

马昕羽, 强 俊, 徐 跑, 等. 硬脂酰辅酶 A 去饱和酶基因结构功能、调控因子及在鱼类上的研究进展[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(12): 9-13.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.12.003

硬脂酰辅酶 A 去饱和酶基因结构功能、调控因子及在鱼类上的研究进展

马昕羽¹, 强 俊², 徐 跑^{1,2}, 何 杰²

(1. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心/农业部淡水渔业和种质资源利用重点实验室, 江苏无锡 214081)

摘要:硬脂酰辅酶 A 去饱和酶(SCD, EC 1.14.99.5)是存在于内质网上的跨膜蛋白,是合成单不饱和脂肪酸的限速酶。硬脂酰辅酶 A 去饱和酶基因存在多种亚型,目前在哺乳动物体内共鉴定出 5 种基因亚型。*SCD* 基因不同亚型分布具有组织、物种特异性,该基因在脂质代谢中发挥着重要作用。*SCD* 基因在调控脂代谢、机体脂肪酸比例、糖尿病治疗、肥胖症、抗癌及免疫调节方面具有重要意义。目前主要的哺乳动物和一些鱼类的 *SCD* 基因已经被克隆出来,并对其分子结构、基因功能进行了分析。对近年来 *SCD* 基因克隆、分子结构、基因功能及调控因素等方面的研究结果进行了综述。

关键词:硬脂酰辅酶 A 去饱和酶;分子结构;基因功能;调控因素

中图分类号: S917 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)12-0009-05

硬脂酰辅酶 A 去饱和酶(stearoyl-coenzyme A desaturase, SCD)是合成单不饱和脂肪酸(monounsaturated fatty acid, MUFA)的限速酶,理论上作用底物为十二碳到十八碳的饱和脂肪酸(saturated fatty acid, SFA),实际上在催化棕榈酸(C16:0)、硬脂酸(C18:0)时起关键作用,即在第 9、第 10 碳原子间导入氢键,分别形成单不饱和的油酸(C16:1)、棕榈酸(C18:1),是合成膜磷脂、胆固醇酯、蜡酯、甘油三酯的底物^[1-2]。这些脂类中的 MUFA 与 SFA 比例影响蛋白代谢、信号传导、生物膜流动性,因此对 *SCD* 基因的研究成为研究脂肪代谢的热点^[3]。本研究就 *SCD* 基因克隆、分子结构、基因功能对其产生调控的影响因子研究进展进行综述。

1 *SCD* 基因分子特征及组织表达特点

1.1 *SCD* 基因克隆及组织表达

1986 年, Thiede 等在小鼠的肝脏中首次发现 *SCD* 基因^[4]。随后,首例 *SCD* 基因——*SCD1* 从小鼠肝脏中克隆得到,该基因在各个组织中广泛表达,在脂肪、肝脏组织中表达量最高^[5]。随后, *SCD* 基因在大鼠^[6]、猪^[7]、绵羊^[8]、山羊^[9-10]、牛^[11]、人^[12]等主要哺乳动物体内相继被分离。进一步研究鉴定得出, *SCD* 基因在不同物种中或同一物种不同组织中存在多种亚型。在小鼠体内存在亚型居多,共发现 4 种亚型:*SCD1*、*SCD2*、*SCD3*、*SCD4*, 基因总长约为 15 kb, 分别编码 355、358、359、352 个氨基酸, 这些亚型均定位于第 19 号染

色体上并编码 4.9 kb 的转录产物^[5,13-14]。目前在大鼠中仅发现 2 种 *SCD* 亚型:*SCD1*、*SCD2*, 在人的基因组中也发现 2 种 *SCD* 基因亚型:*SCD1*、*SCD5*, 在牛、绵羊、猪、鸡的基因组中同样发现存在 *SCD1*、*SCD5* 2 种基因亚型, 在山羊体内目前仅发现 *SCD1* 1 种基因亚型^[15]。牛的 *SCD* 基因位于第 26 号染色体上, 基因总长为 17 088 bp, 编码 359 个氨基酸^[16-17]。山羊的 *SCD* 基因与牛的相似, 同样位于第 26 号染色体上, 基因全长为 15 kb, 编码 359 个氨基酸^[9-10]。绵羊的 *SCD* 基因定位于第 22 号染色体上^[8]。

