

Article original

Effets de l'acide linoléique alimentaire sur l'activité des enzymes de la lipogénèse dans les tissus adipeux chez le porc

J Mouro, P Peiniau, A Mounier

INRA, station de recherches porcines, 35590 Saint-Gilles, France

(Reçu le 21 septembre 1993; accepté le 11 mars 1994)

Résumé — Les effets d'un apport d'acide linoléique à des doses variables dans l'alimentation du porc sur le potentiel de synthèse des lipides ont été étudiés. Trente-six porcs mâles castrés de race Large White ont reçu entre 35 kg et 100 kg l'un des 3 régimes à teneur constante en lipides totaux (4%) avec des teneurs variables en C18:2 (1,5 ; 2,0 et 2,5%). L'apport croissant d'acide linoléique dans la ration entraîne une augmentation de l'adiposité de la carcasse ($P < 0,01$). La teneur en lipides totaux du muscle *semi-membranosus* augmente également mais non significativement. Au moment de l'abattage, la teneur en acide linoléique des tissus adipeux sous-cutanés augmente en fonction de la quantité ingérée ($P < 0,001$). Le potentiel de synthèse des lipides mesuré par l'activité de l'acétyl CoA carboxylase, de l'enzyme malique et de la glucose 6 phosphodéshydrogénase augmente significativement avec la teneur en C18:2 alimentaire pour les tissus adipeux sous-cutanés et le tissu périrénal. Aucune variation n'est observée pour le tissu adipeux intramusculaire. Cette augmentation du potentiel de la synthèse des lipides peut donc expliquer l'adiposité plus importante des carcasses observées lors d'une distribution d'aliment à fortes teneurs en acide linoléique.

porc / lipogénèse / acide linoléique / tissus adipeux

Summary — **Effect of dietary linoleic acid on lipogenesis in adipose tissue of pig.** The effect of dietary linoleic acid on lipogenesis was determined on 36 Large White castrated male pigs fed between 35 and 100 kg liveweight diets containing 4% of total lipids including 3 levels of linoleic acid 1.5, 2.0 and 2.5%. The elevation in dietary linoleic acid increases the carcass fatness ($P < 0.01$). At slaughter, linoleic acid content in the backfat increases with the level of dietary linoleic acid ($P < 0.001$). The lipogenesis measured by the activities of acetyl-coenzyme A carboxylase, malic enzyme and glucose-6-phosphate dehydrogenase increases significantly in adipose tissues (backfat and lean fat) with the dietary linoleic supply, whereas no effect was noticed in intramuscular fat. The increase in fat synthesis can explain the higher increase in carcass fatness of pigs fed diets containing high levels of linoleic acid.

pig / lipogenic enzyme / linoleic acid / adipose tissue

INTRODUCTION

Certains acides gras insaturés, comme l'acide linoléique, sont considérés classiquement comme des nutriments indispensables aux animaux monogastriques incapables de les synthétiser. Les carences sont rares chez les porcs alimentés à partir de céréales, les lipides des parois végétales étant suffisants pour couvrir les besoins en C18:2 (Henry *et al*, 1984). Cependant la ration du porc comporte un apport systématique de lipides permettant d'augmenter la teneur en énergie des régimes. La composition en acides gras des lipides déposés chez le porc reflète dans une large mesure celle des lipides ingérés (Wood *et al*, 1978; Mourot *et al*, 1992), ce qui peut avoir des conséquences importantes sur la qualité technologique de la viande (Girard *et al*, 1983).

Les facteurs alimentaires quantitatifs et qualitatifs jouent également un rôle important dans la transformation des préadipocytes en adipocytes remplis, et déterminent l'importance des dépôts gras (Henry, 1977; Geri *et al*, 1990). Cependant, peu de travaux ont été consacrés aux effets de la nature des matières grasses alimentaires sur la synthèse des lipides et sur l'importance des dépôts adipeux au niveau de la carcasse. Les approches ont davantage privilégié les effets d'une variation du taux de lipides dans la ration, souvent sans tenir compte des modifications de l'apport énergétique (Allee *et al*, 1971), et ont peu concerné l'effet de l'origine des matières grasses à l'exception des travaux de Mersman *et al* (1981) ou Steffen *et al* (1981). Plus encore, l'effet du degré de saturation des acides gras du régime sur la lipogenèse a presque toujours été étudié en comparant 2 ou plusieurs sources de graisses différentes sans pouvoir mettre en évidence l'effet propre de chacun des acides gras insaturés.

