

## 肉用畜禽肌纤维发育特性

孙燕勇<sup>1</sup> 付绍印<sup>1,2</sup> 何小龙<sup>2</sup> 王标<sup>2</sup> 段仕<sup>1</sup> 刘永斌<sup>2\*</sup> 张文广<sup>1\*</sup>

(1. 内蒙古农业大学 动物科学学院, 呼和浩特 010018;

2. 内蒙古农牧业科学院 畜牧研究所, 呼和浩特 010031)

**摘要** 为了解肉用畜禽(牛、绵羊、猪和家禽等)肌纤维发育特性的最新研究现状,以“畜禽”、“肌纤维发育”和“肉品质”为关键词,对1981—2019年国内外相关研究进行了检索,分别从肌纤维特性、肌纤维生成过程、肌纤维生长发育的分子调控等方面归纳了不同畜禽的肌纤维发育特征。研究发现:不同畜禽肌纤维发育的一般过程基本相似;肌纤维发育的时间具有物种特异性;个别基因被确定具有调控肌纤维发育的主要功能;仍缺乏多物种肌纤维发育过程基因调控网络的构建与系统比较研究以及多物种肉品质鉴定的通用分子标记开发。

**关键词** 肉用畜禽; 肌纤维发育; 分子调控

**中图分类号** S879.2;S813.3

**文章编号** 1007-4333(2019)12-0078-08

**文献标志码** A

## Characteristics of the myofiber development of meat livestock and poultry

SUN Yanyong<sup>1</sup>, FU Shaoyin<sup>1,2</sup>, HE Xiaolong<sup>2</sup>, WANG Biao<sup>2</sup>,  
DUAN Shi<sup>1</sup>, LIU Yongbin<sup>2\*</sup>, ZHANG Wenguang<sup>1\*</sup>

(1. College of Animal Science and Technology, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China;

2. Institute of Animal Husbandry, Inner Mongolia Academy of Agricultural & Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010030, China)

**Abstract** In order to understand the latest research status of myofiber development characteristics of meat livestock and poultry (cattle, sheep, pigs and poultry), taking “livestock”, “myofiber development” and “meat quality” as keywords, literatures published in from 1981 to 2019 were searched and summarized from the perspectives of myofiber, myoblast production, molecular regulation of myofiber growth and development. The results showed that the general process of myofiber development in different livestock and poultry are similar; The time of myofiber development among species is different; Individual genes are determined to have the main function of regulating myofiber development. It is also found that there is still a lack of studies on the construction of gene regulatory networks, systematic comparison for multi-species myofiber development and the developing of universal molecular markers for meat quality identification.

**Keywords** meat livestock and poultry; myofiber development; molecular regulation

畜禽肌肉分骨骼肌、心肌和平滑肌3种类型。其中骨骼肌是肌肉的主要组成部分,也是肉品质研究的主要对象。骨骼肌的基本单位是肌纤维,肌纤维由肌细胞融合形成<sup>[1]</sup>。肌肉产量的增加主要靠肌细胞体积增大,因此了解肌纤维发育特性及其细胞与分子机制具有重要意义<sup>[2]</sup>。牛和绵羊肌纤维的发

育主要在胎儿时期,猪、家禽和兔子的肌纤维发育主要在出生后不久<sup>[2-4]</sup>。有些哺乳动物,例如牛、绵羊和人类肌纤维的收缩和代谢分化主要发生在妊娠的后三分之一时期<sup>[3]</sup>。其他物种,例如猪出生后的前2周或啮齿动物和鸟类出生后的第一个月,才基本完成了肌纤维收缩和代谢分化过程<sup>[2,5]</sup>。肌纤维分

收稿日期:2019-03-26

基金项目:国家自然科学基金项目(31560622,31260538,30960246);内蒙古农牧业科学院青年创新基金(2015QNJJM04)

第一作者:孙燕勇,博士研究生,E-mail:ture\_faith6@163.com

通讯作者:张文广,教授,主要从事数量基因组学暨性状遗传机理研究,E-mail:atcgnmbi@aliyun.com

刘永斌,研究员,主要从事动物遗传育种与繁殖研究,E-mail:ybliu117@126.com

化的早熟性依次为：牛 = 人 > 绵羊 > 猪 > 鸟 > 兔 > 小鼠和大鼠<sup>[1-4,6]</sup>。肉品质是个复杂的性状，其中嫩度和风味就与肌纤维特性有关<sup>[7]</sup>；糖原含量较高的快速糖酵解型肌肉在动物屠宰后 pH 值下降的速度和程度较高，成熟的速度也更快<sup>[8]</sup>；氧化型肌肉含有较高水平的脂质，风味更好<sup>[8]</sup>。这些表型的背后离不开基因的调控作用，充分利用基因组学、蛋白质组学等方法从分子水平揭示肌纤维发育机制，进而优化肉品质管理和提高质量保证<sup>[9]</sup>。为了解不同肉用家畜肌纤维的发育特性，本研究拟以国内外 1981—2019 年的肌纤维研究文献为材料，通过比较牛、绵羊、猪和家禽等肌纤维发育的多样化过程，对肌纤维发育特性、肌细胞生成过程及基因调控研究进展进行总结和归纳，为进一步研究多物种肌纤维发育的分子调控机制及肉品质鉴定的通用分子标记开发提供理论基础。

