, FAULKNER D B, et al. Effect of source of energy and rate of growth on performance, carcass characteristics, ruminal fermentation, and serum glucose and insulin of early-weaned steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2003, 81(4): 843–855.
- [24] FATEHI F, DEGHAN-BANADAKY M, REZAYAZDI K, et al. Performance, carcass quality and blood metabolites of Holstein bulls on feedlot feeding of different proportions of barley grain to maize grain [J]. *Journal of Animal and Feed Sciences*, 2013, 22(1): 35–43.
- [25] DE NARDI R, MARCHESINI G, GIANESELLA M, et al. Blood parameters modification at different ruminal acidosis conditions [J]. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 2013, 78(3): 259–262.
- [26] HOCQUETTE J F, BORNES F, BALAGE M, et al. Glucose-transporter (GLUT4) protein content in oxidative and glycolytic skeletal muscles from calf and goat [J]. *Biochemical Journal*, 1995, 305(2): 465–470.
- [27] SMITH S B, KAWACHI H, CHOI C B, et al. Cellular regulation of bovine intramuscular adipose tissue development and composition [J]. *Journal of Animal Science*, 2009, 87(Suppl.14): E72–E82.
- [28] SMITH S B, CROUSE J D. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue [J]. *The Journal of Nutrition*, 1984, 114(4): 792–800.
- [29] RHOADES R D, SAWYER J E, CHUNG K Y, et al. Effect of dietary energy source on *in vitro* substrate utilization and insulin sensitivity of muscle and adipose tissues of Angus and Wagyu steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85(7): 1719–1726.
- [30] LANCASTER P A, SHARMAN E D, HORN G W, et al. Effect of rate of weight gain of steers during the stocker phase. IV. Rumen fermentation characteristics and expression of genes involved in substrate utilization for fatty acid synthesis in adipose tissues of growing-finishing beef cattle [J]. *Journal of Animal Science*, 2015, 93(6): 3055–3065.
- [31] NAYANANJALIE W A D, WILES T R, GERRARD D E, et al. Acetate and glucose incorporation into subcutaneous, intramuscular, and visceral fat of finishing steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2015, 93(5):

