肌纤维类型与生理代谢、生长性能及肉质的关系

张 丽[1,2]，孙宝忠[1]
(1.中国农业科学院北京畜牧兽医研究所，北京 100193；2.甘肃农业大学食品科学与工程学院，甘肃 兰州 730070)

摘 要：介绍了肌纤维类型及其分型方法，阐述了不同纤维类型的特征，同时探讨了肌纤维类型与肌肉生理代谢调控途径之间的关联，分析了肌纤维类型与肉用动物产肉能力的关系，以及肌纤维类型组成对肉品质的影响机理。并提出为了完善肉品质形成理论，有必要建立一种多因素的综合分析系统，以探究肌纤维对肉质形成的调控途径。

关键词：肌纤维类型；生理代谢；生长性能；肉品质

Relationship of Muscle Fiber Types with Physiological Metabolism, Growth Performance and Meat Quality

ZHANG Li[1,2]，SUN Bao-zhong[1]
(1. Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China；
2. College of Food Science and Engineering, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract：Muscle fiber types as well as their characteristics and typing systems are described in this paper. Meanwhile, the relationship between muscle fiber types and metabolic regulation pathways is also explained. The association between muscle fiber types and growth performance of meat animals is analyzed, as well as the mechanism underlying the influence of muscle fiber type composition on meat quality. It is suggested that a comprehensive multi-factor analysis system should be built in order to investigate regulatory pathways of muscle fibers on meat quality.

Key words：muscle fiber types；metabolism；growth performance；meat quality
中图分类号：TS251.52 文献标志码：A 文章编号：1001-8123(2013)08-0025-06

对肉用动物的改良，就是通过基因选择和营养干预，降低胴体脂肪，提高肉品比率，从而提高肉品产量和胴体瘦肉比例，这是贯穿于肉用动物驯养过程的主要内容。这种实践活动一方面确实可以提高肉用动物生产效率，而另一方面却极有可能对肉品质产生不可预知的影响。肉品科学家们普遍认为，肌纤维类型组成是肉质差异的一个重要来源。

骨骼肌含有75%水分、19%蛋白质、0.5%～8.0%脂类以及1%糖原，并具有若干种组织和细胞，其中肌纤维组织和肌细胞结构是肌肉最主要的组成部分。肌纤维与其他结缔组织、肌内脂肪细胞、血管及神经细胞等共同组成了肌肉的主体结构。其中的肌纤维属于异源群体，不同个体纤维在结构、收缩、代谢、生理方面的特性都存在差异。肌纤维类型在不同物种、品种、肌肉部位等方面均表现出功能多样性。这使得骨骼肌在应对遗传、营养、环境等因素影响时，具有极其卓越的适应性。而正是这种多样性，也很可能会对肉用动物的生理代谢、生长性能、肉质产生影响[1]。

近年来的相关研究发现，肌纤维与肉品质形成存在联系。已有相关研究针对不同品种、月龄、性别的间夏南牛、中国西门塔尔牛等牛前、中和后躯部位肉的肌纤维直径、肌纤维密度、单根肌纤维横截面积、pH值和剪切力等方面进行了比较分析，结果发现牛种、月龄、性别、分割部位、成熟条件与时间等因素均对牛肉嫩度有显著影响，此外，有大量研究发现不同品种、不同部位牛肉肌纤维特性也存在差异[2-4]。

1 肌纤维类型与特征

肌纤维是组成肌肉的基本单位，占据了肌肉空间的75%～90%。单根肌纤维横截面呈圆形、椭圆形或多角形，内部包括肌原纤维束、线粒体、细胞核、肌小管等结构，覆盖于肌膜之下。许多根肌纤维组成肌纤维束，作为肌肉的骨架结构。由于肉用动物的胎儿期，肌细胞由成肌细胞融合而成，因此呈现出多核细胞结构，常见肉用动物(如猪、牛、羊、家禽等)的肌纤维直径范围在

收稿日期：2013-05-21
基金项目：国家现代农业(肉牛牦牛)产业技术体系资助项目(CARS-38)；农业部公益性行业(农业)科技项目(201203009)；甘肃省青年科技基金计划项目(1107RJYA064)
作者简介：张丽(1979—)，女，副教授，博士，研究方向为食品科学与工程。E-mail：zhangl@gsau.edu.cn

