

猪 *ARID5B* 基因多态性及其与脂肪沉积性状的相关性分析

吴绿草 董世雄 段梦琪 刘思源 陈莹 张健 严飞飞 强巴央宗 商鹏*

(西藏农牧学院 动物科学学院,西藏 林芝 860000)

摘要 为探究猪 *ARID5B* 基因多态性及其与脂肪沉积性状的相关性,在 DNA 水平上对藏猪、大白猪 *ARID5B* (AT-rich interaction domain 5B)基因 5'侧翼区进行了单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism,SNP)位点筛选;在 mRNA 水平上对两猪种的肝脏、背脂和背最长肌组织中的 *ARID5B* 基因表达量进行了 RT-qPCR 检测;并对两猪种的背膘厚和背最长肌组织中 IMF(Intramuscular fat)含量进行测定。结果表明:在 *ARID5B* 基因 5'侧翼区,存在 T-2 216 C 和 In-2 029 Del 缺失 2 个连锁突变位点,藏猪与大白猪呈极显著差异($P<0.01$);在相同组织不同品种间,*ARID5B* 基因在肝脏、背脂和背最长肌中 mRNA 相对表达量趋势完全一致,且藏猪 *ARID5B* 基因表达量均极显著低于大白猪($P<0.01$);藏猪背膘厚和 IMF 含量均极显著高于大白猪($P<0.01$);经 DNA、mRNA 水平、背膘厚和 IMF 含量相关性分析发现,*ARID5B* 基因 mRNA 相对表达量与背膘厚和 IMF 含量呈显著负相关($P<0.05$)。

关键词 猪; *ARID5B*; 基因多态性; 脂肪沉积; 连锁突变

中图分类号 S821.1

文章编号 1007-4333(2020)06-0067-08

文献标志码 A

Polymorphism of *ARID5B* gene and its correlation with fat deposition traits in pigs

WU Lvcao, DONG Shixiong, DUAN Mengqi, LIU Siyuan, CHEN Ying,

ZHANG Jian, YAN Feifei, CHAMBA Yangzom, SHANG Peng*

(College of Animal Science, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China)

Abstract To explore the polymorphism of *ARID5B* gene and its correlation with fat deposition in pigs, single nucleotide polymorphism (SNP) loci was screened for *ARID5B* gene 5'-UTR of Tibetan pigs and Large White pigs at the DNA level. The *ARID5B* gene was detected by RT-qPCR at mRNA level in liver, backfat and longissimus dorsi muscle tissues of the two pig breeds. The content of backfat and IMF (Intramuscular fat) in the longest muscle tissues of the two pig breeds were measured. The results showed that in the 5'-UTR of *ARID5B* gene, there were two linkage mutations of T-2 216 C and In-2 029 Del deletion, and the difference between Tibetan pigs and Large White pigs was extremely significant ($P<0.01$). The relative mRNA expression of *ARID5B* gene in liver, backfat and longissimus dorsi muscle were identical in different breeds. The content in the Tibetan pigs were significantly lower than that in the Large White pigs ($P<0.01$). The backfat thickness and IMF content of Tibetan pigs were significantly higher than that of Large White pigs ($P<0.01$). The correlation analysis of DNA and mRNA levels with backfat and IMF levels showed that the relative mRNA expression of *ARID5B* gene was significantly negative with the backfat thickness and IMF content ($P<0.05$).

Keywords pig; *ARID5B*; gene polymorphism; fat deposition; linkage mutation

收稿日期: 2019-11-05

基金项目: 中央引导地方项目(YDZX20195400004426);西藏自治区重点研发与转化计划(XZ201801NB06);中央支持地方高校改革发展资金(2018XZ503118003);中国农业大学基本科研业务费专项资金(2019TC002)