À taux constant de lipides, l'effet d'une variation du degré d'insaturation des acides

gras sur l'importance des dépôts et sur la synthèse des lipides est très mal connu. Le but de ce travail est d'étudier les effets d'une augmentation de l'apport alimentaire d'acide linoléique sur la composition des tissus adipeux et la synthèse des lipides chez le porc.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Animaux, régimes et mesures

Trente-six porcs mâles castrés, frères de portées, de race Large White sont répartis en 3 lots de 12 animaux en fonction de leur poids ($35 \pm 1,1$ kg) au début de la période expérimentale. Les porcs sont placés en loge individuelle dans un bâtiment maintenu à une température constante de 20°C et une hygrométrie de 80%. Les animaux reçoivent une quantité d'aliment rationnée égalisée pour tous les lots selon une échelle d'alimentation adaptée aux besoins (Mourot *et al*, 1992). Ils reçoivent des régimes contenant 1,5, 2 ou 2,5% d'acide linoléique pur, introduit sous cette forme et provenant de la stéarinerie Dubois (92, Boulogne). Les régimes sont isoénergétiques, à base de blé et de tourteau de soja. Ils contiennent 4% de lipides totaux, 17% de protéines et 0,8% de lysine. Le complément de matière grasse est apporté par le suif. Après fabrication des régimes, les teneurs effectives en C18:2 mesurées sont de 35,8, 48,4 et 60,7% par rapport à l'ensemble des acides gras (valeurs calculées 37,5 ; 50 et 62,5%). En attendant l'utilisation, les régimes sont conservés à 4°C pour prévenir l'oxydation éventuelle de l'acide linoléique.

Les animaux sont abattus à 100 (± 2) kg de poids vif. Des mesures de l'épaisseur du tissu gras dorsal et du muscle long dorsal permettent d'estimer les pourcentages de muscle et de gras dans la carcasse (Desmoulin *et al*, 1988). Des échantillons de tissus adipeux sous-cutanés au niveau du dos (15^e et 16^e côtes) et au niveau du jambon, de gras périrénal (panne) et de tissu musculaire au niveau du muscle demi-membraneux sont prélevés en double dès l'abattage. Ils sont aussitôt congelés dans l'azote liquide puis conservés à -80°C en vue de la détermination, d'une part, de l'activité des enzymes de la lipogenèse et, d'autre part, de la teneur et de la composition des lipides.

Techniques d'analyses

L'extraction des lipides totaux est réalisée à froid par la méthode de Folch *et al* (1957) aussi bien pour les régimes que pour les tissus. La composition en acides gras est déterminée par passage en chromatographie gaz liquide sur colonne capillaire après méthylation au BF_3 (Morrison et Smith, 1964). La colonne, remplie de phase Carbowax, est placée dans un chromatogramme Delsi DI 200. La température du four est isotherme à 180°C, celle de l'injecteur à 220°C et du détecteur à 240°C. Le gaz vecteur est de l'hydrogène.

Le potentiel de synthèse des acides gras est déterminé par la mesure des activités de 3 enzymes de la lipogenèse : acétyl CoA carboxylase (ACX), enzyme malique (EM) et glucose 6 phosphodéshydrogénase (G6PDH) sur homogénats de tissus. Ces dosages sont effectués sur la fraction cytosolique, à 37°C, selon la technique de Chang *et al* (1967) pour l'ACX, de Hsu et Lardy (1969) pour l'enzyme malique et de Ficht *et al* (1959) pour la G6PDH, après quelques modifications selon Gandemer *et al* (1983). Les résultats sont exprimés en nmoles de HCO_3^- incorporées par minute et par gramme de tissu pour l'acétyl CoA carboxylase et en μmoles de NADPH formées par minutes et par gramme de tissu pour l'enzyme malique et la glucose 6 phosphodéshydrogénase.

Analyses statistiques

Les effets du taux d'acide linoléique du régime ont été étudiés par analyse de variance selon la procédure SAS (1989) suivie, en cas d'effet significatif, par un test de Bonféronni pour la comparaison des moyennes.

