

杨绍康, 薄素雪, 韩雨晴, 等. 藏猪和大约克猪 *FABP3* 基因多态性及差异表达分析 [J]. 福建农业学报, 2023, 38 (6): 639-645.

YANG S K, BO S X, HAN Y Q, et al. Polymorphisms and Expressions of *FABP3* in Tibetan and Yorkshire Pigs [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 38 (6): 639-645.

## 藏猪和大约克猪 *FABP3* 基因多态性及差异表达分析

杨绍康<sup>1,2</sup>, 薄素雪<sup>1,2</sup>, 韩雨晴<sup>1,2</sup>, 叶幼荣<sup>1,2</sup>, 商鹏<sup>1,2</sup>, 强巴央宗<sup>1,2\*</sup>

(1. 西藏农牧学院动物科学学院, 西藏林芝 860000; 2. 西藏特色农牧资源研发省部共建协同创新中心, 西藏林芝 860000)

**摘要:** 【目的】脂肪酸结合蛋白3 (*FABP3*) 参与长链脂肪酸的摄取及利用, 在脂肪沉积中发挥重要作用。探究 *FABP3* 基因在藏猪和大约克猪间的基因多态性和表达差异可为藏猪品质改良提供分子机制参考。【方法】选取 180 日龄藏猪和大约克猪为研究对象, 对两猪种 *FABP3* 基因 5'侧翼区和 CDS 区进行单核苷酸多态性 (SNPs) 筛选, 使用实时荧光定量检测 *FABP3* 基因在肝脏、背最长肌和背脂 3 个组织中的表达量。【结果】在 *FABP3* 基因 5'侧翼区筛选到 T-114C 和 C-635A 等 2 个 SNPs 位点, 且 SNPs 位点基因型频率在藏猪与大约克猪群体间均呈极显著差异 ( $P < 0.01$ ); 经转录因子预测发现这 2 个 SNPs 位点与前脂肪细胞的更新、分化以及脂肪沉积相关, 推测这两个多态性位点是参与调控 *FABP3* 基因表达的重要功能位点。*FABP3* 基因在藏猪肝脏、背最长肌中的表达量极显著高于大约克猪 ( $P < 0.01$ ), 在背脂中的表达量显著高于大约克猪 ( $P < 0.05$ )。【结论】推测 *FABP3* 基因可能为调控藏猪脂肪代谢的重要候选基因, 在藏猪脂肪沉积中呈正向调控作用。

**关键词:** 藏猪; *FABP3* 基因; 脂肪沉积; 多态性位点

中图分类号: S813.1

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2023) 06-0639-07

### Polymorphisms and Expressions of *FABP3* in Tibetan and Yorkshire Pigs

YANG Shaokang<sup>1,2</sup>, BO Suxue<sup>1,2</sup>, HAN Yuqing<sup>1,2</sup>, YE Yourong<sup>1,2</sup>, SHANG Peng<sup>1,2</sup>, CHAMBA Yangzom<sup>1,2\*</sup>

(1. College of Animal Science, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi, Tibet 860000, China; 2. Provincial and Ministerial Co-founded Collaborative Innovation Center for R&D on Tibet Characteristic Agricultural and Animal Husbandry Resources, Linzhi, Tibet 860000, China)

**Abstract:** 【Objective】 Fatty acid binding protein 3 (*FABP3*) is involved in the uptake and utilization of long-chain fatty acids and plays an important role in fat deposition. To investigate the gene polymorphism and expression differences of *FABP3* gene between Tibetan and York pigs could help improve the quality of Tibetan pigs for the genetic level. 【Methods】 In this study, single nucleotide polymorphisms (SNPs) in the 5' flanking region and CDS region of *FABP3* in randomly selected 180-d-old Tibetan and Yorkshire pigs were tested. Expressions of *FABP3* in the liver, longest dorsal muscle, and dorsal fat were detected using real-time fluorescence. 【Results】 Two SNPs, T-114C and C-635A, were found in *FABP3* with significantly differentiated genotype frequencies between the two species of pigs ( $P < 0.01$ ). Upon transcription factor prediction, these 2 SNPs loci were found to be associated with preadipocyte renewal, differentiation, and fat deposition, and it was hypothesized that they were important functional loci involved in the regulation of *FABP3* gene expression. The expressions of *FABP3* in the liver and longest dorsal muscle of Tibetan pigs were extremely significantly higher than those of Yorkshire pigs ( $P < 0.01$ ), and that in the dorsal fat significantly higher than that of Yorkshire pigs ( $P < 0.05$ ). 【Conclusion】 *FABP3* might be closely related to the regulation of fat metabolism and deposition of Tibetan pigs which differs from Yorkshire variety.