第一作者: 吴绿草,硕士研究生,E-mail:W155321@126.com

通讯作者: 商鹏,副教授,主要从事高原动物遗传资源保护与功能基因组研究,E-mail:nemoshpmh@126.com

随着人民生活水平的提高,对猪肉品质要求日益提升。近年来,广大育种工作者主要围绕提高生长速度和瘦肉率等方面进行高强度选择,却带来了肉质下降的弊端。因此,在不降低生产速度的前提下,提高肉质是当今育种工作者重点关注的热点。脂肪沉积性状是影响猪肉品质的最关键因素,而猪肉的嫩度、风味、多汁性等主要与肌内脂肪(Intramuscular fat, IMF)含量相关^[1-2]。目前已鉴定出的与猪脂肪沉积相关的基因包括:过氧化物酶增殖物激活受体 G (Peroxisome proliferator-activated receptor gamma, *PPARG*)、脂肪酸结合蛋白(Fatty acid binding proteins, *FABP*)、肥胖相关基因(Fat mass and obesity associated gene, *FTO*)、脂肪酸合成酶(Fatty acid synthase, *FASN*)、脂肪细胞决定和分化因子 1 (Adipocyte determination and differentiation factor-1, *ADD1*)以及瘦素(Leptin, *LP*)等^[3-9];在 MicroRNA (miRNA)方面发现 miR-27、miR-125 以及 miR-130 家族对猪脂肪沉积发挥负调控作用^[10],李美航等^[11]研究发现 miR-103 是猪脂肪沉积的促进因子,对猪脂肪沉积起着正调控作用,并且认为 *PPAR γ* 基因有助于猪原代脂肪细胞中的脂肪沉积。

富含 AT 的交互域 5B(AT-rich interaction domain 5B, *ARID5B*)基因位于猪的 14 号染色体上,含有 7 个外显子,共编码 945 个氨基酸。*ARID* 基因家族具有高度保守性,包含 15 种人类特殊蛋白质,分为 7 个亚型,主要在细胞发育,组织特异性基因表达和增殖控制中具有重要作用^[12]。目前,多数研究报道了 *ARID5B* 与急性淋巴细胞白血病,淋巴瘤发生与发展及细胞生长、分化、发育有关^[13-14]。*ARID5B* 基因也已被证实参与脂肪的形成,但关于 *ARID5B* 基因在脂肪沉积性状等方面的研究较少,大多集中在小鼠和人类肥胖症的研究上^[15-16],在猪上的相关研究尚未见报道。本研究团队前期对藏猪和大白猪肌肉组织进行了转录组学(RNA-seq 测序技术)和蛋白质组学(Isobaric tags for relative and absolute quantification, iTRAQ 蛋白质谱技术)的联合分析,确定 *ARID5B* 为脂肪沉积性状关键差异表达基因^[17],与 Muñoz 等^[18]通过转录组学鉴定伊比利亚猪背最长肌中差异表达基因的结果一致。

因此,本研究以脂肪沉积性状存在明显差异的青藏高原脂肪型猪种—藏猪和典型的瘦肉型猪种—大白猪为研究对象^[19],采用混池测序后单个体测

序的方法和 RT-qPCR 技术分别对藏猪、大白猪 *ARID5B* 基因 5' 侧翼区进行单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)位点筛选和组织表达差异性分析,旨在探究 *ARID5B* 基因对猪脂肪沉积性状的初步影响,以期对开发脂肪沉积性状有效遗传标记及育种工作提供一定的思路和参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

所用的青藏高原脂肪型猪种—藏猪(TP)来源于西藏农牧学院教学实习牧场,典型的瘦肉型猪种—大白猪(LW)来源于西藏林芝市宇高农业养殖场,采用相同的日粮水平,自由采食的模式饲养。试验藏猪和大白猪各 9 头均为 180 日龄的健康去势公猪,无亲缘关系。屠宰后,按照《瘦肉型猪胴体性状测定技术规范》(NY/T 825—2004)^[20]三点法测定背膘厚;采集背脂、背最长肌、肝脏组织,液氮速冻,−80 °C 保存,用于组织表达分析;其中背最长肌 1 份用于 IMF 含量测定,1 份用于总 RNA 提取。采集藏猪和大白猪 69 份耳组织(藏猪 33 头,大白猪 36 头),置于 75%酒精中,−20 °C 冰箱保存,用于基因多态性分析。

1.2 DNA 和组织总 RNA 提取

本试验采用苯酚-氯仿法提取组织 DNA;采用动物组织总 RNA 提取试剂盒(北京天根生化科技有限公司,DP171221)提取组织总 RNA;用 1%琼脂糖凝胶电泳和紫外分光光度计检测 DNA 和 RNA 的质量、浓度。

1.3 引物设计

1.3.1 SNPs 筛选与基因分型引物设计

下载 GenBank 中猪的 *ARID5B* (登录号 NC_010456.4)基因 5' 侧翼区 DNA 序列,利用 Primer Premier 5.0 软件设计引物(表 1),用于多态性分析。由上海生工生物工程技术有限公司合成,用 Tris 和 EDTA 配制而成的 TE 缓冲液溶解,4 °C 保存。

1.3.2 定量引物设计

下载 GenBank 中猪的 *ARID5B* (登录号 XM_003359209)mRNA 序列,以 *HPRT* (登录号 NM_001032376)为内参基因,设计荧光定量引物(表 2),用于组织表达分析。由上海生工生物工程技术有限公司合成,用 Tris 和 EDTA 配制而成的 TE 缓冲液溶解,4 °C 保存。

