

脂肪酸代谢与骨骼肌收缩相关基因 对羊肉品质影响的研究进展

张利霞, 郭月英, 程海星, 王乐, 靳焯*

(内蒙古农业大学食品科学与工程学院, 内蒙古呼和浩特 010018)

摘要:肉质受到多种因素的影响,遗传因素中的基因对肉质的调控起主导作用。脂肪酸代谢和骨骼肌收缩与肉的风味、嫩度和肌纤维的密度存在密切相关性,进而影响肌间脂肪的蓄积、肌肉纤维的发育和肌肉含水率等肉质性状。本文主要对影响脂肪酸代谢的脂素1基因、二乙酰基甘油酰基转移酶1基因、脂肪组织甘油三酯水解酶基因和影响骨骼肌收缩的骨骼肌快速肌钙蛋白基因、原肌球蛋白3基因的功能及其对肉质的调控机理进行介绍,并对基因影响肉质的研究现状进行综述。

关键词:肉质性状,基因,脂肪酸代谢,骨骼肌收缩,羊肉

Progress of fatty acid metabolism and skeletal muscle contraction genes affecting lamb quality

ZHANG Li-xia, GUO Yue-ying, CHENG Hai-xing, WANG Le, JING Ye*

(College of Food Science Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China)

Abstract: Meat traits were effected by many factors, and the genes play an important role in genetic factors. Fatty acid metabolism and skeletal muscle contraction were related with the flavor and tenderness of muscle, diameter and density of muscle fiber which influence accumulation of the intermuscular fat, development of muscle fiber, the moisture of muscle and so on. The function, regulation mechanism and research status on meat quality of qualityfat-1 gene, diethyl diacylglycerol acyltransferase 1 gene, adipose tissue triglyceride hydrolase gene, skeletal muscle troponin fast gene, tropomyosin 3 gene were reviewed in this article.

Key words: meat traits; genes; fatty acid metabolism; skeletal muscle contraction; lamb

中图分类号: TS251.1

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2016)04-0374-04

doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2016.04.067

羊肉肉质细嫩、营养丰富,其脂肪、胆固醇含量低,易于消化吸收,因此一直以来深受广大消费者的喜爱。肉质指标包括:pH、肉色、大理石纹、系水力、嫩度、多汁性、肌肉脂肪含量等。肉质是一个受多种因素影响的综合性状,已有研究表明,遗传因素作为本质因素对肉质具有决定性,其中基因起着关键作用^[1]。肉质性状候选基因对肉质的影响机理大致可以分为两类:一方面是与肌肉的肉质特性和肌肉脂肪酸的代谢过程相关;另一方面是影响骨骼肌本身收缩特性的基因或蛋白质^[2]。近几十年来,随着分子生物学技术的迅速发展,已有很多学者利用基因序列多态分析了羊肉肉质性状相关基因的多态性,并与肉质建立相关性;利用基因表达研究羊不同发育阶段肉质相关基因的表达规律,探究基因对肉质的影响等。目前此类研究大多集中在基因对肌纤维特性及生长发

育的调控等方面,但是关于基因在脂肪酸代谢和骨骼肌收缩对肉质的影响还缺乏系统的研究和概述,尤其在羊肉肉质的研究上甚少。本文主要对影响脂肪酸代谢的脂素1基因、二乙酰基甘油酰基转移酶1基因、脂肪组织甘油三酯水解酶基因与参与肌肉收缩特性的骨骼肌快速肌钙蛋白基因和原肌球蛋白3基因对肉质的调控机理和研究现状做简要的概述,以期从脂肪酸代谢和骨骼肌收缩方面,利用分子手段来改善羊肉品质,为羊优质品种选育提供有效信息。

1 影响脂肪酸代谢的基因

1.1 脂素1基因(LPIN1)

脂素基因(LPIN)也称磷脂酸磷酸水解酶(Lipid phosphate phosphohydrolase)基因,被认为是目前发现的第一个能够对机体脂肪代谢进行双向调控的基因家族^[3]。在哺乳动物中,该基因家族包含LPIN 1、

收稿日期:2015-06-10

作者简介:张利霞(1992-),女,硕士研究生,研究方向:食品质量与安全性,E-mail:18847164886@163.com。

*通讯作者:靳焯(1964-),男,博士,教授,研究方向:畜产品加工安全方向,E-mail:jinyeyc@sohu.com。

基金项目:国家自然科学基金项目(31360393)。

LPIN 2和LPIN 3,三个基因在不同组织中的表达具有差异性,但是发挥相似的功能^[4],主要包括两方面:一是作为磷脂酸磷酸酶促进甘油三酯、磷脂合成;二是作为转录协同刺激因子联系肝过氧化物酶体增殖物活化受体 γ (PPAR γ)、协同刺激因子1 α (PGC1 α)和PPAR α ,调控参与脂肪酸代谢过程和脂肪合成基因的表达。因此,LPIN基因编码的Lipin蛋白在脂质合成和基因表达方面发挥双重功效。目前已证实哺乳动物Lipin1、Lipin2和Lipin3蛋白是Mg²⁺依赖性的PAP1(磷脂酸磷酸酶1)酶,并以PAP1活性在甘油脂肪的生物合成过程中对其的催化起主导作用。