**Key words:** Tibetan pig; *FABP3*; fat deposition; polymorphic loci

收稿日期: 2022-09-22 初稿; 2023-03-03 修改稿

作者简介: 杨绍康 (1996—), 男, 硕士, 研究方向: 动物遗传育种与繁殖 (E-mail: yangshaokang0217@163.com)

\* 通信作者: 强巴央宗 (1965—), 女, 博士, 教授, 研究方向: 高原遗传资源保护与利用 (E-mail: qbyz628@126.com)

基金项目: 西藏自治区重大科技专项 (XZ202101ZD0005N); 国家自然科学基金地区科学基金项目 (32160773); 中国农业大学基本科研业务费专项 (2022TC002)

## 0 引言

【研究意义】猪是重要的经济畜禽之一，而脂肪沉积是影响猪肉质量和风味等的关键因素之一<sup>[1]</sup>。脂肪沉积不仅受到环境因素的影响，例如饲养方式、生长环境等，还与控制目标性状功能基因的表达和调控等遗传因素有着密切关系。此外，饲料营养水平的调节也可以影响猪的脂肪沉积。对于猪的脂肪沉积的研究不仅有利于提高猪肉质量和营养价值，还可以为猪的养殖提供理论依据和技术支持。有研究表明，脂肪代谢相关基因如 *ACACA* 和 *FASN* 等，它们表达量的差异对猪的脂肪沉积具有影响<sup>[2,3]</sup>，包括影响猪肉中的饱和、不饱和脂肪酸含量。此外，研究表明，猪的品种、遗传背景和基因多态性等因素也会影响猪的脂肪沉积性状<sup>[4,5]</sup>。【前人研究进展】脂肪酸结合蛋白 3 (Fat acid binding proteins 3, *FABP3*)，又称为心脏型脂肪酸结合蛋白<sup>[6]</sup>，定位于猪第 6 号染色体区域，相对分子质量为 15 kDa，主要参与脂肪酸的转运和利用等，*FABP3* 是编码肌肉细胞内脂肪酸结合蛋白的基因，在畜禽的脂肪代谢中发挥着重要作用<sup>[7]</sup>。研究表明 *FABP3* 基因多态性与猪脂肪性状具有相关性，与猪肌肉脂肪 (Intramuscular fat, IMF) 含量呈正相关<sup>[8,9]</sup>。有研究发现 *FABP3* 基因的表达水平与 IMF 含量同样显著相关<sup>[10]</sup>。LI 等<sup>[11]</sup>通过分析猪体外成脂分化过程中 *FABP3* 基因的表达水平，发现该基因表达水平在分化过程中呈上调的趋势，表明 *FABP3* 可能在脂肪细胞功能中发挥重要作用。*FABP3* 基因是影响猪肌肉脂肪含量的候选基因<sup>[12]</sup>。研究表明，*FABP3* 基因参与前脂肪细胞分化和脂肪沉积等过程，对提高棕色脂肪组织的耐寒性和脂肪酸氧化非常重要<sup>[13]</sup>。张敏<sup>[14]</sup>对 *FABP3* 在奶牛乳腺上皮细胞脂质合成中的研究表明，*FABP3* 通过调节固醇调节元件结合蛋白 1 (SREBP1)、过氧化物酶体增殖物激活受体 (PPARG) 基因的 mRNA 及蛋白表达水平控制脂滴的形成；JIANG 等<sup>[15]</sup>同样发现 miR-3-4789p 可通过抑制 *FABP3* 基因表达来抑制前脂肪细胞分化和脂滴沉积；CHMURZYNSKA 等<sup>[16]</sup>、BLECHA 等<sup>[17]</sup>、LI 等<sup>[18]</sup>、WANG 等<sup>[19]</sup>通过挖掘 *FABP3* 基因的多态性位点发现该基因与脂肪性状相关。【本研究切入点】藏猪是我国唯一的高原、高寒放牧猪种，具有耐粗饲、耐寒以及沉脂能力强等生物学特性<sup>[20,21]</sup>。这些特征使得藏猪的脂肪沉积方式可能与低海拔生态区域的猪不同，研究藏猪的脂肪沉积可以为高海拔地区的畜牧业发展提供科学依

据。*FABP3* 基因在脂肪沉积过程中发挥重要作用，对功能基因的深入了解对提高畜禽肉品质具有重要价值，目前关于 *FABP3* 基因的多态性和表达水平对藏猪肉品质的影响鲜有报道。【拟解决的关键问题】为加快对藏猪肉品质改良进程，本研究以饲养在西藏林芝 (平均海拔 2900 m) 的藏猪和大约克猪为研究对象，采用一代测序技术对 *FABP3* 基因的 5'侧翼区和 CDS 区进行测序和多态性分析，并利用 RT-qPCR 技术，比较 *FABP3* 基因在藏猪和大约克猪肝脏、背最长肌以及背脂中的表达情况，以期对猪 *FABP3* 基因调控脂肪代谢的分子机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