10～100μm。根据收缩特性和代谢特性，可以将肌纤维分成不同种类[5]。

1.1 基于收缩速率的肌纤维分型

肌纤维分型最早由Brooke等[6]提出，可以根据肌纤维收缩特征将其分为慢速收缩肌和快速收缩肌。判断肌纤维收缩速度的方法是对肌纤维进行组织化学染色，分析其肌原纤维蛋白三磷酸腺苷(ATP)酶(myofibrillar protein adenosine triphosphatase，mATPase)活力。Brooke等[6]根据肌动球蛋白在酸性孵化和碱性孵化中mATPase活力差异，将肌纤维分成了I型、IIA型和IIB型3种主要收缩类型，其中I型为慢肌，IIB型为快肌，IIA型介于两者之间。这一纤维分型方法的分子生物学基础是肌球蛋白重链(myosin heavy chain，MyHC)的异构体组成，即分别对应于I型、IIA型、IIB型MyHC异构体，各异构体均由单一的基因编码。MyHC是骨骼肌中表达最丰富的蛋白，占肌肉蛋白的35%左右，可通过电泳分析其异构体组成。其mATPase活力是决定其横桥周期的最根本因素，因此也就决定了收缩的速度[7]。

传统的纤维分型方式仅包含3种主要类型。然而，后来在关于大鼠、小鼠、天竺鼠和兔子的骨骼肌纤维的相关研究中，鉴定出4种MyHC异构体即I型、IIA型、IIX型和IIB型，因此肌纤维类型被调整为4种，其收缩速率I型＜IIA型＜IIX型＜IIB型[8-9]。由于在早期研究中，IIB型MyHC异构体表达仅在小型哺乳动物中被发现，未在大型哺乳动物中发现，因此对于主要肉用动物而言，如猪、牛、羊等，IIB型纤维一直未被肉品科学家列为主要研究对象[8]。即使到了近10年，还有很多学者认为IIB型快收缩肌纤维，仅在小型哺乳动物中表达，并提出这是因为小型哺乳动物，如小鼠、兔子等，经常要面对各种危险，需要更高速的运动能力，因此对骨骼肌收缩速度要求更高[10-11]。然而，已有研究发现，IIB型MyHC在猪和单峰驼的骨骼肌中有表达[12-13]，新近研究中，Picard等[14]还在牛的背最长肌和半膜肌中发现了IIB型纤维。因此，IIB型纤维越来越受到肉品科学家的重视。

1.2 基于代谢特点的肌纤维分型

肉用动物骨骼肌中有2种主要能量代谢途径来获取ATP，即氧化途径和糖酵解途径。氧化途径，即指肌细胞在高氧供给条件下，糖原、葡萄糖、氨基酸、酮酸、脂质可在线粒体中被氧化，获取ATP。糖酵解途径即指肌纤维间隙的储备糖原，在低氧或无氧条件下快速转换为乳酸，以获取能量。而根据这2种代谢方式的相对重要程度，可以将肌纤维分为氧化型、氧化-糖酵解混合型、糖酵解型3种代谢类型[15-16]。对琥珀酸脱氢酶(succinate dehydrogenase，SDH)、苹果酸脱氢酶(malate dehydrogenase，MDH)等线粒体酶进行组织化学染色，根据SDH等活力可以鉴定其代谢类型[17]。一般而言，代谢类型与收缩类型密切相关，I型纤维通常被认为就是氧化型代谢，IIB和IIX型纤维被认为就是糖酵解型代谢，IIA型纤维则是氧化-糖酵解混合型代谢。然而，这种关联并未绝对化，Larzul等[18]发现猪背最长肌中12%的IIB型纤维SDH活力表现出了氧化代谢特征，而剩余88%的IIB型纤维才表现出糖酵解代谢特征。一般情况下，肌纤维类型是指其收缩类型，即基于mATPase组织化学染色或MyHC电泳确定的纤维类型。