## 1 肌纤维特点

### 1.1 肌纤维类型

肌纤维有多种分类方法，其中最常见的是依据肌球蛋白重链(Myosin heavy chain, MyHC)多态性将肌纤维分为 I、IIa、IIb 和 IIx 4 种类型<sup>[10]</sup>。I 型肌纤维的线粒体数量较多，有氧代谢酶活性高，但是肌纤维收缩 ATP 酶活性低，糖原和葡萄糖含量少，糖酵解能力弱，因此 I 型肌纤维收缩速度慢<sup>[10]</sup>。研究表明 I 型肌纤维脂质含量较高，肉品质的风味更好<sup>[11]</sup>。IIb 型肌纤维线粒体含量少，有氧代谢酶活性低，糖原含量、糖酵解酶与 ATP 酶活性较高，因此 IIb 型肌纤维供能方式主要为糖酵解，形成收缩速度快、时间短的特性<sup>[11]</sup>。IIb 型肌纤维糖酵解潜力大，乳酸产量多，导致肌肉 pH<sub>24</sub> 值与剪切力较低，该类型肌纤维含量高的肌肉最容易形成白肌肉<sup>[11-12]</sup>。IIa 型肌纤维糖原含量多，通过糖酵解或有氧氧化 2 种途径为肌肉供能，比 IIb 型肌纤维含有更多的线粒体。IIx 型肌纤维的收缩和代谢特性介于 IIa 和 IIb 型之间<sup>[12]</sup>。

### 1.2 肌纤维多样性

肌球蛋白是骨骼肌的主要蛋白，也是支持肌纤维收缩的主要调节因子，由 4 条轻链(Myosin light chain, MyLC)和 2 条 MyHC 组成<sup>[13]</sup>。每 1 条链都以多种亚型存在，可以与肌纤维甚至单个肌球蛋白丝以不同的方式结合<sup>[14]</sup>。不同的肌纤维不仅在 MyHC 组成上不同，而且长短也不同<sup>[15]</sup>。为了促进

氧气向线粒体的扩散，肌纤维直径和氧化代谢二者通常存在负相关关系<sup>[16]</sup>。成年哺乳动物的 IIB 型纤维体积是最大的，其次是 IIX 型纤维、I 和 IIA 型纤维最小<sup>[14]</sup>。哺乳动物的 IIA 和 IIB 型纤维分别表达快型“MyHC IIa”和“IIb”<sup>[16]</sup>。MyHC IId”和 MyHC IIx”首先在小型动物肌肉上观察到<sup>[14]</sup>，后在人类、猪<sup>[17]</sup>和牛<sup>[18]</sup>肌肉上发现。已有研究证明编码 IIx 的基因与 IIa、IIb MyHC 的基因不同，IIX 主要在 IIX 型纤维表达。IIX 型纤维不能用传统的组织化学技术与 IIB 型纤维区分开，其在氧化代谢水平、抗疲劳能力和最大收缩速度等介于 IIA 和 IIB 型纤维之间<sup>[19]</sup>。因小型物种具有运动快速的特点，所以普遍认为只有小动物肌纤维表达快速 IIb MyHC，然而有研究显示猪的肌肉同样有 3 种快速 MyHC 亚型表达<sup>[16]</sup>。通过组织化学技术只能检测到牛肌肉存在 2 种不同类型的快速纤维，通过电泳分离可检测到 3 种快速 MyHC 亚型<sup>[15]</sup>。这些混杂纤维含有至少 2 种 MyHC 亚型，根据发现的 MyHC 类型及其比例将肌纤维分为 IIBX(MyHC IIb > MyHC IIx)、IIXB(MyHC IIx > MyHC IIb)、IIXA(MyHC IIx > MyHC IIa)和 IIAX(MyHC IIa > MyHC IIx)，含有快速 MyHC IIa 和慢速 MyHC I 的纤维称为 C 型纤维或 IIC 型(MyHC IIa > MyHC I)和 IC 型纤维(MyHC IIa < MyHC I)<sup>[20]</sup>。大鼠的 IIC 型纤维可能包含 MyHC I 和 MyHC IIa 的复合体，2 种类型的比例随年龄的增长而变化<sup>[21]</sup>。已有研究表明，1 根纤维可并存多达 4 种 MyHC 亚型(I、IIa、IIx 和 IIb)，各纤维类型之间诱导转化，按照一定的途径表达和转变，即 I ⇌ IIa ⇌ IIx ⇌ IIb，进一步阐明肌肉组织具有明显的可塑性<sup>[22]</sup>。

## 2 肌细胞生成

### 2.1 肌纤维发育

肌纤维通过成肌细胞增殖，融合形成肌管，然后分化形成肌纤维(图 1)<sup>[23]</sup>。成肌细胞起源于胚胎的中胚层，中胚层经过增殖裂解为体节，体节的背侧会进一步发育形成生肌节，生肌节的中央部分分化为成肌肌节，产生的肌祖细胞在基因 *Wnt*、*Shh*、*MyoD* 和 *Myf5* 等的作用下形成成肌细胞(图 1)<sup>[24]</sup>。成肌细胞大量增殖，迁移并融合为多核细胞形成肌管<sup>[25]</sup>。该时期也会生成大量的胚胎肌纤维，并根据不同的形态分为初级和次级肌纤维，此后细胞不再分裂，细胞核逐渐分布到细胞膜位置形

成肌纤维<sup>[26]</sup>。在初级肌纤维与次级肌纤维沿着脊索迁移期间,成肌细胞增殖,然后退出细胞周期,合成肌纤维蛋白为肌细胞的融合做准备<sup>[27]</sup>。融合过程意味着相邻成肌细胞的识别和排列、间隙连接的