采集西藏农牧学院教学实习牧场 180 日龄的藏猪 ( $n=28$ ) 和大约克猪 ( $n=39$ ) 耳组织用于进行 DNA 提取。挑选无血缘关系的藏猪和大约克猪各 10 头同期饲养至 180 日龄进行屠宰，取其肝脏、背脂和背最长肌组织置于注有 RNA 保存液的样品管中， $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  保存，用于 RNA 提取。

### 1.2 组织 DNA、RNA 提取及 cDNA 的制备

采用苯酚-氯仿抽提法提取 DNA<sup>[22]</sup>，使用 Trizol 法提取藏猪与大约克猪组织总 RNA<sup>[23]</sup>；用 Nano-Drop One 超微量分光光度计检测所提 DNA 和 RNA 的纯度和浓度；1% 琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的完整性。后采用 FastKing cDNA 第一链合成试剂盒 (天根) 制备 cDNA， $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  保存，用于后续荧光定量试验。

### 1.3 DNA 引物设计与合成

登录 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 网站下载猪 *FABP3* 基因 (登录号: NC\_010448.4) 起始密码子上游 3000 bp 区域 DNA 序列与 CDS 区 (登录号 NM\_001099931.1) 序列，根据序列信息进行引物设计 (Primer 5)，并由上海生工生物工程有限公司进行引物合成，引物信息如表 1 所示。

### 1.4 荧光定量 PCR 引物设计与合成

在 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 下载猪 *FABP3* 基因 (登录号 NM\_001099931.1) mRNA 序列，选取 *GAPDH* 作为内参基因，利用软件 Primer Premier 5.0 设计引物 (引物信息见表 2)，用于组织表达分析，并由上海生工生物工程有限公司进行合成。

### 1.5 SNPs 筛选与转录因子预测

对 *FABP3* 基因起始密码子上游 3000 bp 区域的 DNA 序列进行 PCR 扩增，经琼脂糖凝胶电泳检测后选取藏猪和大约克猪各 10 个合格的 PCR 产物进行混池测序，利用 Chromas Pro 软件对测序结果进行分

表 1 *FABP3* 基因 5'侧翼区和 CDS 区引物序列  
Table 1 Primer sequence of 5' flanking region and CDS region in *FABP3*

引物 Primer	扩增区域 Amplified region	引物序列 (5'-3') Primer sequences	退火温度 Annealing temperature/°C	产物大小 Product length/bp
5'- <i>FABP3</i> -1	356 bp至-460 bp	F: TCAGCCCAAGAGTGAGTTTC R: CCTTCTCTCGAAAGCG	56	817
5'- <i>FABP3</i> -2	-430 bp至-1365 bp	F: TCTGCTGGCTCAAGTTCAGT R: GAGAGGAGAAAAGAACTCACT	58	953
5'- <i>FABP3</i> -3	-1342 bp至-2197 bp	F: TAGGAGTCAACTTTGGTGAGC R: CCAACTGAACTTGAGCCAGCA	59	856
5'- <i>FABP3</i> -4	-2195 bp至-3033 bp	F: CTGGGAACCTCCATATGTCG R: CTAAGCCACAATCTATCACCT	57	849
<i>FABP3</i> -CDS	34 bp至445 bp	F:CCTGTTCTGTCGTCTCTTTCTCA R:TGCCTCTTCTCGTAAGTGCG	60	440

表 2 *FABP3* 基因定量 PCR 引物序列  
Table 2 Primer sequence of *FABP3* for quantitative PCR

基因名称 Gene name	登录号 GeneBank number	引物序列 (5'-3') Primer sequences	退火温度 Annealing temperature/°C	产物大小 Product length/bp
<i>FABP3</i>	NM_001099931.1	F: ATGACCAAGCCTACCACAA R: AAGTTTGCTCCATCCAGT	57	171
<i>GAPDH</i>	NM_001206359.1	F: CACCATCTCCAGGAGCGAG R: CCCTTCAAGTGAGCCCCG	57	120

析、筛选 SNPs 位点。针对筛选的 SNPs 进一步送扩大个体再次进行测序。综合两次测序结果计算各突变位点的基因型频率与基因频率。登录 JASPAR (<http://jaspar.binf.ku.dk/>) 转录因子预测网站进行突变位点转录因子预测。

### 1.6 荧光定量 PCR

以 cDNA 为模板，选取藏猪与大约克猪各 10 个个体进行 RT-qPCR，每个个体设置 3 个重复，反应体系为 20  $\mu$ L。并使用  $2^{-\Delta\Delta ct}$  法计算 *FABP3* 基因在组织中的相对表达量。