近年来, *SCD* 基因在鲤鱼(*Cyprinus carpio*)^[18]、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)^[19]、莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)^[20]、遮目鱼(*Chanos chanos*)^[21]、斑马鱼(*Danio rerio*)^[22]、中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)^[23]等水生动物体内相继被分离鉴定出来。海胆(*Strongylocentrotus intermedius*)^[24]、乌贼(*Sepiella maindroni* de Rochebruns)^[3]等软体水生动物体内的 *SCD* 基因也相继被发现并克隆出来。目前, 在罗非鱼中, 学者们仅对莫桑比克罗非鱼^[20]、奥利亚罗非鱼(*O. aurea*)^[25]中的 *SCD* 基因进行了研究, 莫桑比克罗非鱼体内仅发现 1 种 *SCD* 基因亚型, 基因全长为 1 172 kb, 编码 336 个氨基酸, 是否存在其他基因亚型尚不明确^[20]。

1.2 *SCD* 基因分子结构

SCD 是去饱和酶家族的一员, 是存在于内质网上的跨膜蛋白, 在动物、植物及酵母中均可检测到。该酶是在脂肪组织和泌乳乳腺中发现的 1 种微粒体蛋白酶, 主要由 3 种蛋白酶组成: NADH、细胞色素 b5、肾上腺素辅酶 i^[17]。目前, *SCD1* 是被研究最广泛的基因亚型。在人体基因组中发现 *SCD1* 基因亚型分别定位于第 10、第 17 号 2 条染色体上, 但发现只有位于 10 号染色体上的 *SCD1* 基因为功能基因, 其中位于 17 号染色体上的基因被确认为假基因, 基因总跨度 24 kb^[12,16]。与人类相同, 绵羊、牛、山羊等反刍动物体内也仅发现了 1 个

收稿日期: 2014-12-06

基金项目: 国家科技支撑计划(编号: 2012BAD26B03-1)。

作者简介: 马昕羽(1991—), 女, 天津人, 硕士研究生, 研究方向为生物技术。E-mail: 18051943125@163.com。

通信作者: 徐 跑, 研究员, 研究方向为生物技术。E-mail: Xup@ffrc.cn。

功能基因^[26-27]。位于 17 号染色体上的 *SCD1* 假基因含有 5 个外显子,最早在 1 个家族唇裂遗传谱里被发现,并且该基因只在大脑、胰腺组织中表达^[3]。*SCD* 基因编码的蛋白包括 4 个跨膜区域,大约由 350 个氨基酸组成,氨基端、羧基端朝向细胞溶质一侧,含有 2 个疏水区、3 个极其保守的组氨酸簇^[28-29]。鱼源 *SCD* 基因及中华绒螯蟹体内发现的 *SCD* 基因在分子结构上与哺乳动物 *SCD* 基因结构相同^[20-21,23]。与以往报道的 *SCD* 基因均具有 4 个跨膜区域不同,海胆的 *SCD* 基因仅具有 3 个跨膜区域。对曼氏乌贼研究发现,其体内 *SCD* 基因与其他报道相同,具有 4 个跨膜区域^[3,24]。目前发现的 5 种哺乳动物 *SCD* 基因亚型中,除 *SCD5* 基因仅含有 5 个外显子、4 个内含子外,其余 *SCD* 基因亚型均含有 6 个外显子、5 个内含子^[30]。

1.3 *SCD* 基因组织表达特点

目前,*SCD* 共发现 5 种基因亚型,其表达存在物种、组织特异性。*SCD* 基因亚型组织表达情况如表 1 所示。*SCD1* 在肝、脾、肾等机体组织中广泛表达,在猪、绵羊的脂肪组织以及鸡的肝脏中表达最高^[1]。*SCD1* 同时还在泌乳动物的乳腺组织中表达^[31]。*SCD2* 在脑中优先表达,它的表达能促进膜磷脂的合成并能保证大脑发育所需的能量。研究表明,*SCD2* 也可在肾、心、脾、肺中低度表达,但需要高糖食物的刺激,在发育性诱导情况下,在新生髓鞘形成阶段也可检测到 *SCD2* 的表达^[32]。*SCD2* 表达需要 3T3-L1 脂肪细胞的诱导分化^[33],此外,该亚型在免疫系统的 B 细胞中也可检测到,但在 T 细胞中不表达^[34]。*SCD2* 在肝脏中不表达,在脑中表达量不受营养条件的限制。在动物早期发育过程中,*SCD2* 在脂肪合成中起重要作用,缺失 *SCD2* 的新生鼠缺乏皮肤通透屏障^[5]。*SCD1*、*SCD2*、*SCD3* 均可在皮肤中表达,其中 *SCD3* 仅在小鼠的皮肤已分化的细胞和哈德腺中表达,与 *SCD3* 不同, *SCD1* 仅在皮肤未分化的上皮细胞中表达, *SCD2* 在毛囊中表达^[30]。在高碳水化合物诱导下,在肾、脾、心、肺中也可见 *SCD3* 的小范围表达^[35]。*SCD4* 基因亚型仅在心脏中特异性表达。*SCD5* 基因亚型的序列与其他亚型有一定差异,主要存在于人类、奶牛、绵羊、猪、鸡中,在人类中仅在脑、胰腺中表达,牛的 *SCD5* 基因仅在脑中表达^[2,27]。