表1 *ARID5B* 基因 5'侧翼区引物Table 1 Primer sequences for amplifying the 5'-UTR of *ARID5B*

引物名称 Primer name	目标区域 Target region	引物序列(5'→3') Sequence of primer (5'→3')	退火温度/℃ Temperature	产物大小/bp Product size
5'-ARI1	2 406~1 463	F:TGTCTGCCTGTTAGAAAGTTGCT R:ATGGTGGTTGTTAGGAGTGAGA	58	943
5'-ARI2	1 458~901	F:AGCCATCTCACTCCTAAC R:GAACCGACTTGTACCTAAT	52	901
5'-ARI3	1 252~141	F:CAGTCAACGGGCGATATAAAAAGT R:CCAGTGTCAATTATATCTTCAACAATCA	54	1 111

表2 *ARID5B* 基因和 *HPRT* 基因定量引物信息Table 2 *ARID5B* gene and *HPRT* gene primers quantitative information

基因名称 Gene name	登录号 GenBank	引物序列(5'→3') Sequence of primer(5'→3')	退火温度/℃ Temperature	产物大小/bp Product size
<i>ARID5B</i>	XM_003359209	F:AGAATGCTGAGCCAACAT R:ATCTCTGCCTGCTATGTG	58	118
<i>HPRT</i>	NM_001032376	F:CAGTCAACGGGCGATATAAAAAGT R:CCAGTGTCAATTATATCTTCAACAATCA	60	95

1.4 基因型频率与基因频率

ARID5B 基因多态性分析采用混池测序,每个品种 10 头,用 Chromas Pro 和 DNAMAN 6.0 软件进行序列比对分析,筛选 SNPs 位点后,扩大样本进行个体测序,统计基因型频率与基因频率。

1.5 反转录和荧光定量 PCR

选用一步法 cDNA 反转录试剂盒(北京天根生化科技有限公司, KR180123)对总 RNA 进行反转录,将所得合格的 cDNA 保存于 -20 ℃ 备用。

以 cDNA 为模板,对 *ARID5B* 和 *HPRT* 基因进行扩增,每个样品设置 3 个重复。20 μL 反应体系,包括 SYBR Green Mix(北京天根生化科技有限公司, FP171206) 10 μL, 上、下游引物(10 μmol/L) 各 1 μL, Rnase-free water 7 μL, cDNA 模板 1 μL。荧光定量 PCR 扩增程序为:95 ℃ 预变性 5 min; 95 ℃ 变性 30 s, 58 ℃ 退火 20 s, 72 ℃ 延伸 30 s, 80 ℃ 检测荧光,共 38 个循环。样品 mRNA 的相对表达量使用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法^[21] 进行计算。

1.6 IMF 含量测定

采用传统索氏抽提法测定 IMF 含量,参照《猪肌肉品质测定技术规范》(NY/T 821—2004)^[22] 标

准执行,最后计算每个样品的 IMF 值。

1.7 统计分析

利用 SPSS 18.0 软件分别对 *ARID5B* 基因表达量进行双因素(品种和组织)分析以及背膘厚、*ARID5B* 基因背最长肌表达量与 IMF 含量的相关性(Pearson 相关系数)分析,使用 Fisher Exact Test 对 *ARID5B* 基因基因型频率和基因频率进行显著性检验, $P < 0.05$ 时差异显著, $P < 0.01$ 时差异极显著, $P > 0.05$ 时差异不显著;测定结果以“平均值 ± 标准误”表示。