磷脂酸磷酸水解酶1(Lipid phosphate phosphohydrolase 1)基因是脂素基因(LPIN)家族的基本成员,其编码的产物为脂素1(Lipin1)蛋白,Lipin1蛋白有两种分子结构Lipin1- α 和Lipin1- β ,Lipin1- α 主要分布在核内,表达于前体脂肪细胞,为脂肪细胞分化所需;Lipin1- β 则分布在胞浆内,主要表达于成熟脂肪细胞中^[5]。该基因首先是由Pterfy等对脂肪肝营养不良(FLD)小鼠突变体进行候选位置克隆时所发现^[6]。LPIN1基因在不同动物中表达具有差异性,主要在肝脏、脾脏、骨骼肌和脂肪组织中高度表达,在心脏、肺和肾脏中低表达^[7]。LPIN1基因编码的Lipin1蛋白在动物体内的脂类代谢及神经传导中起着关键作用,LPIN1基因的不表达、正常表达、过量表达均能够导致脂肪沉积的剧烈变化,因此LPIN1基因被确定为调控脂肪细胞分化与脂类代谢过程的关键基因^[8]。

魏琳琳等通过克隆绵羊的LPIN1基因发现在所研究的脂肪组织中(大网膜、小网膜、肠系膜、腹膜后、皮下、肾周和尾部脂肪中)LPIN1 mRNA都表达,并且在肾周脂肪中表达最高,肠系膜脂肪中表达最低,品种、组织和月龄对该基因的表达均有着显著影响^[9]。戈新等采用聚合酶链式反应——限制性片段长度多态性(PCR-RFLP)技术检测发现猪LPIN1基因第2外显子处发生C-T突变并存在CC、TC和TT 3种基因型,不同基因型在群体间的分布差异极显著($p < 0.01$)^[10]。卫利选等研究发现黄牛LPIN1基因存在多态位点,分别与秦川牛的胸深、胸围、背膘厚、眼肌面积和大理石花纹评分等肉质性状有显著的相关性^[11]。研究得出,LPIN1基因直接参与并间接调节脂肪代谢,对羊肉质性状的遗传改良具有重要意义。目前关于LPIN 1基因的研究在人、鼠上比较多,关于其与羊肉质之间的关系还未见报道。

1.2 二乙酰基甘油酰基转移酶1基因(DGAT1)

二乙酰基甘油酰基转移酶(Acyl CoA:diacylglycerol acyltransferase, DGAT)是一种微粒体酶,该酶与脂肪代谢及脂类沉积有密切关系,它能够催化甘油二酯与酰基辅酶A共价结合,形成甘油三酯,是甘油三酯合成过程的限速酶。目前,根据DGAT基因结构的差异,分为四种亚型:DGAT1、DGAT2、双功能酶基因(蜡酯合成酶/二乙酰基甘油酰基转移酶:WS/DGAT)和胞质内二乙酰基甘油酰基转移酶(CytoDGAT)基因。DGAT1属于酰基辅酶A胆固醇酰基转移酶基因家族(ACAT),DGAT2则属于单酰基甘油酰基转移酶基因家

族(MGAT),二者在哺乳动物所有组织中广泛表达,但是他们的蛋白序列不相同,因此生理生化功能也有着很大的差别^[12]。WS/DGAT和CytoDGAT是近年发现的新类型,目前相关性研究较少。

二乙酰基甘油酰基转移酶1是由DGAT1基因编码的一种约含500个氨基酸的蛋白质。它能够催化甘油二酯和脂肪酰基辅酶A合成甘油三酯,在甘油三酯合成过程中催化最后一步反应,在整个反应过程中发挥重要作用。哺乳动物体内,DGAT1基因主要在脂肪组织、小肠和骨骼肌中表达。研究显示,DGAT1基因在睾丸、肾脏、肋间肉中高度表达,在背膘、心脏、胰脏、肝脏、肩肉中中度表达,在其余组织中表达相对较低^[13]。相关研究得出,伴随着大鼠运动时肌肉细胞对甘油三酯需求量的增加,DGAT1在骨骼肌中表达量显著上升,因此,可把它作为影响骨骼肌脂肪酸代谢过程的主要候选基因。