1.3 不同类型肌纤维特征

每一种肌纤维类型生理生化特征，具体包括收缩速度、代谢、化学、形态学等方面，4种肌纤维主要特征如表1所示[5]。一般而言，I型纤维，即氧化型纤维，其mATPase活力较低，能维持长期的氧化代谢，常常与能耗较低、时间较长的基本运动有关，其血管化程度较高，纤维直径较小，同时具有较好的抗疲劳性[5]。与之相反的，IIB型纤维，即糖酵解型纤维，mATPase活力较高，可以通过磷酸肌酸和糖原酵解途径在短时间内提供大量能量，并能进行短暂高强度的收缩运动，其血管化程度较低，纤维直径大，抗疲劳性比I型纤维弱，剧烈运动后，因为积累了大量乳酸，需经过一个恢复期才能令肌细胞恢复正常运作状态[5]。IIX型纤维特征与IIB型很接近，只是IIX型收缩速度略低，氧化代谢程度略高。IIA型纤维，即糖酵解-氧化混合型纤维，在收缩和代谢方面介于I型和IIX型之间的中等水平。此外，不同肌纤维还在肌红蛋白含量、甘油三酯水平、糖摄入量、Ca^{2+}敏感性、胰岛素敏感性、己糖激酶活力、糖原流通、糖转运蛋白等方面均表现出不同特点[19-20]。

表1 各肌纤维类型的生理生化特征[5]

Table 1 Biological characteristics of individual fiber types[5]

项目	I型	IIA型	IIX型	IIB型
收缩速度	+	+++	++++	+++++
mATPase活力	+	+++	++++	+++++
氧化代谢	+++++	++++，+++++	+，++	+
糖酵解代谢	+	++++	++++	+++++
己糖激酶	+++++	+++	+	+
糖转运蛋白CLUT-4	+++++	+++	+	+
磷酸肌酸	+	+++++	+++++	+++++
糖原	+	+++++	++++	+++++
甘油三酯	+++++	++	+	+
血管化程度	+++++	+++	+，++	+
肌红蛋白	+++++	++++	++	+
缓冲能力	+	++++	+++++	+++++
直径	++	+，++	++++	+++++
抗疲劳性	+++++	++++	++	+

注：“+”代表非常低，“++”代表低，“+++”代表中等，“++++”代表高，“+++++”代表非常高。

2 肌纤维类型与代谢调控的关系

2.1 Ca^{2+}调控途径

肌细胞对代谢的调控过程中，Ca^{2+}调控途径是一个

非常重要的途径，一方面Ca^{2+}通过与肌钙蛋白C的结合，充当了引发肌肉收缩的2级信使；另一方面通过与一系列酶系的相互作用，如钙调磷酸酶等，调控很多生化反应通路[21-23]。作为一种万能细胞间信号子，Ca^{2+}可以通过广泛的时空变化，调控细胞活动。I型慢收缩纤维中，Ca^{2+}呈现出小幅度、持久性强的变化规律；而在IIB型快收缩纤维，Ca^{2+}呈现出大幅度、迅速的短期峰值式变化规律。不同类型肌纤维中，Ca^{2+}变化规律差异与其代谢控制的需要具有密切关联。例如，慢纤维中，Ca^{2+}小幅度的反复跃迁，与其钙调磷酸酶激活的需求相适应，因此才能进一步引起相应的纤维收缩、Ca^{2+}吸收、能量代谢基因激活等反应，以形成其独特的收缩特征[24]。这种差异，还会影响到肌肉宰后成熟过程。相关研究证实，Ca^{2+}还是肌肉宰后细胞凋亡过程引发和调控过程中重要的信号子[25]。因此，不同肌纤维类型的Ca^{2+}调控途径机制差异，既有可能导致肉品质形成的差异。