RÉSULTATS**Performances de croissance et composition tissulaire de la carcasse**

La croissance des animaux est comparable entre tous les traitements (tableau I). Les quantités d'aliments ingérés et les poids des carcasses à l'abattage sont similaires. L'augmentation de la teneur en C18:2 du régime entraîne une diminution significative ($P < 0,01$) du pourcentage de muscle de la carcasse et parallèlement une augmentation du pourcentage des masses adipeuses déposées ($P < 0,01$).

Tableau I. Effet de la teneur en acide linoléique du régime sur les performances de croissance et la composition tissulaire de la carcasse.

C18:2 du régime (%)	1,5	2,0	2,5	Analyse statistique	
				Etr	Signification
Poids vif (kg)	98,4	97,3	97,1	1,6	NS
Poids de la carcasse (kg)	80,0	79,6	78,9	1,5	NS
Vitesse de croissance (kg/j)	0,825	0,819	0,784	0,051	NS
Indice consommation	2,87	2,89	3,00	0,17	NS
Muscle (%)	51,7 ^a	50,2 ^{ab}	48,8 ^b	2,5	*
Gras (%)	24,8 ^a	26,7 ^{ab}	28,4 ^b	2,7	*
Lipides totaux du muscle <i>semi-membranosus</i> (%)	1,57	1,66	1,74	0,37	NS

Les valeurs en ligne affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%. Etr: écart type résiduel ; $n = 12$ porcs par régime; * $P < 0,01$.

Teneur et composition en acides gras des tissus

L'augmentation de la teneur en C18:2 alimentaire entraîne un accroissement non significatif de la quantité de lipides totaux du muscle demi-membraneux (tableau I) et une élévation sensible de la teneur en acide linoléique et du coefficient d'insaturation des lipides tissulaires ($P < 0,001$; tableau II).

Enzymes de la lipogenèse

D'une manière générale, les activités des enzymes de la lipogenèse augmentent avec le pourcentage d'acide linoléique dans le régime (tableau III). Ces augmentations ne sont cependant pas significatives dans le cas du tissu adipeux intramusculaire. Les différences d'activité de l'acétyl CoA car-

boxylase sont significatives pour les tissus sous-cutanés dorsaux ($P < 0,03$), du jambon ($P < 0,06$) et à la limite de la signification pour le tissu adipeux périrénal ($P < 0,11$).

L'augmentation la plus importante des activités des enzymes de la lipogenèse semble intervenir pour une quantité de 2% d'acide linoléique alimentaire comme le montrent les activités de l'enzyme malique et de la G6PDH qui sont ensemble équivalentes entre les régimes à 2 et 2,5% de C18:2.

DISCUSSION

Le coefficient d'insaturation des lipides des tissus adipeux augmente avec la surcharge en C18:2 alimentaire quel que soit le site anatomique considéré (Girard *et al*, 1983 ; Madsen *et al*, 1992 ; Mourot *et al*, 1992).

Tableau II. Effets de la teneur en acide linoléique du régime sur la quantité de quelques acides gras des tissus adipeux externe et intramusculaire (expression en % des acides gras totaux).

C18:2 alimentaire	1,5	2,0	2,5	Analyse statistique	
				Etr	Signification
<i>Tissu sous cutané dorsal</i>					
C16	23,8	23,6	24,2	2,2	NS
C18	12,4 ^a	11,5 ^a	9,7 ^b	2,9	*
C18:1	44,4 ^a	41,7 ^b	42,3 ^{ab}	2,6	*
C18:2	12,2 ^a	16,6 ^b	18,2 ^c	1,5	**
Coefficient d'insaturation	1,21 ^a	1,28 ^b	1,31 ^b	0,03	**
<i>Tissu adipeux intramusculaire (semi-membranosus)</i>					
C16	22,8	21,9	21,5	1,9	NS
C18	9,6	9,6	8,9	1,3	NS
C18:1	40,7	40,1	39,8	2,8	NS
C18:2	15,7 ^a	18,9 ^b	22,1 ^c	1,5	**
Coefficient d'insaturation	1,21 ^a	1,27 ^b	1,31 ^c	0,02	**

Les valeurs en ligne affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%. * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$; NS : non significatif.