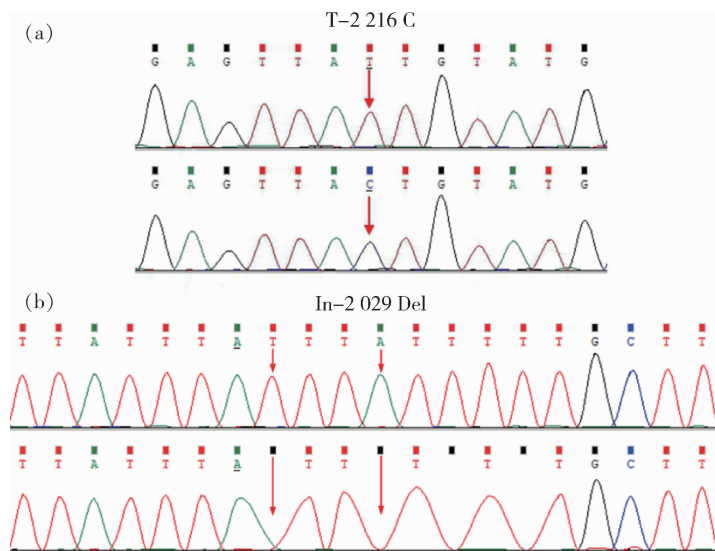
2 结果与分析

2.1 SNPs 检测

在 5'侧翼区共发现 2 个多态性位点(图 1),其中在该基因起始密码子上游 2 216 bp 位置发现 T/C 突变,记为 T-2 216 C(图 1(a));在起始密码子上游第 2 029~2 036 bp 的 8 个碱基(ATTTATTT)的插入/缺失突变,记为 In-2 029 Del(图 1(b))。在藏猪(TP) 33 个个体,大白猪(LW) 36 个个体中,当 T-2 216 C 位点为 T 碱基时,在 In-2 029 Del 位点存在 ATTTATTT;C 碱基出现时,在 In-2 029 Del 位点

就存在 ATTTATTT 的缺失。这 2 个突变位点紧密连锁,其中-2 216 T 与-2 029 In 连锁,-2 216 C

与-2 029 Del 连锁。因此,检测 T-2 216 C 的基因型,即可获悉 In-2 029 Del 的基因型。



(a) T-2 216 C 位点 T-2 216 C sites; (b) In-2 029 Del 位点 In-2 029 Del sites

图 1 *ARID5B* 基因突变位点测序峰图

Fig. 1 Sequencing peak of *ARID5B* gene mutation sites

2.2 *ARID5B* 基因型频率和等位基因频率分布

由表 3 可知,T-2 216 C 位点的基因型分布在藏猪和大白猪内均符合 Hardy-Weinberg 平衡($P \geq$

0.05);在品种间,T-2 216 C 位点的基因型频率呈极显著差异($P < 0.01$),藏猪群体中的优势基因型为 CC 型,大白猪群体中的优势基因型为 TT 型。

表 3 *ARID5B* 基因多态性位点基因型频率和等位基因频率

Table 3 *ARID5B* gene polymorphism loci genotype frequency and gene frequency

物种 Breed	位点 Loci	个体数 Number	基因型频率(N/频率) Genotype frequency (N/frequency)			P P value	等位基因频率 Allele gene frequency	
			TT	TC	CC		T	C
藏猪 TP	T-2 216C	33	5/0.15	4/0.12	24/0.73	0.05	0.21	0.79
大白猪 LW	T-2 216C	36	18/0.50	13/0.36	5/0.14	0.80	0.68	0.32
TP vs LW			$P=2.64E-6$					

2.3 不同组织 *ARID5B* 基因相对表达量变化

ARID5B 基因在藏猪和大白猪的背脂、背最长肌、肝脏组织的 mRNA 相对表达量结果见图 2。在相同品种的不同组织中,背最长肌表达量最高,其次是背脂,肝脏则最低;在相同组织的不同品种中,藏猪(TP)*ARID5B* 基因表达量均极显著低于大白猪(LW)的表达量($P < 0.01$),表达趋势完全一致。

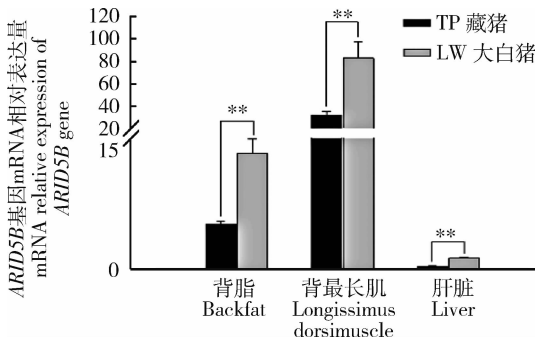
2.4 不同品种猪背膘测定

由表 4 可知,180 日龄藏猪、大白猪平均体重分

别为 39.02 和 81.54 kg,藏猪体重极显著低于大白猪($P < 0.01$);藏猪、大白猪的平均背膘厚度分别为 21.27 和 15.50 mm,藏猪背膘厚极显著高于大白猪($P < 0.01$)。

2.5 不同品种猪 IMF 含量测定

由表 5 可知,180 日龄藏猪、大白猪背最长肌 IMF 含量分别为 4.11% 和 2.28%,藏猪 IMF 含量极显著高于大白猪($P < 0.01$)。



注：* 为显著差异 $P < 0.05$ ，** 为极显著差异 $P < 0.01$
 Note: * Significant difference $P < 0.05$, ** Extremely significant difference $P < 0.01$