形成、膜的融合、细胞质的融合以及许多生化修饰的产生<sup>[27]</sup>。不同发育阶段的成肌细胞具有不同的特性,根据这些特性命名为体细胞、胚胎细胞、胎儿细胞和卫星细胞<sup>[28]</sup>。

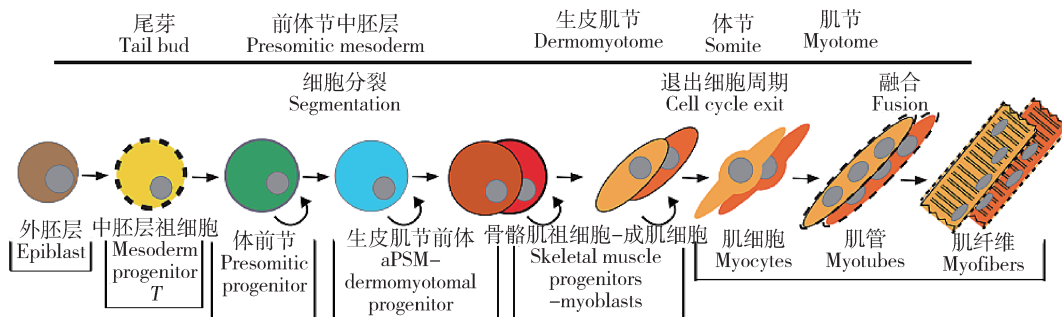


图1 肌纤维形成的不同阶段<sup>[23]</sup>

Fig. 1 Different stages of myofibers formation<sup>[23]</sup>

## 2.2 肌管形成

肌管形成发生在不同的时间阶段<sup>[29]</sup>:第1代肌管来自胚胎成肌细胞;第2代来自胎儿成肌细胞,分别产生初级肌纤维(初级肌管)和次级肌纤维(次级肌管)。已有研究表明猪在妊娠前期38 d内形成初级肌管,到妊娠后期46~95 d形成次级肌管<sup>[30]</sup>。牛是在妊娠期的前两个月内形成第1代肌原细胞,到110 d时第1代肌原细胞发生分化并伴随第2代肌原细胞的增殖,到180 d第2代肌原细胞分化结束,纤维总数固定<sup>[29]</sup>。牛肌纤维的收缩和代谢分化成熟发生在妊娠期210~260 d,大部分肌纤维产生在次级肌纤维形成阶段<sup>[29]</sup>。牛妊娠210 d和绵羊妊娠105 d后就没有或很少有肌纤维形成<sup>[29]</sup>,而鸡在胚胎时期7~12 d形成初级肌管,12~18 d形成次级肌管,并且在孵化结束期间肌纤维总数已经固定,孵化后3 d内进入肌纤维代谢的成熟期<sup>[31]</sup>。猪在妊娠期90 d肌纤维总数固定,肌纤维收缩和代谢成熟过程基本上发生在妊娠末期113 d到出生后第一个月<sup>[17]</sup>。猪的肌纤维发育是一种明显的双相现象,即在妊娠期35~55 d形成初级肌管,后在50~90 d每个初级肌管周围形成次级肌管<sup>[17]</sup>。

次级/初级肌管随肌肉和品种的不同比率在20~30变化<sup>[32]</sup>。猪出生前后,每一个初级肌管附近的一些次级肌管发育成熟为慢收缩I型纤维,形成典型的玫瑰花结分布,被快收缩II型纤维包围<sup>[33]</sup>。小鼠和大鼠的每根初级肌管周围的次级肌管数量分别在5~9个不等,猪的>20个<sup>[1,6,17]</sup>。在次级肌管

生成开始之前,初级肌管的直径增加到2倍,后来随着伸长而增大<sup>[17]</sup>。不同代的肌原细胞出现阶段根据不同物种的肌纤维发育的成熟度而变化(表1)<sup>[36]</sup>。绵羊<sup>[32]</sup>、牛和猪<sup>[33]</sup>都存在第3代肌原细胞。动物出生后骨骼肌的生长主要以肌纤维肥大为特征,例如,牛和绵羊出生时骨骼肌成熟程度与啮齿类动物和猪存在较大差异,牛和绵羊的骨骼肌在出生后6月龄发育成熟<sup>[34]</sup>,啮齿动物与猪则需要更晚的时间<sup>[35]</sup>。由此可见,根据动物妊娠期并不能准确的划分骨骼肌发育阶段,也无法反映不同物种之间的差异<sup>[36]</sup>。

表1 不同物种妊娠期不同代次肌原细胞的发育时间<sup>[36]</sup>

Table 1 Development time of myogenic cells of different species after pregnancy<sup>[36]</sup> d

物种 Species	初代肌 原细胞 Primary	次代肌 原细胞 Secondary	3代肌 原细胞 Tertiary
家禽 Poultry	3~7	8~16	—
猪 Pig	35	55	—
绵羊 Sheep	32	38	62~76
牛 Bovine	60	90	110
人 Human	56	90	110~120

## 2.3 肌纤维总数

大多数陆生脊椎动物,尤其鸟类和哺乳动物的肌纤维总数在孵化或分娩前已经形成。牛在妊娠180 d肌纤维总数达到固定<sup>[37]</sup>。猪在妊娠90 d肌

纤维总数达到固定,并且第 3 代肌原细胞出现时间较晚<sup>[30]</sup>。猪和牛的初级肌纤维数量受到遗传控制,次级肌纤维数量更多地受表观遗传控制,例如,母体效应<sup>[38-39]</sup>。妊娠母猪的营养不足会导致后代肌肉的次级肌纤维数量减少,但初级肌纤维数量没有变化<sup>[40]</sup>。可见,营养对肌纤维总数的影响,在畜禽妊娠早期阶段特别关键,而营养过剩又会影响到成肌细胞的增殖速度<sup>[24]</sup>。