Tableau III. Effet de la teneur en acide linoléique du régime sur les activités des enzymes de la lipogénèse de différents tissus adipeux.

<i>C18/2 alimentaire</i>	1,5	2,0	2,5	<i>Analyse statistique</i>	
				<i>Etr</i>	<i>Effet</i>
<i>Sous-cutané dorsal</i>					
ACX ¹	2,21 ^a	3,16 ^{ab}	3,69 ^b	0,94	*
EM ²	17,76	22,15	25,30	4,09	**
G6PDH ²	19,93 ^a	23,02 ^{ab}	25,45 ^b	5,07	***
<i>Péirénéral</i>					
ACX ¹	4,07	4,84	5,34	1,52	NS
EM ²	21,35 ^a	25,41 ^b	26,89 ^b	3,01	+
G6PDH ²	27,96 ^a	35,86 ^b	37,56 ^b	6,19	+
<i>Sous-cutané du jambon</i>					
ACX ¹	2,87	4,13	4,69	1,86	****
EM ²	12,34 ^a	15,18 ^b	16,11 ^b	3,55	*
G6PDH ²	17,72	21,69	21,81	4,07	NS
<i>Intramusculaire (semi-membranosus)</i>					
ACX ¹	1,01	1,08	1,14	0,54	NS
EM ²	3,76	3,85	4,02	1,01	NS
G6PDH ²	1,26	1,40	1,46	0,64	NS

Les valeurs en ligne affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%; ¹ acétyl CoA carboxylase en nmoles de HCO₃⁻ formées par minute et par gramme de tissu ; ² enzyme malique et glucose 6 phosphodéshydrogénase en μmoles de NADPH formées par minute et par gramme de tissu. NS : non significatif ; * $P < 0,03$; ** $P < 0,02$; *** $P < 0,04$; + $P < 0,001$; **** $P < 0,06$.

Pour le tissu adipeux intramusculaire, ces résultats s'opposent en partie à ceux de Girard *et al* (1983) et Busboom *et al* (1991) montrant peu ou pas d'effets de la composition en acides gras des lipides alimentaires sur ceux déposés au niveau de ce tissu. Cette différence peut s'expliquer par les variations plus importantes des teneurs en acide linoléique dans notre étude.

L'augmentation du taux d'acide linoléique dans la ration, à teneur totale équivalente en lipides alimentaires, entraîne un accroissement de l'adiposité de la carcasse. Ce résultat confirme les observations de

Bucharles *et al* (1987) comparant chez le porc des régimes introduisant, en quantité équivalente, soit de l'huile de coprah (saturée), soit de l'huile de maïs (insaturée), et montrant un état d'engraissement supérieur avec l'huile la plus insaturée. L'augmentation de l'adiposité peut être reliée à l'accroissement de la synthèse des lipides comme le montrent, dans notre étude, les variations des activités des enzymes de la lipogénèse. Ces résultats sont conformes aux observations de Allee *et al* (1972), comparant des régimes contenant des quantités équivalentes d'huile de coprah ou de maïs.

Lorsque, cependant, l'augmentation de la teneur en C18:2 est obtenue par le biais d'une augmentation des lipides totaux alimentaires, on assiste à une diminution des activités des enzymes de la lipogenèse (Allee *et al*, 1971) ou à aucun effet (Mersman *et al*, 1976 ; Busboom *et al*, 1991). Cette diminution peut être la conséquence de plusieurs phénomènes : d'une part, la baisse de la teneur en amidon du régime qui est chez le porc, par l'intermédiaire du glucose, la principale source de substrat pour la synthèse des lipides (Hood et Allen, 1973 ; Christensen, 1975). D'autre part, il existe une adaptation de l'organisme à l'enrichissement énergétique de l'aliment et une régulation de la synthèse des lipides entraînant une réduction des dépôts chez le porc (Jakobsen et Thorbek, 1991). Enfin, la surcharge lipidique qui induit une élévation de la concentration en acides gras libres aux niveaux sanguin et intracellulaire (Yeh et Leveille, 1970 ; Allee *et al*, 1971) peut inhiber la synthèse des lipides (Bortz et Lynen, 1963 ; Chakrabarty et Leveille, 1969). La lipolyse pourrait aussi intervenir, mais, chez le porc en croissance, il est admis que la lipolyse est très peu importante (Mersmann, 1985) et elle ne semble donc pas pouvoir expliquer les modifications d'adiposité des carcasses.