### 1.7 统计分析

使用 SPSS 26.0 软件对 *FABP3* 基因 mRNA 相对表达量进行单因素方差分析，测定结果以 *P* 值 (*P* value) 表示；对 *FABP3* 基因的基因型频率和基因频率进行卡方检验。 $P < 0.05$  为差异显著， $P < 0.01$  为差异极显著。

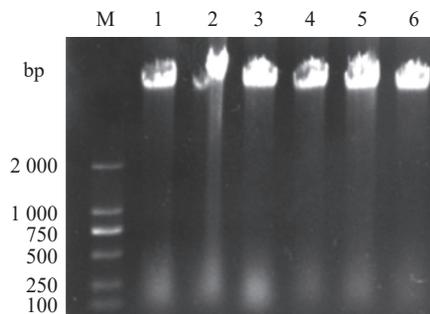
## 2 结果与分析

### 2.1 藏猪与大约克猪组织 DNA 检测

从琼脂糖凝胶电泳检测结果 (图 1) 可以看出，所提 DNA 样品条带比较清晰完整，可以用于后续扩增试验。

### 2.2 *FABP3* 基因 SNPs 筛选

对测序结果分析发现 *FABP3* 基因在 5' 侧翼区共



M: Marker; 1~3 为藏猪; 4~6 为大约克猪。

M: Marker; 1-3: Tibetan pigs; 4-6: Yorkshire pigs.

图 1 DNA 琼脂糖凝胶电泳

Fig. 1 DNA agarose gel electrophoresis

有 2 个突变位点 C-635A 和 T-114C (图 2)。突变位点 C-635A 在藏猪中存在 AA 基因型，在大约克猪中存在 CC、CA 和 AA 基因型，等位基因 A 为优势基因。突变位点 T-114C 在藏猪中存在 TC、CC 基因型，在大约克猪中存在 TT 和 TC 基因型，等位基因 C 为优势基因 (表 3)。藏猪和大约克猪 *FABP3* 基因 CDS 区均未发现突变。

### 2.3 *FABP3* 基因的基因频率与基因型频率

由表 3 可知，*FABP3* 基因的突变位点在藏猪和大约克猪种内均符合哈迪-温伯格平衡定律 ( $P > 0.05$ )。藏猪和大约克猪在 C-635A、T-114C 位点呈极显著差异 ( $P < 0.01$ )。

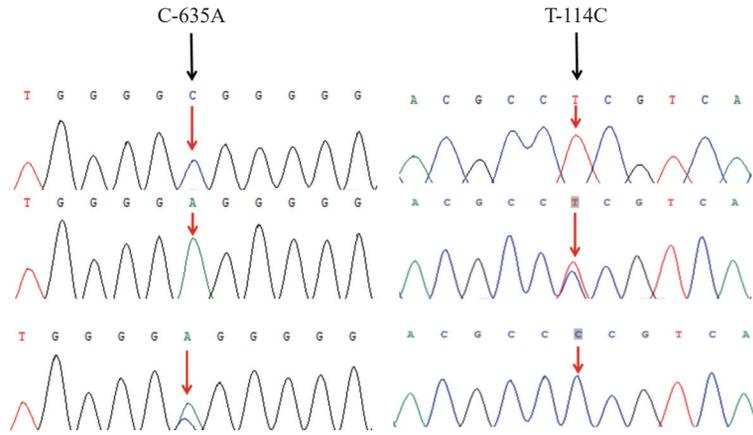


图 2 *FABP3* 基因 SNPs 位点测序峰

Fig. 2 Sequence peak map of *FABP3* mutation site

表 3 *FABP3* 基因 SNPs 位点基因型频率及卡方检验

Table 3 Genotype frequency and chi-square test of SNPs on *FABP3*

位点 Loci	品种 Species	样本量 Sample size	基因型频率 (个体数/频率) Genotype frequency (Individuals/Frequency)			基因频率 Gene frequency		$\chi^2$ 值 Cardinality	P值 P value
			CC	CA	AA	C	A		
C-635A	大约克猪	39	16/0.410	16/0.410	7/0.179	0.615	0.385	0.693	0.707
	藏猪	28	15/0.520	12/0.410	28/1.000	0.000	1.000	0.000	1.000
藏猪 vs 大约克猪			$\chi^2=43.979; P<0.01$						
T-114C	大约克猪	39	33/0.846	6/0.154	0/0	0.923	0.077	0.271	0.873
	藏猪	28	0/0.000	1/0.036	27/0.964	0.018	0.982	0.009	0.995
藏猪 vs 大约克猪			$\chi^2=63.476; P<0.01$						