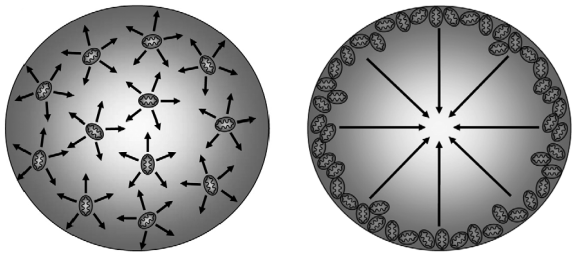
2.2 能量调控

肌细胞能量调控过程中，高能磷酸化合物一磷酸腺苷(adenosine monophosphate，AMP)、二磷酸腺苷(adenosine diphosphate，ADP)、三磷酸腺苷(adenosine triphosphatase，ATP)不但是细胞中直接提供能量的“通用货币”，而且还是监控细胞能量状态的“油表”，对于控制肌细胞能量代谢而言意义重大，这一调控过程中AMP蛋白激酶(adenosine monophosphate-activated protein kinase，AMPK)起到了重要作用[26]。不同类型肌纤维的能量调控状态存在差异。首先，一般而言，肌肉收缩期间，快纤维游离中ADP和AMP水平增加幅度明显高于慢纤维，因此，快纤维能量代谢调控中，游离ADP和AMP水平是更重要的信号。其次，组成AMPK的3个亚基α(α1、α2)、β(β1、β2)、γ(γ1、γ2、γ3)在不同类型纤维中的表达也存在差异，尤其是γ3亚基在快纤维中的表达量明显高于慢纤维，而快纤维中$\alpha2\beta2\gamma3$的三聚体形式在慢纤维中几乎未被发现[27]。

2.3 线粒体

快纤维和慢纤维中，线粒体的分布方式存在较大差异，慢纤维线粒体以肌膜下线粒体为主，呈径向分布规律；而快肌中线粒体很少以这种方式分布，肌肉中两类线粒体分布方式如图1所示[28]。

除了分布差异为，慢肌和快肌还在线粒体呼吸作用上表现出差异。具体包括：1)快肌线粒体呼吸对ATP抑制作用比慢肌更敏感；2)快肌中的呼吸作用受ADP的刺激作用更敏感，而慢肌则更容易受到AMP和肌酸的刺激；3)快肌的磷酸肌酸供能体系中，线粒体肌酸激酶几乎不起作用，而慢肌中则是线粒体肌酸激酶(creatine kinase-BB，CK-BB)与细胞质肌型肌酸激酶(CK-MM)相互作用，通过连续不断的“磷酸肌酸-肌酸”循环，在线粒体和能量消耗位点之间传递ADP和ATP[28-29]。



A. 肌原纤维间线粒体　　B. 肌膜下线粒体

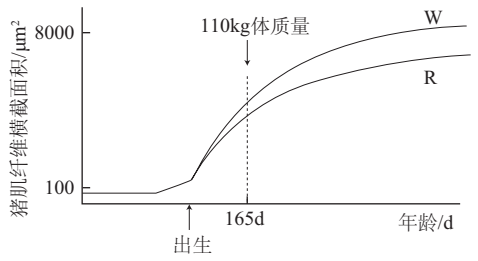
图1 肌纤维中线粒体分布方式[28]

Fig.1 Distribution mode of mitochondria in muscle fiber (A. intermyofibrillar; B. subsarcolemmal)[28]

3 肌纤维类型与生长性能的关系

肉用动物的生长性能直接决定其肉品产量，其中肌肉产量、瘦肉比率等生长性能均是重要的产量因素。然而，对于肌纤维的生长而言，肌纤维总数(total number of fibers，TNF)、肌纤维横截面积(cross sectional area，CSA)、肌纤维长度则对肌肉产量而言意义重大。其中肌纤维总数和肌纤维横截面积一直以来都是肉品科学家们重点研究对象，尤其是这些纤维特征与肌肉生长之间的联系。

肌纤维数量的确定主要发生在肉用动物生长的胎儿期(对于母体动物而言，即妊娠期)，其过程如下：1)首先是初级肌纤维的生成；2)然后在每根初级纤维周围会有次级纤维延伸，次级纤维数量因物种而异，小鼠、兔子等小型动物每根初级纤维周围一般会延伸出5～9根次级纤维，猪等大型动物则会延伸出20根以上的次级纤维；3)部分大型动物，如牛、绵羊等会于出生后在次级纤维周围还会有一个迅速的三级纤维生长过程[5]。



W为糖酵解型；R为氧化型。

图2 猪肌纤维横截面积变化[5]

Fig.2 Variation of muscle fiber in pigs[5]