- 2451–2459.
- [32] 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]. *Journal of Animal Science*, 2018, 96(3): 921–929.
- [33] SCHEEPERS A, JOOST H, SCHÜRMAN A. The glucose transporter families SGLT and GLUT: molecular basis of normal and aberrant function [J]. *Journal of Parenteral and Enteral Nutrition*, 2004, 28(5): 364–371.
- [34] FERNYHOUGH M E, OKINE E, HAUSMAN G, et al. *PPAR γ* and *GLUT-4* expression as developmental regulators/markers for preadipocyte differentiation into an adipocyte [J]. *Domestic Animal Endocrinology*, 2007, 33(4): 367–378.
- [35] JI P, OSORIO J S, DRACKLEY J K, et al. Overfeeding a moderate energy diet prepartum does not impair bovine subcutaneous adipose tissue insulin signal transduction and induces marked changes in periparturient gene network expression [J]. *Journal of Dairy Science*, 2012, 95(8): 4333–4351.
- [36] GILBERT C D, LUNT D K, MILLER R K, et al. Carcass, sensory, and adipose tissue traits of Brangus steers fed casein-formaldehyde-protected starch and/or canola lipid [J]. *Journal of Animal Science*, 2003, 81(10): 2457–2468.
- [37] HOCQUETTE J F, GONDRET F, BAÉZA E, et al. Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers [J]. *Animal*, 2010, 4(2): 303–319.
- [38] SMITH S B. Cell biology symposium: practical application of the basic aspects of GLUT4 membrane trafficking and insulin signaling on issues related to animal agriculture [J]. *Journal of Animal Science*, 2017, 95(5): 2185–2197.
- [39] GRAUGNARD D E, PIANTONI P, BIONAZ M, et al. Adipogenic and energy metabolism gene networks in *longissimus lumborum* during rapid post-weaning growth in Angus and Angus \times Simmental cattle fed high-starch or low-starch diets [J]. *BMC Genomics*, 2009, 10: 142.
- [40] EBARA F, INADA S, MORIKAWA M, et al. Effect of nutrient intake on intramuscular glucose metabolism during the early growth stage in cross-bred steers (Japanese Black male \times Holstein female) [J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2013, 97(4): 684–693.
- [41] GOTOH T, JOO S T. Characteristics and health benefit of highly marbled wagyu and hanwoo beef [J]. *Korean Journal for Food Science of Animal Resources*, 2016, 36(6): 709–718.
- [42] BONNET M, FAULCONNIER Y, LEROUX C, et al. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and leptin are related to marbling differences among Limousin and Angus or Japanese Black \times Angus steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85(11): 2882–2894.
- [43] SCHOONMAKER J P, FLUHARTY F L, LOERCH S C. Effect of source and amount of energy and rate of growth in the growing phase on adipocyte cellularity and lipogenic enzyme activity in the intramuscular and subcutaneous fat depots of Holstein steers [J]. *Journal of Animal Science*, 2004, 82(1): 137–148.
- [44] MOISÁ S J, SHIKE D W, FAULKNER D B, et al. Central role of the *PPAR γ* gene network in coordinating beef cattle intramuscular adipogenesis in response to weaning age and nutrition [J]. *Gene Regulation and Systems Biology*, 2014, 8: S11782.
- [45] HUANG Y, DAS A K, YANG Q Y, et al. Zfp423 promotes adipogenic differentiation of bovine stromal vascular cells [J]. *PLoS One*, 2012, 7(10): e47496.
- [46] JEONG Y S, KIM D, LEE Y S, et al. Integrated expression profiling and genome-wide analysis of ChREBP targets reveals the dual role for ChREBP in glucose-regulated gene expression [J]. *PLoS One*, 2011, 6(7): e22544.
- [47] LA B, OH D, LEE Y, et al. Association of bovine fatty acid composition with novel missense nucleotide polymorphism in the thyroid hormone-responsive (*THRSP*) gene [J]. *Animal Genetics*, 2013, 44(1): 118.
- [48] GRAUGNARD D E, BERGER L L, FAULKNER D B, et al. High-starch diets induce precocious adipogenic gene network up-regulation in *longissimus lumborum* of early-weaned Angus cattle [J]. *British Journal of Nutrition*, 2010, 103(7): 953–963.

Effects of Dietary Starch Level on Proliferation and Differentiation in Intramuscular Adipocytes of Growing Cattle and Its Mechanism

XU Xin¹ LI Xiaobo² ZUO Fuyuan¹ HUANG Wenming^{1*}

(1. College of Animal Science, Southwest University, Chongqing Beef Cattle Engineering Technology Research Center, Chongqing 402460, China; 2. Chongqing Animal Husbandry Technology Extension Station, Chongqing 401121, China)

Abstract: The growth period of beef cattle is an important period of development of intramuscular adipocytes, at this stage, the proliferation and differentiation of adipocytes are affected by the supply of nutrients, especially starch. However, dietary too high starch level can induce subacute ruminal acidosis, appear a series of health problems. This paper summarized the developmental characteristics of intramuscular adipocytes in beef growing period, and explained the regulation and molecular mechanism of dietary starch level on the proliferation and differentiation of intramuscular adipocytes in beef growing period from the aspects of fatty acid substrate utilization and lipase and transcription factors in intramuscular adipocyte, to provided theoretical basis and practical guidance for the study of regulation of intramuscular fat metabolism and promotion of intramuscular fat deposition in cattle during the growing season. [*Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2020, 32(2):540-547]

Key words: starch; growing cattle; intramuscular fat; glucose metabolism; proliferation and differentiation

* Corresponding author, associate professor, E-mail: hwmymy@126.com