图 2 *ARID5B* 基因在 TP 和 LW 两个品种猪背脂、背最长肌和肝脏中 mRNA 的相对表达量

Fig. 2 Relative expression of *ARID5B* gene in backfat, longissimus dorsi muscle and liver of TP And LW pigs

表 4 180 日龄藏猪、大白猪背膘测定

Table 4 Backfat measurement of Tibetan pig and Large White pig at 180 days of age

品种 Breed	体重/kg Weight	背膘厚度/mm Backfat measurement
藏猪 (TP)	39.02 ± 2.77 A	21.27 ± 1.09 A
大白猪 (LW)	81.54 ± 0.94 B	15.50 ± 0.93 B

注：同列数据肩标大写字母不同表示差异极显著 ($P < 0.01$)。下同。

Note: The different capital letters in the same column indicate extremely significant differences between breeds ($P < 0.01$). The same below.

表 6 *ARID5B* 基因表达量与背膘厚和 IMF 含量相关性分析

Table 6 Analysis of correlation between *ARID5B* gene expression and backfat thickness and IMF content

项目 Item	IMF (r/P)	<i>ARID5B</i> 基因表达量 (r/P) <i>ARID5B</i> gene expression	背膘厚 (r/P) Backfat thickness
IMF (r/P)		-0.87/0.03	0.90/0.01
<i>ARID5B</i> 基因表达量 (r/P)	-0.87/0.03		-0.87/0.02
背膘厚 (r/P)	0.90/0.01	-0.87/0.02	

注： r ，表示相关系数； $P < 0.05$ 为相关性显著， $P < 0.01$ 为相关性极显著

Note: r indicates correlation coefficient; $P < 0.05$ indicates significant correlation, $P < 0.01$ indicates extremely significant correlation.

表 5 180 日龄藏猪和大白猪背最长肌 IMF 含量测定

Table 5 Determination of IMF in the dorsal longest muscle of Tibetan pig and Large White pig at 180 days of age

品种 Breed	IMF 含量/% IMF content
藏猪 (TP)	4.11 ± 0.26 A
大白猪 (LW)	2.28 ± 0.54 B

2.6 *ARID5B* 基因表达量与背膘厚和 IMF 含量相关性分析

由表 6 可知，*ARID5B* 基因在背最长肌中的 mRNA 相对表达量与背膘厚呈显著负相关，相关系数为 -0.87，差异显著 ($P < 0.05$)，与 IMF 含量呈显著负相关，相关系数为 -0.87，差异显著 ($P < 0.05$)。

3 讨论

脂肪是机体重要的组成部分和贮能物质，可以调节机体的能量平衡，动物脂肪的分化与发育是一个复杂的过程，受多基因调控^[23]。*ARID5B* 基因表达的蛋白质参与脂肪的生成、肝脏发育的靶基因的转录以及 RNA 聚合酶 II 启动子转录的负调控^[24-26]。Dong 等^[24] 研究报道，*ARID5B* 基因对 *C/EBP α* 与 *PPAR γ* 表达具有调节作用，影响脂肪的生成，结合 Claussnitzer^[27] 和人类 CNV (Copy number variation) 肥胖症的研究，发现 *ARID5B* 基因在脂肪细胞产热调节途径中具有抗肥胖作用^[16,28]。推测 *ARID5B* 基因在脂肪沉积过程中发挥

负调控作用。本研究发现,藏猪 *ARID5B* 基因在背脂、背最长肌和肝脏组织中的 mRNA 相对表达量极显著低于大白猪 ($P < 0.01$)。藏猪具有 IMF 含量高,肉质好,脂肪沉积能力强的特点;大白猪具有高瘦肉率,快生长速度,低脂肪沉积能力的特性,这可能是导致藏猪表达量低于大白猪的主要因素之一。通过对 *ARID5B* 基因表达量与背膘厚和 IMF 含量的检测发现,背膘厚和 IMF 含量与 *ARID5B* 基因 mRNA 的相对表达量显著负相关 ($P < 0.05$),进一步证实了 *ARID5B* 基因可能在脂肪沉积过程中发挥负调控作用。*ARID5B* 基因 mRNA 的相对表达量在背最长肌中最高,其次是背脂,肝脏中最低,推测主要是由于在猪的生长发育过程中,2~6 月龄是肌肉快速生长的阶段,6~12 月龄是脂肪的发育高峰期^[29],本试验采用 6 月龄猪为研究对象,处于脂肪组织发育的起始阶段,肌肉发育的终止阶段,试验结果符合机体发育规律。