表 1 <i>SCD</i> 基因亚型在哺乳动物组织中的分布	
<i>SCD</i> 基因亚型	组织分布
<i>SCD1</i>	肝、肾、肺、脾、心脏、脂肪组织、乳腺组织、皮肤、哈德腺
<i>SCD2</i>	肾、脾、心、肺、脑、神经组织、脂肪组织、眼睑、皮肤、哈德腺、B 细胞
<i>SCD3</i>	皮肤、哈德腺
<i>SCD4</i>	心
<i>SCD5</i>	脑、胰腺

在水生动物体内,*SCD* 基因也有不同程度的表达。在水生动物中,目前仅在鲤鱼体内发现 2 种 *SCD* 基因亚型^[36-38],而其他种类仅含有 1 种 *SCD* 基因。与人类 *SCD* 基因相似^[12],斑马鱼、遮目鱼在身体各个组织均有所表达^[21-22]。草鱼的 *SCD* 基因虽然在各组织中也都可检测到,但在肝脏中表达量最高,脑中只有少量表达^[19]。中华绒螯蟹的 *SCD* 基因在肝胰腺中表达量最高,在其他组织中有少量表达^[23]。鲤

鱼、莫桑比克罗非鱼体内 *SCD* 基因仅在肝脏中表达^[20,37]。*SCD* 基因之所以具有物种和组织表达特异性,可能是由于每个物种对该基因的表达都具有特异性的调控机制,来适应其特异性的生理需求^[19-23]。

2 *SCD* 基因的生物学功能

SCD 是脂肪代谢中的重要酶,是催化 SFA 合成 MUFA 的限速酶,在脂肪酸生物合成中起着中心调节作用。MUFA 从其前体 SFA,经 NADH 依赖的黄素蛋白细胞色素 b5 还原酶、细胞色素 b5、*SCD* 这 3 种物质组成的酶系催化无氧氧化而来,可以作为信号转导和细胞分化的媒介,还可以影响肿瘤细胞凋亡、变异,其合成产物甘油三酯、胆固醇酯是肝内装配、分泌极低密度脂蛋白(VLDL)的重要成分,缺乏时会引起脂质酯化障碍,改变细胞膜的脂质构成,影响细胞功能^[1]。研究表明,*SCD* 不仅可以催化 C18:0 转化为 C18:1,还能进一步将 C18:1 去饱和为相应的共轭亚油酸(conjugated linoleic acid,CLA,C18:2),CLA 在抗动脉粥样硬化、抗癌、免疫调节中发挥重要作用^[17]。不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid, UFA)具有明显的降血脂、降血压、提高生物膜液态性、抗肿瘤、免疫调节作用,可显著降低心血管疾病的发生率^[37]。另一方面,*SCD* 对机体骨骼肌及泌乳动物奶中的 SFA/MUFA 比率具有重要影响,是改善乳品品质、肌肉质量的主要候选基因^[17]。肌间脂肪中 UFA 含量的提高对于肉品质、肉风味的改善有着重要影响,并且 UFA 与人类健康也有密切关系。高含量的多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acid,PUFA)可显著增加肌肉香味,在一定程度上反映肌肉的多汁性^[38]。此外,张立坚等曾提出,膳食中丰富的 MUFA、PUFA 有利于人体健康^[39]。*SCD* 是调控脂代谢的关键酶之一,*SCD* 在控制肥胖症上具有重要意义。研究表明,*SCD* 基因与肥胖基因——瘦素相关。Cohen 等研究表明,*SCD* 基因是瘦素信号的靶基因之一,瘦素可显著抑制 *SCD* 基因的表达,同时刺激 PUFA 的合成^[40]。因此,抑制 *SCD* 基因的表达对于治疗肥胖症、脂肪肝及其他代谢疾病有一定的帮助^[41]。