骨骼肌卫星细胞是静止的单核肌原细胞,位于肌膜和肌纤维基膜之间<sup>[41]</sup>。卫星细胞在成年肌肉中通常是静止的,但作为一种储备细胞群,能够在肌肉受伤时增殖,并产生再生肌肉和更多的卫星细胞<sup>[41]</sup>。肌卫星细胞通过融合进入肌纤维内增强肌纤维蛋白合成与生长的总体能力<sup>[42]</sup>。鸟类和哺乳动物由于肌卫星细胞与肌纤维融合,使肌纤维的体积增大,从而显著增加了出生后肌肉的重量<sup>[43]</sup>。动物出生后不久,肌卫星细胞开始迅速增殖,为肌纤维细胞增加提供更多的细胞核<sup>[41]</sup>。但是,至成年阶段,肌卫星细胞处于有丝分裂静止状态,仅在肌肉受到损伤时才处于活跃状态<sup>[44]</sup>。由于肌卫星细胞比其他成肌细胞更晚进入细胞周期的特性,因此通过细胞培养的方法可以有效的将肌卫星细胞与其他成肌细胞区分开,但在不同类型的肌纤维之间是否存在差异尚不清楚<sup>[45]</sup>。在牛和绵羊的妊娠晚期,肌卫星细胞发育很快,而啮齿类动物和猪的肌卫星细胞发育只有在出生前后才开始出现<sup>[38]</sup>。新生小鼠的肌卫星细胞代谢非常活跃,随着机体生长发育,肌卫星细胞会进入休眠期<sup>[46]</sup>。

## 2.4 肌纤维收缩与代谢分化

新生个体的初级和次级肌纤维主要表达发育型 MyHC(胚胎型与胎儿型),随着成长逐渐被成年型 MyHC 所取代<sup>[47]</sup>。大多数初级肌纤维在妊娠早期表达慢 MyHC,次级肌纤维仅在妊娠末期表达慢 MyHC<sup>[47]</sup>。妊娠 60 d 以内的牛肌肉细胞群只含有初级肌管,到妊娠结束时发育型 MyHC 完全被成年型 MyHC 取代<sup>[48]</sup>。猪具有独特的肌纤维分布,胎儿期肌纤维主要由慢 I MyHC 型肌纤维簇组成,周围环绕着快 IIb MyHC 型肌纤维<sup>[49]</sup>,初级肌管最初表达发育型 MyHC 和慢 I 型 MyHC,随后成熟为 I MyHC 型肌纤维<sup>[49]</sup>。猪妊娠 50~55 d 开始出现次级肌纤维,胎儿期也表达发育型 MyHC<sup>[48]</sup>。

牛肌肉胎儿型 MyHC 在妊娠期 180 d 到产后

21 d 逐渐消失,而绵羊在胎儿期 140 d 到出生后 28 d<sup>[50]</sup>,大鼠在出生后 30 d 以内,猪<sup>[51]</sup>和兔子<sup>[52]</sup>分别在出生后 10~20、20~30 d 逐渐消失。兔子出生后 8 周、猪出生后 15 d 和牛妊娠期 210 d 肌肉的糖酵解代谢开始加强<sup>[18,51,52]</sup>。家禽出生后 1 周左右 MyHC 不再表达,并且伴随着糖酵解代谢的增加<sup>[5]</sup>。牛、绵羊妊娠末期的肌肉会表达快速的成年型 MyHC,而猪在出生后开始表达<sup>[53]</sup>。总之,哺乳动物的混合型肌肉的 IIB 型和 IIX 型肌纤维的数量出生后逐渐增加,IIA 型肌纤维逐渐减少。牛肌纤维的类型转化在出生后不久开始,IIa 和 IIb MyHC 的混合型 IIAB 肌纤维比例增加<sup>[50]</sup>。马的 IIA 型肌纤维比例随着年龄增长而增加,IIB 型肌纤维则相反,这可能与运动有关<sup>[54]</sup>。兔子、鸡和猪胚胎时期的肌肉能量来源主要为氧化代谢过程<sup>[55]</sup>。肌肉氧化和糖酵解途径的区别取决于畜禽出生时肌纤维的成熟度,例如,鸡出生后 7~15 d 可以明显区分氧化型和糖酵解型纤维<sup>[7,56]</sup>,大鼠在出生后 10~20 d 可以明显区分<sup>[57]</sup>,兔子在出生后 21 d 可以明显区分<sup>[51]</sup>。