本研究在 *ARID5B* 基因 5'侧翼区发现了 2 个新的 SNPs(T-2 216 C 和 In-2 029 Del)位点,且为连锁突变(即 T-2 216 C 位点 C 碱基出现时,In-2 029 Del 就存在 ATTTATTT 缺失),这 2 个突变位点的等位基因频率和基因型频率在藏猪与大白猪存在极显著差异 ($P < 0.01$)。梁爽等^[30]发现连锁突变与其抗原表型特征呈现明显的一致性规律,提出了与表型呈现规律性的 SNPs 可作为有效分子标记,相对于单碱基突变更为有效。另外,*ARID5B* 基因参与 RNA 聚合酶 II 启动子转录的负调控^[25],因此,T-2 216 C 位点的 C 等位基因可能通过抑制 *ARID5B* 基因表达,从而增强猪脂肪沉积与 IMF 含量。

本研究在样本含量具有统计学意义的情况下,结合前人的研究从 DNA 和 mRNA 水平对 *ARID5B* 在脂肪沉积中的作用进行了初步探究。本研究表明,*ARID5B* 基因在藏猪和大白猪 5'侧翼区存在 2 个连锁突变位点,并且 *ARID5B* 基因在背最长肌中的相对表达量与猪的背膘厚以及 IMF 含量呈显著负相关,推测 *ARID5B* 基因可能在猪脂肪沉积中发挥负调控作用,但具体调控机制和功能尚需进一步研究。下一步将开展不同基因型个体和脂肪沉积性状的关联性分析。

4 结 论

本试验通过对 *ARID5B* 基因 5'侧翼区多态性及其组织表达含量与背膘厚、IMF 含量关联分析,

发现 *ARID5B* 基因 mRNA 的相对表达量与背膘厚、IMF 含量呈显著负相关,*ARID5B* 基因可能是改善脂肪沉积性状及肉品质的重要候选基因,发现的 SNPs 位点可能是猪脂肪沉积性状的重要分子标记,为进一步探索猪脂肪沉积调控机制和分子辅助育种提供一定的思路和科学依据。

参考文献 References

- [1] Lambe N R, Mclean K A, Gordon J, Evans D, Clelland N, Bunger L. Prediction of intramuscular fat content using CT scanning of packaged lamb cuts and relationships with meat eating quality[J]. *Meat Science*, 2017(123): 112-119
- [2] 甘麦邻, 堵晶晶, 杨琼, 李强, 增仰双, 杨大洪, 张顺华, 朱砺. 动物肌内脂肪对肉质的影响及其分子机制研究进展[J]. 现代畜牧兽医, 2017(10): 51-57
Gan M L, Du J J, Yang Q, Li Q, Zeng Y S, Yang D H, Zhang S H, Zhu L. Research progress of intramuscular fat affecting meat quality and its molecular mechanism[J]. *Modern Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine*, 2017(10): 51-57 (in Chinese)
- [3] 陈辉. 影响猪肉品质相关基因的研究进展[J]. 猪业科学, 2019, 36(8): 96-100
Chen H. Research progress on related genes affecting pork quality traits[J]. *Swine Industry Science*, 2019, 36(8): 96-100 (in Chinese)
- [4] 瞿秋红, 黄叶, 蒋钦杨, 黄艳娜. 影响猪脂肪沉积主要候选基因的研究进展[J]. 动物营养学报, 2019, 31(7): 2981-2987
Qu Q H, Huang Y, Jiang Q Y, Huang Y N. Research progress of major candidate genes affecting pig fat deposition [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2019, 31(7): 2981-2987 (in Chinese)
- [5] Stachecka J, Nowacka Wozuk J, Kolodziejski P A, Szczerbal I. The importance of the nuclear positioning of the *PPARG* gene for its expression during porcine in vitro adipogenesis[J]. *Chromosome Research*, 2019, 27(3): 271-284
- [6] Shang P, Zhang B, Zhang J, Duan M Q, Wu L C, Gong X L, Tang K R, Zhang H, Chamba Y Z. Expression and single-nucleotide polymorphisms of the *H-FABP* gene in pigs[J]. *Gene*, 2019, 710: 156-160
- [7] 朱琳娜. *FTO*、*METTL3* 基因表达对猪脂肪细胞 mRNA N⁶-甲基腺苷水平及脂肪沉积的影响研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2014
Zhu L N. Effect of *FTO*, *METTL3* gene expression on mRNA m⁶A methylation and lipid metabolism in porcine subcutaneous adipocytes[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2014 (in Chinese)