SCD 可调控 SFA、UFA 比例,从而调控细胞膜的流动性来维持细胞功能,这有助于提高鱼类的抗寒能力^[20]。鱼类属于变温动物,水温对于其生长、发育、代谢及免疫均具有重要作用^[42]。对于温水性鱼如罗非鱼来说,低温或越冬会加大其死亡率^[20]。在低温环境下,鱼类会通过调整自身脂肪以及细胞膜中脂肪酸的比例来维持细胞膜流动性以适应低温。低温环境通常会导致鱼类 SFA 比例下降,相应的 UFA 比例上升^[25],因此,脂肪酸去饱和酶在维持细胞膜生理功能及脂肪酸代谢中具有重要作用^[18]。这一现象在鲤鱼^[43]、遮目鱼^[44]、草鱼^[45]、罗非鱼^[25]中均有所报道。因此,*SCD* 基因不仅是治疗肥胖、代谢综合征的靶基因,对畜禽以及水产品生产也有重要意义^[29,46-47]。

3 *SCD* 基因在不同因子作用下参与脂代谢的调控

许多因素均对 *SCD* 基因表达具有调控作用,如日粮营养成分、温度、激素等^[48]。

3.1 营养调节

Jeffcoat 等在 1978 年曾报道,在投喂给小鼠的饲料中添加

加 60% 亚油酸(n-6 PUFA)后,小鼠肝脏的 SCD 活性降低了 60%^[49]。Mauvoisin 等指出,n-3 系列的二十二碳六烯酸(docosahexaenoic acid, DHA)、花生四烯酸(arachidonic acid, AA)、n-6 系列的二十碳五烯酸(eicosapentaenoic acid, EPA)、CLA 对 SCD 表达均有抑制作用^[50]。Hofacer 等研究表明,缺乏 n-3 系列 PUFA 的小鼠体内的 SCD 基因表达量会升高^[51]。Hsieh 等在对奥尼罗非鱼的 SCD 基因研究中发现,饲料中添加富含高比例的 SFA、较低的 PUFA 的椰子油可显著诱导 SCD 基因的表达^[25]。Guo 等对用对照饲料(仅含 3% 基础脂肪的配方饲料)、添加鱼油的饲料、添加鱼油:豆油为 1:1 的饲料以及添加豆油的饲料(PUFA 含量依次升高)分别投喂中华绒螯蟹,结果发现,鱼油组、豆油组及鱼油/豆油组的中华绒螯蟹体内 SCD 基因表达分别比对照组高 3.5 倍、2.0 倍、1.3 倍^[23]。

研究表明,日粮中添加胆固醇会诱导 SCD 的表达,但这一观点存在争议。Kim 等对小鼠研究表明,饲料中添加 PUFA 会抑制 SCD 基因的表达,对应的蛋白产物及酶活性也相应降低^[52]。Landau 等研究结果表明,日粮中添加胆固醇会诱导 SCD 基因表达^[53]。Tabor 等研究结果表明,胆固醇与 PUFA 作用相同,对 SCD 基因表达起抑制作用^[54]。尚秀国等推测,这可能是由于机体为了防止胆固醇在肝脏的毒性积蓄,肝脏需对从日粮中获得大量的胆固醇进行酯化,肝脏酯化过程需要大量油酸,因此相应提高了 SCD 活性^[55]。

除了日粮中添加的脂类营养物质对 SCD 基因具有调控作用外,其他营养物质对 SCD 也具有调控作用。Ntambi 等对小鼠投喂高碳水化合物饲料,结果发现高碳水化合物会诱导 SCD 基因的表达^[56]。张瑞超研究结果表明,维生素 A 可提高肉牛肌肉组织中的 SCD 酶活力,增加肉牛肌肉组织中 PUFA 含量,提高了肌肉品质^[57]。

3.2 激素调节

胰岛素、瘦素是目前研究较多的 2 种调控 SCD 基因表达的激素。胰岛素是 SCD 基因一种强有力的活化转录因子,该因素对 SCD 影响作用已在小鼠、牛、鸡、人的体内、体外试验得到证实^[1]。胰岛素是已知的抗脂解激素之一,可抑制腺苷酸环化酶、激素敏感性脂肪酶的活性并促进甘油三酯合成抑制脂肪分解。犊牛肝细胞体外培养试验发现,SCD mRNA 表达随着胰岛素浓度的增加,促进作用不断增强,呈现剂量依赖性效应^[58]。Daniel 等给患糖尿病的小鼠注射胰岛素发现,小鼠肝脏的 SCD 基因表达上调,同时可促进小鼠体内 UFA 的合成^[59]。胰岛素是降低血糖的因子,胰高血糖素是与之作用相反的因子。胰高血糖素对 SCD mRNA 表达同样呈现剂量依赖性效应,但与胰岛素的作用相反,SCD mRNA 表达随着胰高血糖素浓度的增加抑制作用不断增强^[58]。