Le porc semble s'opposer à la souris chez qui la présence de linoléate induit une diminution de la synthèse des lipides au niveau du foie (Sabine *et al*, 1969 ; Smith et Abraham, 1970). Il peut donc exister une spécificité d'espèce. Mais cette opposition peut également être due à la localisation différente de la synthèse adipeuse qui est prépondérante au niveau hépatique chez la souris, alors que, chez le porc, elle est essentiellement localisée au niveau des tissus adipeux (Henry, 1977).

Globalement, la présente étude montre qu'à taux constants de lipides l'augmentation de la proportion de linoléate dans l'alimentation et dans les dépôts lipidiques n'exerce

pas chez le porc une inhibition de la synthèse des lipides. Le linoléate semble au contraire stimuler le potentiel de la lipogenèse dans des tissus aussi différents que le tissu sous-cutané dorsal ou le tissu gras périrénal, avec pour conséquence une augmentation de l'adiposité de la carcasse.

Parmi les travaux précédents ayant étudié le rôle des lipides alimentaires sur la synthèse lipidique chez le porc, de tels résultats non pas été mis en évidence, certainement pour des raisons méthodologiques dues à l'augmentation de l'apport lipidique ou par des origines différentes des matières grasses introduites dans les régimes. Ces derniers présentent alors de grandes variations entre les quantités de tous les acides gras et/ou les compositions triglycéridiques. Il en est de même pour la fraction insaponifiable de la matière grasse, ce qui peut avoir des conséquences sur les activités des enzymes de la lipogenèse (Laraki *et al*, 1993). Ainsi, dans ces études, l'effet spécifique de l'acide linoléique a pu être masqué.

En conclusion, un excès d'introduction dans le régime de C18:2 par rapport aux besoins entraîne une augmentation de l'adiposité de la carcasse sans doute par 2 voies : un dépôt direct et une stimulation du potentiel des activités des enzymes de la lipogenèse. Ainsi, l'apport de graines entières ou de lipides insaturés dans la ration du porc en vue de diminuer l'indice de consommation pourrait entraîner une élévation du degré d'adiposité des carcasses.

RÉFÉRENCES

- Allee GL, Baker DH, Leveille GA (1971) Influence of level of dietary fat on adipose tissue lipogenesis and enzymatic activity in the pig. *J Anim Sci* 33, 1248-1254
- Allee GL, Romsos DR, Leveille GA, Baker DH (1972) Lipogenesis and enzymatic activity in