- [8] 李江凌, 刘锐, 陈晓晖, 龚建军, 赵素君, 谢晶, 廖党金, 何志平, 高荣, 吕学斌. *ADD1* 基因多态性位点与猪肌肉脂肪含量、嫩度及背膘厚的关联性研究[J]. 中国猪业, 2013, 8(6): 44-45
Li J L, Liu R, Chen X H, Gong J J, Zhao S J, Xie J, Liao D J, He Z P, Gao R, Lv X B. Study on the relationship between *ADD1* gene polymorphism and intramuscular fat content, tenderness and backfat thickness in pigs [J]. *China Swine Industry*, 2013, 8(6): 44-45 (in Chinese)
- [9] 张冰, 孙超, 黄敏瑞, 孙俊丽. 陆川猪 *Leptin* 基因的 SNP 检测及其与部分生产性状的关联分析[J]. 西北农业学报, 2007, 16(5): 26-29
Zhang B, Sun C, Huang M R, Sun J L. SNP detection in Luchuan Pig *Leptin* gene and its associations with partial production traits [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2007, 16(5): 26-29 (in Chinese)
- [10] 陈辉. 猪脂肪沉积相关的 MicroRNA 研究进展[J]. 猪业科学, 2019, 36(6): 112-115
Chen H. Research progress of MicroRNA related to fat deposition in pigs [J]. *Swine Industry Science*, 2019, 36(6): 112-115 (in Chinese)
- [11] 李美航, 仇杨, 刘帅, 董培越, 宁小敏, 李艳杰, 杨公社, 孙世铎. 过表达 miR-103 促进猪前体脂肪细胞分化[J]. 生物工程学报, 2012, 28(8): 927-936
Li M H, Qiu Y, Liu S, Dong P Y, Ning X M, Li Y J, Yang G S, Sun S D. Over-expression of miR-103 promotes porcine adipocyte differentiation [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2012, 28(8): 927-936 (in Chinese)
- [12] Antonia P, Deborah W, Elizabeth M. DNA-binding properties of ARID family proteins [J]. *Nucleic Acids Research*, 2005, 33(1): 66-80
- [13] 钱锡峰, 杨国华, 殷辰俞, 陈湘, 沈云峰. *ARID5B* 基因与儿童急性淋巴细胞白血病关联性的研究进展[J]. 中国实验血液学杂志, 2012, 20(5): 1280-1283
Qian X F, Yang G H, Yin C Y, Chen X, Shen Y F. Research advances on correlation of *ARID5B* gene with childhood acute lymphoblastic leukemia [J]. *Journal of Experimental Hematology*, 2012, 20(5): 1280-1283 (in Chinese)
- [14] Yamakawa T, Whitson R H, Li S L, Itakura K. Modulator recognition factor-2 is required for adipogenesis in mouse embryo fibroblasts and 3T3-L1 cells [J]. *Molecular Endocrinology*, 2008, 22(2): 441-453
- [15] Yamakawa T, Sugimoto K, Whitson R H, Itakura K. Modulator recognition factor-2 regulates triglyceride metabolism in adipocytes [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2010, 391(1): 277-281
- [16] Selvanayagam T, Walker S, Gazzellone M J, Kellam B, Cytrynbaum C, Stavropoulos D J, Li P, Birken C S, Hamilton J, Weksberg R, Scherer S W. Genome-wide copy number variation analysis identifies novel candidate loci associated with pediatric obesity [J]. *European Journal of Human Genetics*, 2018, 26(11): 1588-1596
- [17] 王志秀. 基于转录组和蛋白组数据鉴定猪肌肉生长和脂肪沉积相关的基因[D]. 北京: 中国农业大学, 2017
Wang Z X. Identification of genes related to muscle growth and lipid deposition from transcriptomic and proteomic profiles of pigs [D]. Beijing: Journal of China Agricultural University, 2017 (in Chinese)
- [18] Muñoz M, García-Casco J M, Caraballo C, Fernández-Barroso M Á, Sánchez Esquiliche F, Gómez F, Rodríguez M D C, Silió L. Identification of candidate genes and regulatory factors underlying intramuscular fat content through *longissimus dorsi* transcriptome analyses in heavy Iberian pigs [J]. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 608
- [19] 强巴央宗, 谢庄, 田发益. 高原藏猪现状与保种策略[J]. 中国畜牧杂志, 2001(6): 46-47
Chamba Y Z, Xie Z, Tian F Y. Present situation and breeding strategy of Tibetan pig at high altitude [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2001(6): 46-47 (in Chinese)
- [20] 张盼, 商鹏, 张博, 张健, 王力圆, 张浩, 强巴央宗. 舍饲与放牧条件下藏猪的屠宰性能和肉质比较[J]. 中国畜牧杂志, 2019, 55(3): 107-109
Zhang P, Shang P, Zhang B, Zhang J, Wang L Y, Zhang H, Chamba Y Z. Comparison of slaughtering performance and meat quality of Tibetan pigs under house feeding and grazing conditions [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2019, 55(3): 107-109 (in Chinese)
- [21] 张博, 强巴央宗, 李庆岗, 杨玉增, 王志秀, 班冬梅, 张浩. 藏猪内皮型一氧化氮合酶 (*eNOS*) 基因的表达与低氧适应分析 [J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(5): 104-108
Zhang B, Chamba Y Z, Li Q G, Yang Y Z, Wang Z X, Ban D M, Zhang H. Endothelial nitric oxide synthase (*eNOS*) gene expression and hypoxic adaptation analysis in Tibetan pig [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2013, 18(5): 104-108 (in Chinese)
- [22] 陶璇, 顾以韧, 梁艳, 杨雪梅, 钟志君, 陈晓晖, 杨跃奎, 曾凯, 吕学斌. 藏猪和杜洛克猪 *SCD*、*CPT1B* 基因表达差异及其与 IMF 含量相关性分析[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2017(7): 82-85
Tao X, Gu Y R, Liang Y, Yang X M, Zhong Z J, Chen X H, Yang Y K, Zeng K, Lv X B. Differential expression of *SCD* and *CPT1B* genes and their correlation analysis with IMF contents in Tibet and Duroc pigs [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2017(7): 82-85 (in Chinese)