对于大多数肉用动物而言，随着次级纤维的生成，肌纤维数量基本固定，猪肌纤维总数在妊娠90d时确定下

来，为妊娠期的80%，而牛则在妊娠180d，为妊娠期的66%[30-31]。肉用动物出生后肌纤维总数变化很小。而与之对应的是，肌纤维横截面积在妊娠期基本不变，动物出生后，则会随着动物的生长发育迅速增长。如图2所示，对于猪而言，从妊娠114d出生，到出生后51d(即以怀孕后计165d)这段时期内横截面积会迅速增加。而正是从这个时间开始，不同代谢类型的肌纤维在形状上开始发生分化，糖酵解型肌纤维的横截面积开始超过氧化型肌纤维，而这个差异随着肌肉组织的生长而越来越大[5]，结果见图2。

家畜在从野生到家养的驯化过程中，生长速率、瘦肉含量等生长性能均得到了提高，这些都是人为育种选择的改良结果。而这一选择改良，同时也转变了肉用动物的肌纤维类型特征，这种转变极有可能就是生长性能提高的根本原因。驯化过程中，肉用动物的肌纤维横截面积变大了，这可能与瘦肉产量的提高直接相关，而与之对应的是纤维代谢类型也正向着高糖酵解型、低氧化型的模式转变[32]。例如，驯化品种长白猪与原始品种梅山猪相比，肌纤维组成中IIB型快肌比例更高，代谢类型也以糖酵解型居多，与之对应的是这一品种猪的肌纤维总数更高，总体平均横截面积更大，其产肉能力更强，肌肉生长速度更快，胴体的瘦肉比例更高。研究发现，猪的肌肉化程度与其IIB型MyHC的表达量之间呈现出正相关[33]。此外，还有研究发现，I型纤维比例则胴体脂肪含量也呈现出正相关性[34]。似乎糖酵解代谢类型对应于更多的肌肉，而氧化代谢类型则对应于更多的脂肪。

然而，这种相互关系，仅在比较驯化品种和原始品种之间差异时，表现得非常密切，但在比较常见商用品种时则出现了较多矛盾。例如，在关于法国和丹麦长白猪在70～90年代的遗传趋势研究中，虽然发现猪的生长速率和瘦肉比率在不断提高，但是作为快肌糖酵解代谢类型代表的乳酸脱氢酶(lactic dehydrogenase，LDH)活力却下降了[35-36]。而且还有研究发现，糖酵解代谢与氧化代谢均与胴体瘦肉比例呈现出正相关性[37]；而在另外的研究中，肌肉生长速率、眼肌面积等生长性能未能与肌纤维类型之间表现出任何相关性[38]。在品种驯化对比中，这种肌纤维类型与生长性能的密切关联，并不能适用于所有的情形，而这种关联的内在机制还有待于进一步研究。

4 肌纤维类型与肉品质形成的关系

对于任何一种肉用动物而言，其同一胴体的不同部位肌纤维类型组成差异极大，而同时其肉质也存在着相应的巨大差异。因此，有学者提出了肌纤维类型特征与肉质具有内在联系的假说[7]。如果能够找到一种对应于优良肉用品质的最佳纤维类型组成，对于提高肉品品质而言具有十分重要的意义。然而，目前来看，要达到这一目的仍然困难重重。但是现在已经可以确定肌肉纤维的代谢特性极有可能会影响肉质。

对于糖酵解和氧化2种代谢类型的肌纤维，其生理特征不同：糖酵解纤维拥有功能更广、效率更高的肌质网，mATPase活力更高，糖原储备更充足；而氧化型纤维拥有数量更多的线粒体，其磷脂和肌红蛋白更多，这样会影响到不同类型肌纤维的生理功能，如Ca^{2+}吸收与释放、mATPase激活、腺嘌呤核苷酸(生物素)的产生、糖酵解途径的活化、乳酸的积累。这些过程对于宰后pH值下降潜力而言意义重大[39]。然而，宰后pH值下降潜力的差异可能就是肉用品质差异的根本原因。