- pig adipose tissue as influenced by source of dietary fat. *J Anim Sci* 35, 41-47
- Bortz WM, Lynen F (1963) The inhibition of acetyl CoA carboxylase by long chain acyl CoA derivatives. *Biochem Z* 337, 505-511
- Bucharles C, Girard JP, Desmoulin B, Yuan CW, Bonnet M (1987) Influence de la nature des lipides ingérés et du type sexuel sur la composition et les propriétés fonctionnelles des tissus adipeux sous-cutanés du porc. *Rev Fr Corps Gras* 34, 68-75
- Busboom JR, Rule DC, Colin D, Heald T, Mazhar A (1991) Growth, carcass characteristics and lipid composition of adipose tissue and muscle of pigs fed canola. *J Anim Science* 69, 1101-1108
- Chakrabarty K, Leveille GA (1969) Acetyl CoA Carboxylase and fatty acid synthetase activities in liver and adipose tissue of meal-fed rats. *Proc Soc Exp Biol Med* 131, 1051-1059
- Chang HC, Seidman I, Teeborg G, Lane DM (1967) Liver acetyl-CoA-carboxylase and fatty acid synthesis: relative activities in the normal state and in hereditary obesity. *Biochem Biophys Res Comm* 28, 682-686
- Christensen K (1975) *In vitro* studies on the synthesis of intramuscular fat in the *Longissimus Dorsi* muscle of pigs. *Livest Prod Sci* 2, 59-68
- Desmoulin B, Ecolan P, Bonneau M (1988) Estimation de la composition tissulaire des carcasses de porc. *INRA Prod Anim* 1, 59-64
- Ficht WH, Will R, Chaikof IL (1959) The effect of fructose feeding on glycolytic enzyme activities of the normal rat liver. *J Biol Chem* 234, 1048-1051
- Folch J, Lees M, Sloane-Stanley GH (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J Biol Chem* 226, 497-509
- Gandemer G, Pascal G, Durand G (1983) Lipogenic capacity and relative contribution of the different tissues and organs to lipid synthesis in male rat. *Reprod Nutr Dev* 23, 575-586
- Geri G, Poli BM, Zappa A, Campodon G, Franci O (1990) Relationships between adipose tissue and subsequent performance. III. Histological and chemical characteristics of backfat. *J Anim Science* 68, 1936-1943
- Girard JP, Denoyer C, Desmoulin B, Gandemer G (1983) Facteurs de variations de la composition en acides gras des tissus adipeux et musculaires de porc. *Rev Fr Corps Gras* 30, 73-79
- Henry Y (1977) Développement morphologique et métabolique du tissu adipeux chez le porc : influence de la sélection, de l'alimentation et du mode d'élevage. *Ann Biol Bioch Biophys* 17, 923-952
- Henry Y, Pérez JM, Seve B (1984) Recommandations alimentaires, le porc. In: *L'alimentation des animaux monogastriques*. INRA éd, Paris, 49-76
- Hood RL, Allen D (1973) Lipogenic enzyme activity in adipose tissue during the growth of swine with different properties to fatten. *J Nutr* 103, 353-361
- Hsu RY, Lardy HA (1969) *Malic Enzyme in Methods in Enzymology*. Academic Press, New York, London, 17, 230-235
- Jakobsen K, Thorbek G (1991) The respiratory quotient in relation to fat retention from carbohydrates or lipids in growing pigs. In: *12th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals* (C Wenk, M Boessinger, eds) Karlsruhe, CH, September 1-7 1991. EAAP Publication no 58, 129-129
- Laraki L, Pelletier X, Mourot J, Debry G (1993) Effects of dietary phytosterols on liver lipids and lipid metabolism enzymes. *Ann Nutr Metab* 37, 129-133
- Madsen A, Jakobsen K, Mortensen HP (1992) Influence of dietary fat on carcass fat quality in pigs. A review. *Acta Agric Scand, Sect A, Animal Sci* 42, 220-225
- Mersman HJ (1985) Adipose tissue lipolytic rate in genetically obese and lean swine. *J Anim Science* 60, 131-135
- Mersman HJ, Allen CD, Steffen DG, Brown LJ, Danielson DM (1976) Effect of age, weaning and diet on swine adipose tissue and liver lipogenesis. *J Anim Science* 43, 140-150
- Mersman HJ, Allen CD, Chai EV, Brown LJ, Fogg TJ (1981) Factors influencing the lipogenic rate in swine adipose tissue. *J Anim Sci* 52, 1298-1305
- Morrison WR, Smith LM (1964) Preparation of fatty acid methyl esters and dimethylacetals from lipids with boron fluoride-methanol. *J Lipid Res* 5, 600-608
- Mourot J, Aumaitre A, Mounier A (1992) Interaction entre vitamine E et acide linoléique alimentaires sur la composition de la carcasse, la qualité et la conservation des lipides de la viande de porc. *Sci Aliments* 12, 743-755

- Sabine JR, McGrath H, Abraham S (1969) Dietary fat and the inhibition of hepatic lipogenesis in the mouse. *J Nutr* 98, 312-317
- SAS (1989) SAS User's Guide, Statistics SAS Institute Inc, Cary, NC
- Smith S, Abraham S (1970) Fatty acid synthesis in developing mouse liver. *Arch Biochem Biophys* 136, 112-118
- Steffen DG, Arakelian MC, Phinney G, Brown LJ, Mersmann HJ (1981) Effect of nutritional status on swine adipose tissue lipolytic activities. *J Anim Science* 52, 1306-1311
- Wood JD, Enser MB, McFie HJH, Smith WC, Chadwick JP, Ellis M, Laird R (1978) Fatty acid composition of backfat in Large White pigs selected for low backfat thickness. *Meat Sci* 2, 289-296
- Yeh YY, Leveille GA (1970) Hepatic fatty acid synthesis and plasma free fatty acid levels in chicks subjected to short periods of food restriction and refeeding. *J Nutr* 100, 1389-1398