## 2.5 肌纤维基因调控

肌纤维发育是个复杂的过程,在不同发育阶段受核心基因与转录因子网络的调控,其中包括 *Pax3*、*Myf5*、*MyoD* (*Myod1*)、*MRF4* (*Myf6*) 和肌源性蛋白组成的肌肉调节因子 (*MRFs*)<sup>[58]</sup>。鸡、绵羊等不同发育阶段的肌肉受不同功能基因集的调控,对这些基因集构建加权基因共表达网络筛选出网络中的核心基因,核心基因可以作为分子辅助标记的候选基因<sup>[52,59]</sup>。鸡出生后 4 周龄的功能基因集主要参与 MAPK 信号通路和参与调控骨骼肌生长发育调控过程<sup>[59]</sup>。*Myosin* 家族成员 (*MYH1D*, *MYH1F*) 是骨骼肌纤维收缩机制关键基因,对 4 周龄鸡肌肉生长发育具有显著作用<sup>[59]</sup>。此时期 *SCD* 与 *AGTR1* 起到核心调控功能(核心基因),主要参与骨骼肌的脂肪沉积、脂肪前体细胞分化过程<sup>[58]</sup>。*FGF16* 作为鸡 6 周龄时与肌肉生长密切相关的核心基因<sup>[59]</sup>。10 周龄主要为 *FGF10*、*SOCS2*、*CTSG* 等核心基因,具有肌肉生长负调节、肌肉分化与神经支配等功能<sup>[59]</sup>。14 周龄以 *ACSL1*、*PRKCE*、*PPIR3C*、*PPIR3D*、*MAPKAPK5* 和 *IL15* 基因作为核心基因,它们在脂肪酸组成与降解、磷脂重塑、脂肪总量和糖原合成中发挥重要作用<sup>[59]</sup>。

绵羊大多数肌纤维在出生前形成<sup>[3]</sup>。对绵羊不

同发育阶段骨骼肌转录组的比较研究发现,羔羊时期肌肉主要参与钙信号通路、神经营养因子、脂肪细胞因子等信号通路<sup>[60]</sup>。绵羊胎儿后期和出生早期肌肉具有相似的功能特征,此时处于快速生长阶段,蛋白质合成旺盛,瘦肉产量更多<sup>[61]</sup>。妊娠 85~100 d 是大量成肌细胞融合的重要发育阶段,该阶段显著表达的基因由 E2F1 或 MEF2A 顺式调控<sup>[52]</sup>。成年绵羊 E2F1 或 MEF2A 的调控作用显著下降,高表达的基因主要参与 Wnt、mTOR、AMPK、MAPK、FoxO、丙氨酸-天冬氨酸-谷氨酸代谢等信号通路,且核心基因为 *LRP6*、*FOXO6*、*PABPC1*、*WDR74* 和 *ACTN1*<sup>[60]</sup>。*AMPK* 是细胞内能量感受器和调节能量代谢的开关<sup>[52]</sup>。*LRP6* 对 Wnt/ $\beta$ -catenin 信号传导至关重要,与肌肉生长速率、胴体性状和肉质密切相关,*LRP6* 的表达上调导致 Wnt/ $\beta$ -catenin 途径和最终的肌肉质量增加<sup>[62]</sup>。*FOXO6* 是最后发现的 *FoxO* 家族成员,主要调控肌肉的氧化代谢过程<sup>[63]</sup>。肌生成抑制素 *MSTN* 是肌肉生长发育的负调控因子,通过抑制成肌细胞的增殖和分化调节肌肉蛋白质合成<sup>[64]</sup>。已有研究检测到一组调控骨骼肌发育的上游转录因子,包括 *Rp58* (*Zfp238* 或 *Zbtb18*)、*Meox1/2*、*Six1/4*、*Eya1/2* 和 *Nfix*<sup>[65]</sup>。猪胎儿期 35~91 d 时,Wnt/ $\beta$ -catenin 信号通路比较活跃,能够激活 *MYOD*、*MYF5* 等基因的表达,潜在增加成肌细胞的增殖<sup>[66]</sup>。转录因子及相关基因的挖掘可为进一步研究肌纤维生长发育的调控机制提供线索。

### 3 展望

1981—2019 近 40 年畜禽肌纤维发育的研究,为脊椎动物骨骼肌形成和调控机制的探讨奠定了基础。本研究综述了肌生成的复杂过程,包括多个步骤和调控因素。不同物种的(鸟类、啮齿动物、哺乳动物)肌纤维发育的一般过程基本相似,涉及至少 2 代肌原细胞的演替。然而,肌纤维发育的规律在物种之间存在差异并取决于其出生时的肌纤维成熟度。肌纤维发育相关的基因对肌纤维发育的调控至关重要,不同物种在肌纤维发育时期的核心基因有待进一步确认。随着测序技术的不断发展,利用转录组学与蛋白质组学等的大量数据,把这些数据集与其他功能基因组或表型数据进行关联并分析,可进一步阐明肌纤维发育机制;也可利用培养肌细胞的方法实现定向分化,展开骨骼肌发育体外培养