4.1 糖酵解型肌纤维

相关研究发现，糖酵解纤维比例的提升，会提高猪肉宰后pH值下降速率和幅度及肉亮度(L^*)，并且由于蛋白质变性程度的增加，会降低持水力；然而，对于不同部位猪肉的研究发现，混合型代谢为主的腰大肌，在pH值下降程度方面比氧化型的半棘肌和糖酵解型的背最长肌还要高[40]。另一方面，有研究报道称，提高混合型纤维比例，也会降低肉的持水力，并能使其感官特性中嫩度、多汁性、风味评分下降[41]。

宰后成熟会受到肌纤维类型组成的影响。有报道称，糖酵解肌纤维中钙蛋白酶/钙蛋白酶抑素比率超过氧化纤维，因此其成熟速率也更高[42]。因此，对于成熟较慢的肉用动物，提高其糖酵解纤维的比例，极有可能改善其成熟过程，提高肉品嫩度。

4.2 氧化型肌纤维

其他研究发现，提高氧化型肌纤维比例，可以降低pH值的下降速率和幅度，并能提高持水力[43]。而且，氧化型纤维的增加还可以改善感官评价中牛肉的嫩度和多汁性评分，以及羊肉的多汁性和风味评分[44-45]。氧化型纤维能够改善肉品风味，可能与其磷脂含量更高有关。因为，磷脂是肉类风味体系中重要的前体物质。但是，过多的磷脂也会增加肉品中多不饱和脂肪酸氧化的风险，造成严重的酸败风味。此外，过高比例的氧化型纤维容易导致肉色黑、肉质硬、表面发干(dark，firm and dry muscle，DFD)异常肉的形成。

然而，肌纤维对于肉品质的影响往往要和很多其他因素交互作用，例如肌间脂肪组织、结缔组织等。由于肉品质形成的调控网络复杂性，不能以一种单一影响因素的模型加以分析研究，因此有必要建立一种包含多种内在和外在因子的综合分析系统，研究肌纤维类型特征对肉品质的调控机理。

5 结 语

肌纤维的收缩和代谢特性具有两大类趋势，即偏

向于氧化代谢的慢速收缩型纤维，和偏向于糖酵解代谢的快速收缩纤维。根据其特性，可以将其分为不同的肌纤维类型。而这些不同类型的肌纤维在其生理代谢过程中，具有不同的调控机制和途径。而这往往又会进一步影响到肌肉的生长性能和肉用品质。然而，基于单一肌纤维因素的研究结果，并不能适用于所有情形，其内在关联机制尚不明了。因此，为了完善肉品质形成理论，就有必要建立一种多因素的综合分析系统，以探究肌纤维对肉质形成的调控途径。