2.4 转录因子预测

如表 4 所示, 通过对转录因子预测发现 SNPs 位点碱基突变前后有部分转录因子结合位点消失和新转录因子产生。*FABP3* 基因起始密码子上游 3000 bp 区域中存在 2 个 SNPs 位点 (C-635A 和 T-114C), 其中 C-635A 位点上 C 向 A 的突变导致 ARNT2、SUMO2、

RB1、CTCF、SMAD4、LF11、CHD1、SUZ12、YY1 结合位点消失, 并出现了新的转录因子 STAT5B、TCF7L2、TCF12、SREBP1、MYH11、SPI1、TP53、TBX21、HOXA9; T-114C 位点上 T 向 C 的突变导致 E4F1 结合位点消失, 并出现了新的转录因子 HES5、CLOCK、WT1、EP300、THAP11、KLF5。

表 4 *FABP3* 基因 SNPs 位点转录因子预测结果

Table 4 Predicted transcription factors in *FABP3* SNPs

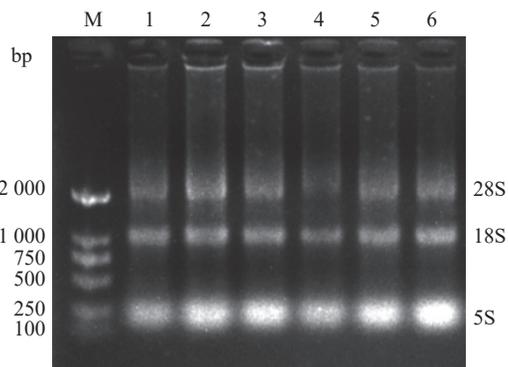
突变位点 Mutation Loci	突变前序列 Pre-mutation	突变后序列 Post-mutation sequence	消失转录因子 Disappearance of transcription factors	新增转录因子 Addition of transcription factors
C-635A	TGGGGCGGGGG	TGGGGAGGGGG	ARNT2、SUMO2、RB1、CTCF、SMAD4、LF11、CHD1、SUZ12、YY1	STAT5B、TCF7L2、TCF12、SREBP1、MYH11、SPI1、TP53、TBX21、HOXA9
T-114C	ACGCCTCGTCA	ACGCCCGTCA	E4F1	HES5、CLOCK、WT1、EP300、THAP11、KLF5

2.5 藏猪与大约克猪组织 RNA 电泳检测

从图 3 可以看出, RNA 电泳图中 28S、18S 和 5S 条带清晰完整, 表明本次提取的 RNA 完整无降解, 满足后续反转录试验要求。

2.6 *FABP3* 基因在不同组织中的 mRNA 表达量

利用 RT-qPCR 技术分别对 *FABP3* 基因在藏猪和大约克猪两猪种肝脏、背脂和背最长肌 3 个组织中的表达水平进行检测 (图 4)。*FABP3* 基因在藏猪的

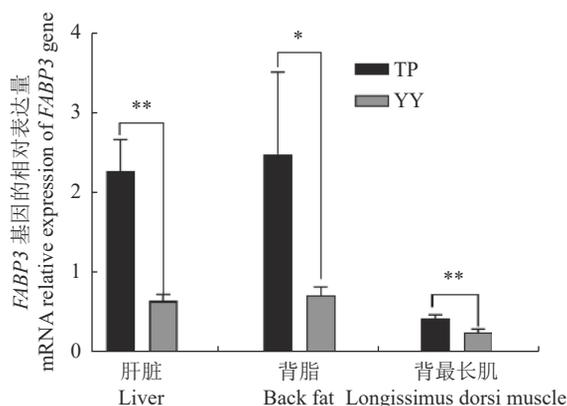


M: Marker; 1~3 分别为藏猪肝脏、背脂、背最长肌组织; 4~6 分别为大约克猪肝脏、背脂、背最长肌组织。

M: Marker; 1-3: Liver, dorsal fat, and longest dorsal muscle tissues of Tibetan pig, respectively; 4-6: liver, dorsal fat, and longest dorsal muscle tissues of Yorkshire pig, respectively.

图 3 组织总 RNA 琼脂糖凝胶电泳

Fig. 3 Agarose gel electrophoresis of total RNA in tissue



TP 为藏猪, YY 为大约克猪; \* 为显著差异 ( $P < 0.05$ ), \*\* 为极显著差异 ( $P < 0.01$ )。

TP: Tibetan pig; YY: Yorkshire pig; \*: significant difference at  $P < 0.05$ ; \*\*: extremely significant difference at  $P < 0.01$ .