研究。

### 参考文献 References

- [1] Deng S, Azevedo M, Baylies M. Acting on identity: myoblast fusion and the formation of the syncytial muscle fiber [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2017, 72: 45-55
- [2] Gionbelli T R S, Veloso C M, Rotta P P, Valadares Filho S C, Carvalho B C, Marcondes M I, Cunha C S, Novaes M A S, Prezotto L D, Duarte M S, Gionbelli M P. Foetal development of skeletal muscle in bovines as a function of maternal nutrition, foetal sex and gestational age [J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2018, 102(2): 545-556
- [3] Zhu M J, Han B, Tong J F, Ma C W, Kimzey J M, Underwood K R, Xiao Y, Hess B W, Ford S P, Nathanielsz P W, Du M. AMP-activated protein kinase signalling pathways are down regulated and skeletal muscle development impaired in fetuses of obese, over-nourished sheep [J]. *The Journal of Physiology*, 2008, 586(10): 2651-2664
- [4] Shang P, Wang Z X, Chamba Y, Zhang B, Zhang H, Wu C X. A comparison of prenatal muscle transcriptome and proteome profiles between pigs with divergent growth phenotypes [J]. *Journal of Cellular Biochemistry*, 2019, 120(4): 5277-5286
- [5] Scheuermann G N, Bilgili S F, Tuzun S, Mulvaney D R. Comparison of chicken genotypes: myofiber number in pectoralis muscle and myostatin ontogeny [J]. *Poultry Science*, 2004, 83(8): 1404-1412
- [6] Kado S, Abe S, Hiroki E, Iwanuma O, Sakiyama K, Kim H J, Ide Y. Myofiber properties of mouse mylohyoid muscle in the growth period [J]. *Zoological Science*, 2008, 25(8): 806-810
- [7] Veiseth-Kent E, Pedersen M E, Rønning S B, Rødbotten R. Can postmortem proteolysis explain tenderness differences in various bovine muscles? [J]. *Meat Science*, 2018, 137: 114-122
- [8] Beauclercq S, Hennequet-Antier C, Praud C, Godet E, Collin A, Tesseraud S, Métayer-Coustard S, Bourin M, Moroldo M, Martins F, Lagarrigue S, Bihan-Duval E L, Berri C. Muscle transcriptome analysis reveals molecular pathways and biomarkers involved in extreme ultimate pH and meat defect occurrence in chicken [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 6447
- [9] Shang P, Wang Z, Chamba Y, Zhang B, Zhang H, Wu C. A comparison of prenatal muscle transcriptome and proteome profiles between pigs with divergent growth phenotypes [J]. *Journal of Cellular Biochemistry*, 2019, 120(4): 5277-5286
- [10] Shen L Y, Luo J, Lei H G, Jiang Y Z, Bai L, Li M Z, Tang G Q, Li X W, Zhang S H, Zhu L. Effects of muscle fiber type on glycolytic potential and meat quality traits in different Tibetan

- pig muscles and their association with glycolysis-related gene expression[J]. *Genetics and Molecular Research;GMR*, 2015, 14(4):14366-14378
- [11] Gao S Z,Zhao S M. Physiology,affecting factors and strategies for control of pig meat intramuscular fat[J]. *Recent Patents on Food, Nutrition & Agriculture*, 2009, 1(1): 59-74
- [12] Choe J H,Choi Y M, Lee S H, Shin H G, Ryu Y C, Hong K C, Kim B C. The relation between glycogen, lactate content and muscle fiber type composition, and their influence on postmortem glycolytic rate and pork quality[J]. *Meat Science*, 2008, 80(2):355-362
- [13] Reiser P J. Current understanding of conventional and novel co-expression patterns of mammalian sarcomeric myosin heavy chains and light chains [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2019, 662:129-133
- [14] Reilly M E, McKoy G, Mantle D, Peters T J, Goldspink G, Preedy V R. Protein and mRNA levels of the myosin heavy chain isoforms I $\beta$ , I $\alpha$ , IIx and IIb in type I and type II fibre-predominant rat skeletal muscles in response to chronic alcohol feeding[J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 2000, 21(8):763-773
- [15] Zhang M, Liu Y L, Fu C Y, Wang J, Chen S Y, Yao J, Lai S J. Expression of MyHC genes, composition of muscle fiber type and their association with intramuscular fat, tenderness in skeletal muscle of Simmental hybrids[J]. *Molecular Biology Reports*, 2014, 41(2): 833-840
- [16] Ryu Y C, Kim B C. The relationship between muscle fiber characteristics, postmortem metabolic rate, and meat quality of pig longissimus dorsi muscle[J]. *Meat Science*, 2005, 71(2): 351-357
- [17] Lefaucheur L, Hoffman R K, Gerrard D E, Okamura C S, Rubinstein N, Kelly A. Evidence for three adult fast myosin heavy chain isoforms in type II skeletal muscle fibers in pigs [J]. *Journal of Animal Science*, 1998, 76(6):1584-1593
- [17] Maccatrozzo L, Patrino M, Toniolo L, Reggiani C, Mascarello F. Myosin heavy chain 2B isoform is expressed in specialized eye muscles but not in trunk and limb muscles of cattle[J]. *European Journal of Histochemistry*, 2004, 48(4): 357-366
- [18] Maccatrozzo L, Patrino M, Toniolo L, Reggiani C, Mascarello F. Myosin heavy chain 2B isoform is expressed in specialized eye muscles but not in trunk and limb muscles of cattle[J]. *European Journal of Histochemistry*, 2004, 48(4): 357-366
- [19] Andersen J L, Klitgaard H, Saltin B. Myosin heavy chain isoforms in single fibres from m. vastus lateralis of sprinters; influence of training [J]. *Acta Physiologica Scandinavica*, 1994, 151(2):135-142
- [20] Hämäläinen N, Pette D. Patterns of myosin isoforms in mammalian skeletal muscle fibres [J]. *Microscopy Research and Technique*, 1995, 30(5): 381-389
- [21] Sung B, Hwang S Y, Kim M J, Kim M, Jeong J W, Kim C M, Chung H Y, Kim N D. Loquat leaf extract enhances myogenic differentiation, improves muscle function and attenuates muscle loss in aged rats [J]. *International Journal of Molecular Medicine*, 2015, 36(3): 792-800
- [22] Wehrle U, Düsterhöft S, Pette D. Effects of chronic electrical stimulation on myosin heavy chain expression in satellite cell cultures derived from rat muscles of different fiber-type composition[J]. *Differentiation*, 1994, 58(1): 37-46
- [23] Chal J, Pourquie O. Making muscle; skeletal myogenesis *in vivo* and *in vitro* [J]. *Development*, 2017, 144(12): 2104-2122
- [24] Hu L, Han F, Chen L, Peng X, Chen D, Wu, Che L, Zhang K. High nutrient intake during the early postnatal period accelerates skeletal muscle fiber growth and maturity in intrauterine growth-restricted pigs[J]. *Genes and Nutrition*, 2018(13): 23
- [25] Böl M, Leichsenring K, Siebert T. Effects of Growth on Muscle, Tendon, and Aponeurosis Tissues in Rabbit Shank Musculature[J]. *Anatomical Record*, 2017, 300(6): 1123-1136
- [26] Bi P, Ramirez-Martinez A, Li H, Cannavino J, McAnally J R, Shelton J M, Sánchez-Ortiz E, Bassel-Duby R, Olson E N. Control of muscle formation by the fusogenic micropeptide myomixer[J]. *Science*, 2017, 356(6335): 323-327
- [27] Jones N C, Fedorov Y V, Rosenthal R S, Olwin B B. ERK1/2 is required for myoblast proliferation but is dispensable for muscle gene expression and cell fusion[J]. *Journal of Cellular Physiology*, 2001, 186(1):104-115
- [28] Yin H, Price F, Rudnicki M A. Satellite cells and the muscle stem cell niche[J]. *Physiological Reviews*, 2013, 93(1): 23-67
- [29] Zhang M, McLennan I S. During secondary myotube formation, primary myotubes preferentially absorb new nuclei at their ends[J]. *Developmental Dynamics*, 1995, 204(2): 168-177
- [30] Wang T, Liu C, Feng C, Wang X, Lin G, Zhu Y, Yin J, Li D, Wang J. IUGR alters muscle fiber development and proteome in fetal pigs[J]. *Frontiers in Bioscience*, 2013, 18: 598-607
- [31] Picard B, Berri C, Lefaucheur L, Molette C, Sayd T, Terlouw C. Skeletal muscle proteomics in livestock production [J]. *Briefings in Functional Genomics*, 2010, 9(3): 259-278
- [32] Wilson S J, McEwan J C, Sheard P W, Harris A J. Early stages of myogenesis in a large mammal; Formation of successive generations of myotubes in sheep tibialis cranialis muscle[J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 1992, 13(5): 534-550