SCD 基因被胰岛素诱导,被胰高血糖素抑制,同时也可被另一种激素——瘦素抑制。瘦素是一种脂肪源性激素,可在能量平衡、代谢及神经内分泌应答中发挥调控作用,对瘦素缺乏型 ob/ob 的小鼠、人类补充瘦素结果显示,机体脂肪组织、肝脏、其他组织的脂肪含量下降,瘦素可增强胰岛素的敏感性并降低患有脂肪代谢障碍的小鼠、人的机体脂肪含量^[40]。研究表明,瘦素通过抑制 SCD 的活性来实现对能量消耗的促进作用。SCD 的活性受抑制或 SCD 基因缺失小鼠

会消耗大量的脂肪、脂肪酸,体质量显著减轻,并使患有脂肪肝的小鼠脂肪含量降至正常水平^[60]。

除了胰岛素、胰高血糖素、瘦素外,其他一些激素也会对 SCD 基因起调控作用。陶璇等曾指出,生长激素、生长激素释放因子会将牛体内脂肪组织的 SCD mRNA 丰度降低到无法检测的水平,对乳腺中的 SCD mRNA 丰度影响不显著^[17]。Hsieh 等对莫桑比克罗非鱼注射 17 β -雌二醇或睾酮结果发现,注射激素后的罗非鱼 SCD 酶活均呈现升高趋势,均在注射后 48 h 达到最高,并且注射 17 β -雌二醇的罗非鱼 SCD 酶活高于注射睾酮的罗非鱼^[20]。

3.3 温度调节

环境温度对机体脂肪酸组成具有显著性调节,机体各个组织均会对环境温度产生应答反应^[61-62]。研究表明,高温饲养的猪体内除了肝脏外,其他各组织的 SCD 活性均显著下降,在采食量相同的条件下,20 °C 饲养的猪体内 SCD 活性虽然很低,但依旧高于饲养在 30 °C 高温下猪体内的 SCD 活性^[63]。Peluffo 等对小鼠研究也表明,在温度较高的夏季,SCD 表达会降低,相应的蛋白产物也呈现下降趋势^[64]。

鱼类属于水生变温脊椎动物,水温对鱼类生长具有重要影响^[42]。Hsieh 等研究发现,低温下饲养遮目鱼,其肝脏 SCD 活力显著升高并伴随着 MUFA 含量的升高^[44]。低温应激下的尼罗罗非鱼体内 SCD 表达、活力均会升高,并将体内 SFA 转化为 UFA 来维持细胞膜的流动性来适应低温环境^[25]。Hsieh 等对遮目鱼、草鱼进行低温应激试验,结果显示,2 种鱼体内的 UFA 含量在 15 °C 时均显著高于 25 °C,遮目鱼体内 SCD 活性在低温应激起始阶段显著上升,第 4 天达到峰值,随后不断下降;草鱼体内 SCD 在第 1 周逐渐上升,随后急剧上升,此后保持在较高的水平,由此可知,SCD 表达存在种族特异性^[45]。Hagar 等研究结果表明,不同温度下,MUFA 含量变化趋势与 SCD 活力变化趋势相同^[65]。

4 展望

SCD 在脂肪代谢中发挥着重要作用。目前,SCD 基因在哺乳动物研究上已取得重大进展,而在鱼类研究上只有国外有少量报道,国内对该基因在鱼类的研究还较为罕见。因此,关于鱼类的 SCD 基因还需要更多的研究,其研究成果一方面可以用于培育品质优良的鱼类养殖品种,预防、治疗脂肪代谢类疾病,为健康养殖提供理论依据;另一方面对于提高水温性鱼类的抗寒能力,减少低温及越冬对养殖鱼类造成的损失具有重要意义。

参考文献:

- [1] 张蕊,张宜辉,邵丹,等.硬脂酰辅酶 A 去饱和酶基因的功能与调控[J].生命科学,2013,25(4):378-382.
- [2] 彭恭,杜雅兰,徐式孟,等.硬脂酰辅酶 A 去饱和酶与脂代谢调控[J].生命科学,2011,23(11):1101-1105.
- [3] 马明华.曼氏无针乌贼 SCD 基因克隆与生物信息学分析[D].舟山:浙江海洋大学,2013.
- [4] Thiede M A, Ozols J, Strittmatter P. Construction and sequence of cDNA for rat liver stearyl coenzyme A desaturase[J]. The Journal of Biological Chemistry,1986,261(28):13230-13235.
- [5] Ntambi J M, Buhrow S A, Kaestner K H, et al. Differentiation -