参考文献：

[1] KEMP C M, SENSKY P L, BARDSLEY R G, et al. Tenderness-an enzymatic view[J]. Meat Science, 2010, 84(2): 248-256.
[2] 牛蕾, 张志胜, 李海鹏, 等. 中国西门塔尔牛不同部位肉品质评定[J]. 中国畜牧兽医, 2011, 38(3): 217-220.
[3] 任秋斌, 孙宝忠, 郑世学, 等. 夏南牛肌肉组织学特性研究[J]. 肉类工业, 2011(2): 31-33.
[4] 任秋斌, 张松山, 孙宝忠. 中国西门塔尔牛前肢肌肉组织学和理化特性的研究[J]. 中国畜牧兽医, 2011, 38(1): 244-247.
[5] LEFAUCHEUR L. A second look into fibre typing-relation to meat quality[J]. Meat Science, 2010, 84(2): 257-270.
[6] BROOKE M H, KAISER K K. Three"myosin adenosine triphosphatase" systems: the nature of their pH lability and sulfhydryl dependence[J]. Journal of Histochemistry & Cytochemistry, 1970, 18(9): 670-672.
[7] LEE S H, JOO S T, RYU Y C. Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality[J]. Meat Science, 2010, 86(1): 166-170.
[8] SCHIAFFINO S, GORZA L, SARTORE S, et al. Three myosin heavy chain isoforms in type 2 skeletal muscle fibres[J]. Journal of Muscle Research and Cell Motility, 1989, 10(3): 197-205.
[9] SCHIAFFINO S, REGGIANI C. Molecular diversity of myofibrillar proteins: gene regulation and functional significance[J]. Physiological Reviews, 1996, 76(2): 371-423.
[10] TONIOLO L, MACCATROZZO L, PATRUNO M, et al. Fiber types in canine muscles: myosin isoform expression and functional characterization[J]. American Journal of Physiology-Cell Physiology, 2007, 292(5): 1915-1926.
[11] MACCATROZZO L, CALIARO F, TONIOLO L, et al. The sarcomeric myosin heavy chain gene family in the dog: analysis of isoform diversity and comparison with other mammalian species[J]. Genomics, 2007, 89(2): 224-236.
[12] GRAZIOTTI G H, PALENCIA P, DELHON G, et al. Neuromuscular partitioning, architectural design, and myosin fiber types of the *M. vastus lateralis* of the llama (*Lama glama*)[J]. Journal of Morphology, 2004, 262(2): 667-681.
[13] LEFAUCHEUR L, MILAN D, ECOLAN P, et al. Myosin heavy chain composition of different skeletal muscles in Large White and Meishan pigs[J]. Journal of Animal Science, 2004, 82(7): 1931-1941.
[14] PICARD B, CASSAR-MALEK I. Evidence for expression of IIb myosin heavy chain isoform in some skeletal muscles of Blonde d'Aquitaine bulls[J]. Meat Science, 2009, 82(1): 30-36.
[15] ASHMORE C R, DOERR L. Comparative aspects of muscle fiber types in different species[J]. Experimental Neurology, 1971, 31(3): 408-418.
[16] PETER J B, BARNARD R J, EDGERTON V R, et al. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits[J]. Biochemistry, 1972, 11(4): 2627-2633.
[17] LIND A, KERNELL D. Myofibrillar ATPase histochemistry of rat skeletal muscles: a two-dimensional quantitative approach[J]. Journal of Histochemistry & Cytochemistry, 1991, 39(5): 589-597.
[18] LARZUL C, ROY P L, GOGUÉ J, et al. Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. Ⅱ. Correlated responses in meat quality and muscle compositional traits[J]. Genetics Selection Evolution, 1999, 31(1): 61-76.
[19] KERN M, WELLS J A, STEPHENS J M, et al. Insulin responsiveness in skeletal muscle is determined by glucose transporter (Glut4) protein level[J]. Biochemical Journal, 1990, 270(2): 397-400.
[20] HENRIKSEN E J, BOUREY R E, RODNICK K J. Glucose transporter protein content and glucose transport capacity in rat skeletal muscles[J]. American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism, 1990, 259(4): E593-E598.
[21] JORGENSEN S B, JENSEN T E, RICHTER E A. Role of AMPK in skeletal muscle gene adaptation in relation exercise[J]. Applied Physiology Nutrition and Metabolism, 2007, 32(5): 904-911.
[22] KOULMANN N, BIGARD A. Interaction between signalling pathways involved in skeletal muscle responses to endurance exercise[J]. Pflügers Archiv-European Journal of Physiology, 2006, 452(2): 125-139.
[23] REZNICK R M, SHULMAN G I. The role of AMP-activated protein kinase in mitochondrial biogenesis[J]. Journal of Physiology, 2006, 574(1): 33-39.
[24] NAYA F J, MERCER B, SHELTON J, et al. Stimulation of slow skeletal muscle fiber gene expression by calcineurin *in vivo*[J]. Journal of Biological Chemistry, 2000, 275(7): 4545-4548.
[25] XIE Zhouyi, ZHANG Yingmei, LI Ailing, et al. Cd-induced apoptosis was mediated by the release of Ca^{2+} from intracellular Ca storage[J]. Toxicology Letters, 2010, 192(2): 115-118.
[26] HARDIE D G, SAKAMOTO K. AMPK: a key sensor of fuel and energy status in skeletal muscle[J]. Physiology, 2006, 21(1): 48-60.
[27] BARNES B R, MARKLUND S, STEILER T L, et al. The 50-AMP-activated protein kinase gamma 3 isoform has a key role in carbohydrate and lipid metabolism in glycolytic skeletal muscle[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(37): 38441-38447.
[28] GUEGUEN N, LEFAUCHEUR L, FILLAULT M, et al. Muscle fiber contractile type influences the regulation of mitochondrial function[J]. Molecular and Cellular Biochemistry, 2005, 276(1/2): 15-20.
[29] GUEGUEN N, LEFAUCHEUR L, FILLAULT M, et al. Control of skeletal muscle mitochondria respiration by adenine nucleotides: differential effect of ADP and ATP according to muscle contractile type in pigs[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2005, 140(2): 287-297.
[30] WIGMORE P M, STICKLAND N C. Muscle development in large and small pig fetuses[J]. Journal of Anatomy, 1983, 137(2): 235-245.
[31] PICARD B, LEFAUCHEUR L, BERRI C, et al. Muscle fibre ontogenesis in farm animal species[J]. Reproduction Nutrition Development, 2002, 42(5): 415-431.
[32] RUUSUNEN M, PUOLANNE E. Histochemical properties of fibre types in muscles of wild and domestic pigs and the effect of growth rate on muscle fibre properties[J]. Meat Science, 2004, 67(3): 533-539.
[33] WIMMERS K, NGU N T, JENNEN D G J, et al. Relationship between myosin heavy chain isoform expression and muscling in several diverse pig breeds[J]. Journal of Animal Science, 2008, 86(4): 795-803.
[34] LEFAUCHEUR L, ECOLAN P, PLANTARD L, et al. New insights