- [33] Papapanagioutou E P, Fletouris D J, Psomas E I. Effect of various heat treatments and cold storage on sulphamethazine residues stability in incurred piglet muscle and cow milk samples[J]. *Analytica Chimica Acta*, 2005, 529(1-2): 305-309
- [34] Greenwood P L, Hunt A S, Hermanson J W, Bell A W. Effects of birth weight and postnatal nutrition on neonatal sheep; II. Skeletal muscle growth and development[J]. *Journal of Animal Science*, 2000, 78(1): 50
- [35] Whalen R G, Sell S M, Butler-Browne G S, Schwartz K, Bouveret P, Pinset-Härstöm I. Three myosin heavy-chain isozymes appear sequentially in rat muscle development[J]. *Nature*, 1981, 292(5826): 805-809
- [36] Velotto S, Crasto A. Histochemical and morphometrical characterization and distribution of fibre types in four muscles of ostrich (*Struthio camelus*) [J]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 2004, 33(5): 251-256
- [37] Jennings T D, Gonda M G, Underwood K R, Wertz-Lutz A E, Blair A D. The influence of maternal nutrition on expression of genes responsible for adipogenesis and myogenesis in the bovine fetus[J]. *Animal*, 2016, 10(10): 1697-1705
- [38] Stickland N C, Demirtas B, Clelland A K, Ashton C. Genetic and nutritional influences on muscle growth in farm animals [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & integrative Physiology*, 2000, 126: 141
- [39] Lehnert S A, Reverter A, Byrne K A, Wang Y H, Natrass G S, Hudson N J, Greenwood P L. Gene expression studies of developing bovine longissimus muscle from two different beef cattle breeds[J]. *BMC Developmental Biology*, 2007, 7: 95
- [40] Nissen P M, Danielsen V O, Jorgensen P F, Oksbjerg N. Increased maternal nutrition of sows has no beneficial effects on muscle fiber number or postnatal growth and has no impact on the meat quality of the offspring[J]. *Journal of Animal Science*, 2003, 81(12): 3018-3027
- [41] Morgan J E, Partridge T A. Muscle satellite cells[J]. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 2003, 35(8): 1151-1156
- [42] Dumont N A, Bentzinger C F, Sincennes M C. Satellite cells and skeletal muscle regeneration[J]. *Comprehensive Physiology*, 2015, 5(3): 1027-59
- [43] Egner I M, Bruusgaard J C, Gundersen K. Satellite cell depletion prevents fiber hypertrophy in skeletal muscle[J]. *Development*, 2016, 143(16): 2898-2906
- [44] Thornton K J. Impacts of nutrition on the proliferation and differentiation of satellite cells in livestock species[J]. *Journal of Animal Science*, 2019
- [45] Musarò A, Carosio S. Isolation and culture of satellite cells from mouse skeletal muscle [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2017, 1553: 155-167
- [46] Murach K A, White S H, Wen Y, Ho A, Dupont-Versteegden E E, McCarthy J J, Peterson C A. Differential requirement for satellite cells during overload-induced muscle hypertrophy in growing versus mature mice[J]. *Skeletal Muscle*, 2017, 7(1): 14
- [47] Weimer K, DiMario J X. Muscle fiber type specific activation of the slow myosin heavy chain 2 promoter by a non-canonical E-box[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, 469(4): 842-847
- [48] Crew J R, Falzari K, DiMario J X. Muscle fiber type specific induction of slow myosin heavy chain 2 gene expression by electrical stimulation[J]. *Experimental Cell Research*, 2010, 316(6): 1039-1049
- [49] Bérard J, Pardo C E, Béthaz S, Kreuzer M, Bee G. Intrauterine crowding decreases average birth weight and affects muscle fiber hyperplasia in piglets[J]. *Journal of Animal Science*, 2010, 88(10): 3242-50
- [50] Maier A, McEwan J C, Dodds K G, Fischman D A, Fitzsimons R B, Harris A J. Myosin heavy chain composition of single fibres and their origins and distribution in developing fascicles of sheep tibialis cranialis muscles [J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 1992, 13(5): 551-572
- [51] Gondret F, Damon M, Jadhao S B, Houdebine L M, Herpin P, Hocquette J F. Age-related changes in glucose utilization and fatty acid oxidation in a muscle-specific manner during rabbit growth[J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 2004, 25(4-5): 405-10
- [52] Xu L Y, Zhao F P, Ren H X, Li L, Lu J, Liu J S, Zhang S, Liu G E, Song J Z, Zhang L, Wei C H, Du L X. Co-expression analysis of fetal weight-related genes in ovine skeletal muscle during mid and late fetal development stages[J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2014, 10(9): 1039-1050
- [53] Martyn J K, Bass J J, Oldham J M. Skeletal muscle development in normal and double-muscled cattle [J]. *The Anatomical Record*, 2004, 281(2): 1363-1371
- [54] LaVigne E K, Jones A K, Londono A S, Schauer A S, Patterson D F, Nadeau J A, Reed S A. Muscle growth in young horses: Effects of age, cytokines, and growth factors[J]. *Journal of Animal Science*, 2015, 93(12): 5672-5680
- [55] Lefaucheur L, Ecolan P, Lossec G, Gabillard J C, Butler-Browne G S, Herpin P. Influence of early postnatal colic exposure on myofiber maturation in pig skeletal muscle[J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 2001, 22(5): 439-452