- induced gene expression in 3T3-L1 preadipocytes. Characterization of a differentially expressed gene encoding stearoyl-CoA desaturase [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1988, 263 (33): 17291-17300.
- [6] Mihara K. Structure and regulation of rat liver microsomal stearoyl-CoA desaturase gene [J]. Journal of Biochemistry, 1990, 108 (6): 1022-1029.
 - [7] Ren J, Knorr C, Huang L, et al. Isolation and molecular characterization of the porcine stearoyl-CoA desaturase gene [J]. Gene, 2004, 340 (1): 19-30.
 - [8] Ward R J, Travers M T, Richards S E, et al. Stearoyl-CoA desaturase mRNA is transcribed from a single gene in the ovine genome [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1998, 1391 (2): 145-156.
 - [9] Yahyaoui M H, Sánchez A, Folch J M. Rapid communication: partial nucleotide sequence of the goat stearoyl coenzyme A desaturase cDNA and gene structure [J]. Journal of Animal Science, 2002, 80 (3): 866-867.
 - [10] Bernard L, Leroux C, Hayes H, et al. Characterization of the caprine stearoyl-CoA desaturase gene and its mRNA showing an unusually long 3'-UTR sequence arising from a single exon [J]. Gene, 2001, 281 (1/2): 53-61.
 - [11] Campbell E M Q, Gallagher D S, Davis S K, et al. Rapid communication: mapping of the bovine stearoyl-coenzyme A desaturase (SCD) gene to BTA26 [J]. J Anim Sci, 2001, 79: 1954-1955.
 - [12] Zhang L, Ge L, Parimoo S, et al. Human stearoyl-CoA desaturase: alternative transcripts generated from a single gene by usage of tandem polyadenylation sites [J]. The Biochemical Journal, 1999, 340 (1): 255-264.
 - [13] Man W C, Miyazaki M, Chu K, et al. Membrane topology of mouse stearoyl-CoA desaturase 1 [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2006, 281 (2): 1251-1260.
 - [14] Zheng Y, Prouty S M, Harmon A, et al. Scd3-a novel gene of the stearoyl-CoA desaturase family with restricted expression in skin [J]. Genomics, 2001, 71 (2): 182-191.
 - [15] 朱越. 腺病毒介导的山羊乳腺硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 (SCD) 基因的过表达研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
 - [16] Miyazaki M, Jacobson M J, Man W C, et al. Identification and characterization of murine *SCD4*, a novel heart-specific stearoyl-CoA desaturase isoform regulated by leptin and dietary factors [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278 (36): 33904-33911.
 - [17] 陶璇, 张健, 魏学良. 牛 *SCD* 基因研究进展 [J]. 中国草食动物, 2009, 29 (4): 57-59.
 - [18] Tiku P E, Gracey A Y, Macartney A I, et al. Cold-induced expression of delta 9-desaturase in carp by transcriptional and posttranslational mechanisms [J]. Science, 1996, 271: 815-818.
 - [19] Chang B E, Hsieh S L, Kuo C M. Molecular cloning of full-length cDNA encoding delta-9 desaturase through PCR strategies and its genomic organization and expression in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) [J]. Molecular Reproduction and Development, 2001, 58 (3): 245-254.
 - [20] Hsieh S L, Chang H T, Wu C H, et al. Cloning, tissue distribution and hormonal regulation of stearoyl-CoA desaturase in tilapia, *Oreochromis mossambicus* [J]. Aquaculture, 2004, 230 (1/2/3/4): 527-546.