图 4 *FABP3* 基因在藏猪、大约克猪肝脏、背脂和背最长肌中的 mRNA 相对表达量

Fig. 4 Relative expressions of *FABP3* in liver, back fat, and longissimus dorsi muscle of TP and YY

肝脏和背最长肌组织中的 mRNA 表达水平极显著高于大约克猪 ( $P < 0.01$ ), 在背脂组织中的 mRNA 表达水平显著高于大约克猪 ( $P < 0.05$ )。

### 3 讨论与结论

本研究在 *FABP3* 基因起始密码子上游 3 kb 区域发现 2 个 SNPs 位点 (C-635A 和 T-114C), 在藏猪和大约克猪中, 这两个 SNP 位点的等位基因频率和基因型频率差异极显著 ( $P < 0.01$ )。后续对 2 个位点突变前后转录因子进行预测, 发现在 C-635A 位点, 当 C 突变为 A 后, 转录因子 CTCF 消失, CTCF

(CCCTC 位点结合蛋白) 在调控动物生长发育过程中发挥重要作用<sup>[24,25]</sup>。肖成等<sup>[26]</sup>在对小寒尾羊的研究中发现 S100 钙结合蛋白 A1 (S100 Calcium Binding Protein A1, S100A1) 的表达量随着脂肪组织中新细胞的增大而出现显著升高, 而 CTCF 可以抑制 S100A1 的活性<sup>[27]</sup>。因此, 推测 CTCF 对脂肪的生成可能起到负调控的作用。当 C 突变为 A 后, 在该位点结合产生新的转录因子——胆固醇调节元件结合蛋白 1 (SREBP1)。SREBP1 是脂肪合成酶的主要调节剂<sup>[28]</sup>, 是控制脂肪合成的关键转录因子, 降低 SPRBP1 的表达可以降低脂肪沉积<sup>[29,30]</sup>。在 T-114C 位点, 当 T 突变为 C, 转录因子 ZnF 蛋白 E4F 转录因子 1 (E4F1) 消失。E4F1 是早期胚胎发育过程中必需的多功能蛋白, 在不同细胞类型增殖中发挥重要作用<sup>[31]</sup>, 包括干细胞。该转录因子可以与 *PARP-1* 基因共同作用来减少前体脂肪细胞的形成<sup>[32]</sup>。当 T 突变为 C 后, 在该位点结合产生新的转录因子 KLF5。CERVANTE 等<sup>[33]</sup>在对山羊前体脂肪细胞的诱导试验中发现, KLF5 在前体脂肪细胞的诱导分化中发挥着正向调控作用。KLF5 (锌指蛋白转录因子 5) 可能调控脂肪细胞的生长和分化<sup>[34,35]</sup>。综上所述, 该位点突变前后转录因子的变化可能对猪脂肪沉积产生影响。

SCHAAP 等<sup>[36]</sup>对小鼠的研究发现, 敲除 *FABP3* 会降低小鼠对脂肪酸的吸收, 使得小鼠体内脂肪量减少。YI 等<sup>[37]</sup>研究发现 *FABP3* 的过表达可以促进莱芜猪前脂肪细胞增殖; CHO K H 等<sup>[38]</sup>通过对 *FABP3* 基因与大约克猪肌肉脂肪含量的相关性研究发现, 该基因与猪肌肉脂肪含量呈正相关。本试验采用 RT-qPCR 技术分别对藏猪和大约克猪的背脂、肝脏和背最长肌 3 个组织中 *FABP3* 基因的表达水平进行检测, 发现在肝脏和背最长肌组织上藏猪 *FABP3* 基因的 mRNA 相对表达量均极显著高于大约克猪; 在背脂组织中, 藏猪 *FABP3* 基因的 mRNA 相对表达量显著高于大约克猪。*FABP3* 基因在藏猪中呈现高表达的趋势, 而藏猪是典型的脂肪沉积型猪种, 肌肉脂肪含量较高, 推测 *FABP3* 基因的高表达是藏猪脂肪能力强以及肌肉脂肪含量高的原因之一, 同时推测 *FABP3* 基因对猪的脂肪沉积有一定正向调控作用。

综上, 藏猪 *FABP3* 基因 5'侧翼区存在的 2 个突变位点 C-635A 和 T-114C 可能是参与脂肪生成和沉积的重要调控位点, *FABP3* 基因的高表达可能正向调控藏猪脂肪沉积并对其肉质产生重要影响。研究结果为后续阐明 *FABP3* 基因在猪脂肪沉积过程中的分子作用机制与分子标记辅助育种提供新思路 and 理论依据。