- Chinese)
- [23] 陈亮, 黄英, 赵素梅, 高士争. 猪肌肉脂肪沉积相关功能基因的研究进展[J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2010, 25(5): 721-725
- Chen L, Huang Y, Zhao S M, Gao S Z. Research progress on functional genes related to porcine intramuscular fat deposition [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science*, 2010, 25(5): 721-725 (in Chinese)
- [24] Dong J, Ishimori N, Paigen B, Tsutsui H, Fujii S. Role of modulator recognition factor 2 in adipogenesis and leptin expression in 3T3-L1 cells[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2008, 366(2): 551-555
- [25] Huang T H, Oka T, Asai T, Okada T, Merrills B W, Gertson P N, Whitson R H, Itakura K. Repression by a differentiation specific factor of the human cytomegalovirus enhancer[J]. *Nucleic Acids Research*, 1996, 24(9): 1695-1701
- [26] Baba A, Ohtake F, Okuno Y, Yokota K, Okada M, Imai Y, Ni M, Meyer C A, Igarashi K, Kanno J, Brown M, Kato S. PKA dependent regulation of the histone lysine demethylase complex PHF2-ARID5B[J]. *Nature Cell Biology*, 2011, 13(6): 668-675
- [27] Claussnitzer M, Dankel S N, Kim K H, Quon G, Meuleman W, Haugen C, Glunk V, Sousa I S, Beaudry J L, Puviondran V, Abdennur N A, Liu J, Svensson P A, Hsu Y H, Drucker D J, Mellgren G, Hui C C, Hauner H, Kellis M. *FTO* obesity variant circuitry and adipocyte browning in humans [J]. *New England Journal of Medicine*, 2015, 373(10): 895-907
- [28] 胡忠昌, 曹阳, 吴健, 秦立红, 金海国, 赵玉民. 延黄牛 *ARID5B* 基因多态性及其与体尺和肉质性状的相关性研究[J]. 中国畜牧兽医, 2019, 46(9): 2625-2632
- Hu Z C, Cao Y, Wu J, Qin L H, Jin H G, Zhao Y M. Polymorphism of *ARID5B* gene and its correlation with body size and meat quality traits in Yanhuang cattle [J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2019, 46(9): 2625-2632 (in Chinese)
- [29] 杨宗亮. 瘦肉型猪生长发育的基本规律[J]. 湖南饲料, 2000(6): 31
- Yang Z L. Basic rules of growth and development of lean pigs [J]. *Hunan Feed*, 2000(6): 31 (in Chinese)
- [30] 梁爽, 苏宇清, 章昊, 梁延连, 吴凡, 洪文旭. Kidd 血型基因多态性位点连锁突变及作为快速分型分子标记的探讨[J]. 中国输血杂志, 2018, 31(9): 950-953
- Liang S, Su Y Q, Zhang H, Liang Y L, Wu F, Hong W X. The chain mutation of single nucleotide polymorphism in Kidd blood type population and its potential in rapid genotyping applications [J]. *Chinese Journal of Blood Transfusion*, 2018, 31(9): 950-953 (in Chinese)

责任编辑: 秦梅