 - [21] Hsieh S L, Liao W L, Kuo C M. Molecular cloning and sequence analysis of stearoyl-CoA desaturase in milkfish, *Chanos chanos* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology: Part B, 2001, 130 (4): 467-477.
 - [22] Hsieh S L, Liu R W, Wu C H, et al. cDNA nucleotide sequence coding for stearoyl-CoA desaturase and its expression in the zebrafish (*Danio rerio*) embryo [J]. Molecular Reproduction and Development, 2003, 66 (4): 325-333.
 - [23] Guo Z H, Yang Z G, Cheng Y X, et al. Molecular characterization, tissue expression of acyl-CoA $\Delta 9$ -desaturase-like gene, and effects of dietary lipid levels on its expression in the hepatopancreas of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. Aquaculture, 2013, 402/403: 58-65.
 - [24] 丁君, 孙巍, 常亚青. 虾夷马粪海胆硬脂酰辅酶 A 去饱和酶和蛋白酪氨酸磷酸酶基因的克隆与表达 [J]. 大连海洋大学学报, 2012, 27 (6): 489-494.
 - [25] Hsieh S L, Hu C Y, Hsu Y T, et al. Influence of dietary lipids on the fatty acid composition and stearoyl-CoA desaturase expression in hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* \times *O. aureus*) under cold shock [J]. Comparative Biochemistry and Physiology: Part B, 2007, 147 (3): 438-444.
 - [26] Wang J, Yu L, Schmidt R E, et al. Characterization of HSCD5, a novel human stearoyl-CoA desaturase unique to primates [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2005, 332 (3): 735-742.
 - [27] 王金凤. 崂山奶山羊 *ACACA* 和 *SCD* 基因多态性与泌乳性状的关联分析 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
 - [28] 朱才业. 克隆徐淮山羊 *SCD1* 基因及转基因小鼠和转基因绵羊的制备 [D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
 - [29] 付晓英. 鹅 *SCD1* 基因全长 cDNA 的克隆、组织表达及填饲对其表达的影响 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
 - [30] 陈忠琦. 奶山羊 *SCD* 基因的克隆、多态性检测及其与经济性状的关联分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
 - [31] Chung M, Ha S, Jeong S, et al. Cloning and characterization of bovine stearoyl CoA desaturase cDNA from adipose tissues [J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2000, 64 (7): 1526-1530.
 - [32] Miyazaki M, Dobrzyn A, Man W C, et al. Stearoyl-CoA desaturase-1 gene expression is necessary for fructose-mediated induction of lipogenic gene expression by sterol regulatory element-binding protein-1c-dependent and -independent mechanisms [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2004, 279 (24): 25164-25171.
 - [33] Christianson J L, Nicoloso S, Straubhaar J, et al. Stearoyl-CoA desaturase-2 is required for peroxisome proliferator-activated receptor gamma expression and adipogenesis in cultured 3T3-L1 cells [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2008, 283 (5): 2906-2916.
 - [34] Kim Y C, Ntambi J M. Regulation of stearoyl-CoA desaturase genes: role in cellular metabolism and preadipocyte differentiation [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1999, 266 (1): 1-4.
 - [35] 王建钊. 锌对大鼠肝脏硬脂酰辅酶 A 去饱和酶-1 (SCD-1) 的影响及其调控机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
 - [36] Polley S D, Tiku P E, Trueman R T, et al. Differential expression of cold- and diet-specific genes encoding two carp liver $\Delta 9$ -acyl-