## 参考文献:

- [1] SCHUMACHER M, DELCURTO-WYFFELS H, THOMSON J, et al. Fat deposition and fat effects on meat quality—a review [J]. *Animals:an Open Access Journal from MDPI*, 2022, 12 (12): 1550.
- [2] VITALI M, DIMAURO C, SIRRI R, et al. Effect of dietary polyunsaturated fatty acid and antioxidant supplementation on the transcriptional level of genes involved in lipid and energy metabolism in swine [J]. *PLoS One*, 2018, 13 (10): e0204869.
- [3] KIM B, MIN Y J, JEONG Y, et al. Comparison of growth performance and related gene expression of muscle and fat from Landrace, Yorkshire, and Duroc and Woori black pigs [J]. *Journal of Animal Science and Technology*, 2023, 65 (1): 160–174.
- [4] LI Q G, TAO Z, SHI L H, et al. Expression and genome polymorphism of *ACSL1* gene in different pig breeds [J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39 (9): 8787–8792.
- [5] GRZES M, SADKOWSKI S, RZEWUSKA K, et al. Pig fatness in relation to *FASN* and *INSIG2* genes polymorphism and their transcript level [J]. *Molecular Biology Reports*, 2016, 43 (5): 381–389.
- [6] LI A N, WU L J, WANG X Y, et al. Tissue expression analysis, cloning and characterization of the 5'-regulatory region of the bovine *FABP3* gene [J]. *Molecular Biology Reports*, 2016, 43 (9): 991–998.
- [7] CHMURZYŃSKA A. The multigene family of fatty acid-binding proteins (FABPs): Function, structure and polymorphism [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2006, 47 (1): 39–48.
- [8] SWEENEY T, O'HALLORAN A M, HAMILL R M, et al. Novel variation in the *FABP3* promoter and its association with fatness traits in pigs [J]. *Meat Science*, 2015, 100: 32–40.
- [9] HONG J, KIM D, CHO K, et al. Effects of genetic variants for the swine *FABP3*, *HMGAI*, *MC4R*, *IGF2*, and *FABP4* genes on fatty acid composition [J]. *Meat Science*, 2015, 110: 46–51.
- [10] WANG L J, LI L, JIANG J, et al. Molecular characterization and different expression patterns of the *FABP* gene family during goat skeletal muscle development [J]. *Molecular Biology Reports*, 2015, 42 (1): 201–207.
- [11] LI B, ZERBY H N, LEE K. Heart fatty acid binding protein is upregulated during porcine adipocyte development [J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85 (7): 1651–1659.
- [12] GERBENS F, VAN ERP A J, HARDERS F L, et al. Effect of genetic variants of the heart fatty acid-binding protein gene on intramuscular fat and performance traits in pigs [J]. *Journal of Animal Science*, 1999, 77 (4): 846–852.
- [13] SERÃO N V L, VERONEZE R, RIBEIRO A M F, et al. Candidate gene expression and intramuscular fat content in pigs [J]. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 2011, 128 (1): 28–34.
- [14] 张敏. *FABP3*对LPS诱导的奶牛乳腺上皮细胞炎症反应的调控及机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- ZHANG M. Effects and mechanism of *FABP3* gene on LPS-induced inflammation response in bovine mammary epithelial cells[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [15] JIANG Y, LIU J L, LIU H T, et al. *miR-381-3p* inhibits intramuscular fat deposition through targeting *FABP3* by ceRNA regulatory network [J]. *Biology*, 2022, 11 (10): 1497.
- [16] CHMURZYŃSKA A, SZYDŁOWSKI M, STACHOWIAK M, et al. Association of a new SNP in promoter region of the porcine *FABP3* gene with fatness traits in a Polish synthetic line [J]. *Animal Biotechnology*, 2007, 18 (1): 37–44.
- [17] BLECHA I M Z, SIQUEIRA F, FERREIRA A B R, et al. Identification and evaluation of polymorphisms in *FABP3* and *FABP4* in beef cattle [J]. *Genetics and Molecular Research:GMR*, 2015, 14 (4): 16353–16363.
- [18] LI X P, KIM S W, CHOI J S, et al. Investigation of porcine *FABP3* and *LEPR* gene polymorphisms and mRNA expression for variation in intramuscular fat content [J]. *Molecular Biology Reports*, 2010, 37 (8): 3931–3939.
- [19] WANG B B, LI P H, ZHOU W D, et al. Association of twelve candidate gene polymorphisms with the intramuscular fat content and average backfat thickness of Chinese suhuai pigs [J]. *Animals:an Open Access Journal from MDPI*, 2019, 9 (11): 858.
- [20] 强巴央宗, 张浩, 纪素玲, 等. 藏猪屠宰性能和肉质测定与分析 [J]. 中国畜牧杂志, 2008, 44 (21): 10–11, 48.
- QIANG B, ZHANG H, JI S L, et al. Determination and analysis of slaughter performance and meat quality of Tibetan pigs [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2008, 44 (21): 10–11, 48. (in Chinese)
- [21] 商鹏, 强巴央宗, 张博, 等. 藏猪选育群屠宰性能和肉质测定分析 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2015 (2): 30–32.
- SHANG P, Qiangbayanzong, ZHANG B, et al. Analysis of the slaughter performance and determination of meat quality in the selective breeding population of Tibetan pigs [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2015 (2): 30–32. (in Chinese)
- [22] 张一君. 微卫星DNA标记与SNP芯片鉴定宁乡猪亲缘关系[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2017.
- ZHANG Y J. Phylogenetic analysis of Ningxiang pig based on microsatellite DNA markers and SNP chip[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [23] 尹杭. 猪BMP7和BMP15基因3'-UTR多态性及其与繁殖性能的关系 [D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- YIN H. Polymorphism of the 3'-UTR of the porcine BMP7 and BMP15 and their association with reproductive performance[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [24] ARZATE-MEJÍA R G, RECILLAS-TARGA F, CORCES V G. Developing in 3D: The role of CTCF in cell differentiation [J]. *Development*, 2018, 145 (6): 137729.
- [25] CARMONA-ALDANA F, ZAMPEDRI C, SUASTE-OLMOS F, et al. CTCF knockout reveals an essential role for this protein during the zebrafish development [J]. *Mechanisms of Development*, 2018, 154: 51–59.
- [26] 肖成, 薛佳佳, 王晶, 等. 小尾寒羊S100A1基因编码区外显子克隆及表达分析 [J]. 中国畜牧杂志, 2021, 57 (5): 82–86.
- XIAO C, XUE J J, WANG J, et al. Cloning and expression analysis of