into muscle fiber types in the pig[J]. Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 2002, 50(5): 719-730.

[35] TRIBOUT T, CARITEZ J C, COGUÉ J, et al. Estimation, par utilisation de semence congelée, du progrès génétique réalisé en France entre 1977 et 1998 dans la race porcine Large White: résultats pour quelques caractères de production et de qualité des tissus gras et maigres[J]. Journées de la Recherche Porcine en France, 2004, 36(1): 275-282.

[36] OKSBJERG N, PETERSEN J S, SORENSEN I L, et al. Long-term changes in performance and meat quality of Danish Landrace pigs: a study on a current compared with an unimproved genotype[J]. Animal Science, 2000, 71(1): 81-92.

[37] HENCKEL P, OKSBJERG N, ERLANDSEN E, et al. Histo- and biochemical characteristics of the *longissimus dorsi* muscle in pigs and their relationships to performance and meat quality[J]. Meat Science, 1997, 47(3/4): 311-321.

[38] RYU Y C, CHOI Y M, KO Y, et al. Relationship between serum endocrine factors, histochemical characteristics of *longissimus dorsi* muscle and meat quality in pigs[J]. Journal of Muscle Foods, 2007, 18(1): 95-108.

[39] BOWKER B C, GRANT A, SWARTZ D R, et al. Myosin heavy chain isoforms influence myofibrillar ATPase activity under simulated postmortem pH, calcium, and temperature conditions[J]. Meat Science, 2004. 67(1): 139-147.

[40] CHOE J H, CHOI Y M, LEE S H, et al. The relation between glycogen, lactate content and muscle fiber type composition, and their influence on postmortem glycolic rate and pork quality[J]. Meat Science, 2008, 80(2): 355-362.

[41] MALTIN C A, WARKUP C C, MATTHEWS K R, et al. Pig muscle fibre characteristics as a source of variation in eating quality[J]. Meat Science, 1997, 47(3): 237-248.

[42] ZAMORA F, DEBITON E, LEPETIT J, et al. Predicting variability of ageing and toughness in beef *M. Longissimus lumborum et thoracis*[J]. Meat Science, 1996, 43(3/4): 321-333.

[43] CHOI Y M, RYU Y C, KIM B C. Effect of myosin heavy chain isoforms on muscle fiber characteristics and meat quality in porcine *longissimus* muscle[J]. Journal of Muscle Foods, 2006, 17(4): 413-427.

[44] MALTIN C A, SINCLAIR K D, WARRISS P D, et al. The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves[J]. Animal Science, 1998, 66(2): 341-348.

[45] VALIN C, TOURAILLE C, VIGNERON P, et al. Prediction of lamb meat quality traits based on muscle biopsy fibre typing[J]. Meat Science, 1982, 6(4): 257-263.