- CoA desaturase isoforms [J]. American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology, 2003, 284 (1): R41 – R50.
- [37] 周兴华, 郑曙明, 吴青, 等. 华鲮肌肉营养成分与品质的评价 [J]. 淡水渔业, 2007, 37 (1): 62 – 65.
- [38] 王琨, 韩英, 董建国, 等. 兴凯湖翘嘴鲈野生和养殖群体脂肪酸及相关血液指标的比较 [J]. 淡水渔业, 2012, 42 (3): 14 – 18.
- [39] 张立坚, 杨会邦, 张俊杰, 等. 罗非鱼不同组织脂肪酸含量的分析 [J]. 淡水渔业, 2010, 40 (2): 36 – 40.
- [40] Cohen P, Miyazaki M, Socci N D, et al. Role for stearoyl – CoA desaturase – 1 in leptin – mediated weight loss [J]. Science, 2002, 297: 240 – 243.
- [41] Cohen P, Friedman J M. Leptin and the control of metabolism: role for stearoyl – CoA desaturase – 1 (SCD – 1) [J]. The Journal of Nutrition, 2004, 134 (9): 2455S – 2463S.
- [42] Logue J A, de Vries A L, Fodor E, et al. Lipid compositional correlates of temperature – adaptive interspecific differences in membrane physical structure [J]. The Journal of Experimental Biology, 2000, 203 (14): 2105 – 2115.
- [43] Trueman R J, Tiku P E, Caddick M X, et al. Thermal thresholds of lipid restructuring and $\Delta 9$ – desaturase expression in the liver of carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. The Journal of Experimental Biology, 2000, 203 (3): 641 – 650.
- [44] Hsieh S L, Chen Y N, Kuo C M. Physiological responses, desaturase activity, and fatty acid composition in milkfish (*Chanos chanos*) under cold acclimation [J]. Aquaculture, 2003, 220 (1/2/3/4): 903 – 918.
- [45] Hsieh S L, Kuo C M. Stearoyl – CoA desaturase expression and fatty acid composition in milkfish (*Chanos chanos*) and grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) during cold acclimation [J]. Comp Biochem Physiol, Ser B, 2005, 141: 95 – 101.
- [46] 张静静, 宋玉芹, 李桢, 等. 中国西门塔尔牛 *SCD1* 基因多态性与肉质性状的相关分析 [J]. 华北农学报, 2013, 28 (1): 54 – 57.
- [47] Maurmayr A, Ribeca C, Cecchinato A, et al. Effects of Stearoyl – CoA desaturase 1 and sterol regulatory element binding protein gene polymorphisms on milk production, composition and coagulation properties of individual milk of brown swiss cows [J]. Agric Conspec Sci, 2011, 76 (3): 235 – 237.
- [48] Attie A D, Krauss R M, Gray – Keller M P, et al. Relationship between stearoyl – CoA desaturase activity and plasma triglycerides in human and mouse hypertriglyceridemia [J]. Journal of Lipid Research, 2002, 43 (11): 1899 – 1907.
- [49] Jeffcoat R, James A T. The control of stearoyl – CoA desaturase by dietary linoleic acid [J]. FEBS Letters, 1978, 85 (1): 114 – 118.
- [50] Mauvoisin D, Mounier C. Hormonal and nutritional regulation of *SCD1* gene expression [J]. Biochimie, 2011, 93 (1): 78 – 86.
- [51] Hofacer R, Magrisso I J, Jandacek R, et al. Omega – 3 fatty acid deficiency increases stearoyl – CoA desaturase expression and activity indices in rat liver; positive association with non – fasting plasma triglyceride levels [J]. Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids, 2011, 86 (1/2): 71 – 77.
- [52] Kim H J, Miyazaki M, Ntambi J M. Dietary cholesterol opposes PUFA – mediated repression of the stearoyl – CoA desaturase – 1 gene by SREBP – 1 independent mechanism [J]. Journal of Lipid Research, 2002, 43 (10): 1750 – 1757.
- [53] Landau J M, Sekowski A, Hamm M W. Dietary cholesterol and the activity of stearoyl CoA desaturase in rats; evidence for an indirect regulatory effect [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1997, 1345 (3): 349 – 357.
- [54] Tabor D E, Kim J B, Spiegelman B M, et al. Transcriptional activation of the stearoyl – CoA desaturase 2 gene by sterol regulatory element – binding protein/adipocyte determination and differentiation factor 1 [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1998, 273 (34): 22052 – 22058.
- [55] 尚秀国, 朱晓萍, 李藏兰. 日粮脂肪酸组成对硬脂酰辅酶 A 去饱和酶的调控 [J]. 中国畜牧杂志, 2009, 45 (1): 54 – 56.
- [56] Ntambi J M. Dietary regulation of stearoyl – CoA desaturase 1 gene expression in mouse liver [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1992, 267 (15): 10925 – 10930.
- [57] 张瑞超. 日粮中添加亚油酸和维生素 A 对乳腺组织和肌肉组织中硬脂酰辅酶 A 去饱和酶的影响 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2006.
- [58] 王亚超, 邓俊良, 王利民, 等. 胰岛素、胰高血糖素和神经肽 Y 对体外培养犍牛肝细胞硬脂酰 CoA 去饱和酶 mRNA 表达的影响 [J]. 中国兽医学报, 2013, 33 (1): 69 – 73.
- [59] Daniel Z C, Richards S E, Salter A M, et al. Insulin and dexamethasone regulate stearoyl – CoA desaturase mRNA levels and fatty acid synthesis in ovine adipose tissue explants [J]. Journal of Animal Science, 2004, 82 (1): 231 – 237.
- [60] 李宏睿, 孙文夏, 潘杰. 瘦素功能研究进展 [J]. 中国动脉硬化杂志, 2004, 12 (1): 108 – 112.
- [61] 王日君, 孙国波, 董颺, 等. 黑羽番鸭不同阶段胸腿肌脂肪酸组成的比较 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42 (11): 231 – 233.
- [62] 颺江, 覃川杰, 侯平, 等. 沱江宽体沙鳅和中华沙鳅亲鱼脂肪酸组成分析 [J]. 江苏农业科学, 2013, 41 (5): 290 – 292.
- [63] Kouba M, Hermier D, Le Dividich J. Influence of a high ambient temperature on stearoyl – CoA – desaturase activity in the growing pig [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1999, 124 (1): 7 – 13.
- [64] Peluffo R O, Brenner R R. Influence of dietary protein on 6 – and 9 – desaturation of fatty acids in rats of different ages and in different seasons [J]. The Journal of Nutrition, 1974, 104 (7): 894 – 900.
- [65] Hagar A F, Hazel J R. Changes in desaturase activity and the fatty acid composition of microsomal membranes from liver tissue of thermally – acclimating rainbow trout [J]. Journal of Comparative Physiology B, 1985, 156 (1): 35 – 42.