- exon of S100A1 gene in small tail Han sheep [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2021, 57 (5) : 82–86. (in Chinese)
- [27] ZENG Z, HUANG N N, ZHANG Y D, et al. CTCF inhibits endoplasmic reticulum stress and apoptosis in cardiomyocytes by upregulating RYR2 via inhibiting S100A1 [J]. *Life Sciences*, 2020, 242: 117158.
- [28] LUO D, XIAO H W, DONG J L, et al. B7-H3 regulates lipid metabolism of lung cancer through SREBP1-mediated expression of FASN [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 482 (4) : 1246–1251.
- [29] XU W W, CHEN Q M, JIA Y H, et al. Isolation, characterization, and SREBP1 functional analysis of mammary epithelial cell in buffalo [J]. *Journal of Food Biochemistry*, 2019, 43 (11) : e12997.
- [30] BENGOCHEA-ALONSO M T, ERICSSON J. The phosphorylation-dependent regulation of nuclear SREBP1 during mitosis links lipid metabolism and cell growth [J]. *Cell Cycle*, 2016, 15 (20) : 2753–2765.
- [31] MOISON C, CHAGRAOUI J, CARON M C, et al. Zinc finger protein E4F1 cooperates with PARP-1 and BRG1 to promote DNA double-strand break repair [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118 (11) : e2019408118.
- [32] LIU Z Y, KRAUS W L. Catalytic-independent functions of PARP-1 determine Sox2 pioneer activity at intractable genomic loci [J]. *Molecular Cell*, 2017, 65 (4) : 589–603.e9.
- [33] CERVANTES-CAMACHO C, BELTRÁN-LANGARICA A, OCHOA-URIBE A K, et al. The transient expression of Klf4 and Klf5 during adipogenesis depends on GSK3 $\beta$  activity [J]. *Adipocyte*, 2015, 4 (4) : 248–255.
- [34] WU Q, FU C Y, LI M L, et al. CINP is a novel cofactor of KLF5 required for its role in the promotion of cell proliferation, survival and tumor growth [J]. *International Journal of Cancer*, 2019, 144 (3) : 582–594.
- [35] WANG J, CHU Y F, XU M, et al. miR-21 promotes cell migration and invasion of hepatocellular carcinoma by targeting KLF5 [J]. *Oncology Letters*, 2019, 17 (2) : 2221–2227.
- [36] SCHAAP F G, BINAS B, DANNEBERG H, et al. Impaired long-chain fatty acid utilization by cardiac myocytes isolated from mice lacking the heart-type fatty acid binding protein gene [J]. *Circulation Research*, 1999, 85 (4) : 329–337.
- [37] YI B, WANG J G, WANG S, et al. Overexpression of Banna mini-pig inbred line fatty acid binding protein 3 promotes adipogenesis in 3T3-L1 preadipocytes [J]. *Cell Biology International*, 2014, 38 (8) : 918–923.
- [38] CHO K H, KIM M J, JEON G J, et al. Association of genetic variants for *FABP3* gene with back fat thickness and intramuscular fat content in pig [J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38 (3) : 2161–2166.

(责任编辑：张梅)