- [56] Shu J T, Xiao Q, Shan Y J, Zhang M, Tu Y J, Ji G G, Sheng Z W, Zou J M. Oxidative and glycolytic skeletal muscles show marked differences in gene expression profile in Chinese Qingyuan partridge chickens [J]. *PLoS One*, 2017, 12(8): e0183118
- [57] Alves A P, Dãmaso A R, Dal Pai V D. The effects of prenatal and postnatal malnutrition on the morphology, differentiation, and metabolism of skeletal striated muscle tissue in rats [J]. *Journal De Pediatria*, 2008, 84(3): 264-71
- [58] Berkes C A, Tapscott S J. MyoD and the transcriptional control of myogenesis [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2005, 16(4-5): 585-595
- [59] Li G H, Zhang T, Zhang G X, Chen L, Han W, Dai G J, Xie K Z, Zhu X Y, Su Y J, Wang J Y. Analysis of gene co-expression networks and function modules at different developmental stages of chicken breast muscle [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2019, 508(1): 177-183
- [60] Ren C F, Deng M T, Fan Y X, Yang H, Zhang G M, Feng X, Li F Z, Wang D, Wang F, Zhang Y L. Genome-wide analysis reveals extensive changes in lncRNAs during skeletal muscle development in Hu sheep [J]. *Genes*, 2017, 8(8): 191
- [61] Bujak A L, Crane J D, Lally J S, Ford R J, Kang S J, Rebalka I A, Green A E, Kemp B E, Hawke T J, Schertzer J D, Steinberg G R. AMPK activation of muscle autophagy prevents fasting-induced hypoglycemia and myopathy during aging [J]. *Cell Metabolism*, 2015, 21(6): 883-890
- [62] Huang J, Romero-Suarez S, Lara N, Mo C L, Kaja S, Brotto L, Dallas S L, Johnson M L, Jahn K, Bonewald L F, Brotto M. Crosstalk between MLO-Y4 osteocytes and C2C12 muscle cells is mediated by the wnt/ $\beta$ -catenin pathway [J]. *JBMR Plus*, 2017, 1(2): 86-100
- [63] Kitamura T, Kitamura Y I, Funahashi Y, Shawber C J, Castrillon D H, Kollipara R, DePinho R A, Kitajewski J, Accilli D. A Foxo/Notch pathway controls myogenic differentiation and fiber type specification [J]. *Journal of Clinical Investigation*, 2007, 117(9): 2477-2485
- [64] Chen P R, Lee K. INVITED REVIEW: Inhibitors of myostatin as methods of enhancing muscle growth and development [J]. *Journal of Animal Science*, 2016, 94(8): 3125-3134
- [65] Yokoyama S, Ito Y, Ueno-Kudoh H, Shimizu H, Uchibe K, Albin S, Mitsuoka K, Miyaki S, Kiso M, Nagai A, Hikata T, Osada T, Fukuda N, Yamashita S, Harada D, Mezzano V, Kasai M, Puri P L, Hayashizaki Y, Okado H, Hashimoto M, Asahara H. A systems approach reveals that the myogenesis genome network is regulated by the transcriptional repressor RP58 [J]. *Developmental Cell*, 2009, 17(6): 836-848
- [66] Sollero B P, Guimarães S E F, Rilington V D, Tempelman R J, Raney N E, Steibel J P, Guimarães J D, Lopes P S, Lopes M S, Ernst C W. Transcriptional profiling during foetal skeletal muscle development of Piau and Yorkshire-Landrace cross-bred pigs [J]. *Animal Genetics*, 2011, 42(6): 600-612

责任编辑：杨爱东