王国富等研究发现,DGAT1在不同组织之间的表达差异显著($p < 0.05$),且与背膘厚度呈显著相关性($p < 0.05$)^[14]。Jeong等研究表明,DGAT1基因表达水平与背最长肌的肌内脂肪含量呈显著正相关($p < 0.05$)^[15]。徐秋良等在绵羊群体当中发现DGAT1基因17外显子第1461 bp处检测到一个T-C置换突变,该突变位点对绵羊个体的背最长肌剪切力、失水率、大理石评分和肌内脂肪(IMF)含量有显著的影响($p < 0.05$)^[2]。Anton等研究发现公牛DGAT1基因AA基因型与其他基因型相比肌内脂肪含量相对较高,表明DGAT1基因可能与肉质有着一定的相关性^[16]。Curi与Cui等的研究都证实了DGAT1基因与背膘厚都有相关性^[17-18]。目前关于DGAT1基因的研究大多都集中在牛奶乳脂率和脂肪沉积上,其在生长发育和肉质性状等的形成中发挥着重要的生物学功能,但是在羊的研究上目前报道相对较少。

1.3 脂肪组织甘油三酯水解酶基因(ATGL)

脂肪甘油三酯水解酶(ATGL)是由Zimmermann等和Jenkins等于2004年同时发现的一种新的甘油三酯水解酶^[19-20]。ATGL能够特异性的分解甘油三酯,将其转化为甘油二酯和游离脂肪酸,主要在甘油三酯水解的起始步骤起催化作用,是脂肪组织和其他组织中TG水解过程的限速酶^[21]。ATGL作为一种与激素敏感脂肪酶(HSL)相关的脂肪代谢酶,其表达同样受到体内一些参与脂肪代谢的重要调控因子的调节,如糖皮质激素、肾上腺素和胰高血糖素,都能够一定程度上调节脂肪组织中ATGL基因的表达,促进脂肪分解。ATGL充分发挥脂解作用需要一个辅激活因子蛋白CGI-58的参与,然而对于其如何刺激ATGL活性的分子机制还属未知^[22]。研究表明ATGL基因主要在脂肪组织中表达,但在同一组织中,不同品种间的表达具有差异性。最近研究显示,肌肉组织中ATGL基因在氧化型肌纤维中特异性表达,在肌肉组织对肌内脂肪酸的利用、沉积和分解过程中具有重要作用,是肌肉中甘油三酯代谢及沉积的决定因素之一^[23]。ATGL作为一种参与脂肪分解的脂肪酶基因,在脂肪分解代谢过程中发挥着极其重要的作用,是影响肉

质性的重要候选基因。

刘文彦等采用RT-PCR(逆转录-聚合酶链式反应)和RACE(cDNA末端快速扩增)技术,研究发现10月龄广灵大尾羊不同性别ATGL基因在各组织间的表达具有差异性,公羊中ATGL mRNA在心脏中表达量最高,肝脏和脂肪次之,胃最低,其余组织居中;而在母羊中,脂肪中表达最高,心脏次之,肠表达最低^[24]。滕炎玲等采用RT-PCR和RACE技术,分离并克隆了西农萨能奶山羊ATGL基因的cDNA序列,检测了该基因在山羊各组织中的表达情况,并发现在所检测的十二个组织中ATGL基因在皮下脂肪组织中表达量最高,并且远远高于其他组织,在心脏组织中的表达量最低^[25]。Li等研究发现ATGL mRNA在山羊皮下脂肪组织中高表达^[26]。目前对于ATGL调控机制与脂肪代谢关系的研究才刚刚起步,ATGL同时具有分解和合成脂肪的能力,对于其是如何调控的,以及调节ATGL mRNA表达水平的激素是如何影响其表达过程的,都有待于进一步研究。

2 影响骨骼肌本身收缩特性的基因

2.1 骨骼肌快速肌钙蛋白基因(TNNC2)

骨骼肌收缩系统位于肌肉的细肌丝内,该系统主要包括钙蛋白酶复合体(Tropinon, Tn)、纤维蛋白原(Tropomyosin, Tm)和肌动蛋白(Actin)。钙蛋白酶复合体(Troponin, Tn)属于钙离子结合蛋白多基因家族的成员,在肌肉收缩时起关键作用,并影响到家畜肉质性状,由肌钙蛋白C(TnC)、肌钙蛋白I(TnI)和肌钙蛋白T(TnT)三种亚基组成。TnC含有钙离子结合位点,TnI是肌肉收缩抑制型亚基,TnT则负责联接TnC和Tm^[27]。这三个亚单位与肌球蛋白构成复合体,共同调节肌肉的收缩与舒张。

TnC有两种异构型分别是慢速骨骼肌肌钙蛋白(Troponin C1, TNNC1)和快速骨骼肌肌钙蛋白(Troponin C2, TNNC2),TNNC1主要调控骨骼肌慢肌和心肌收缩,TNNC2调控骨骼肌快肌收缩^[28]。相关研究表明,骨骼肌的收缩能够影响肌蛋白的生成、肌纤维粗度、肌纤维密度,从而可能影响家畜肌肉纤维的发育和肌间脂肪蓄积、肌肉含水率、剪切力等肉质性状。TNNC2作为肌钙蛋白C的一种亚型,在肌肉收缩时发挥重要的作用,主要表达于肌细胞分化和骨骼肌生长过程中,能够直接调控骨骼肌快肌的收缩,因而对家畜肉质性状有很重要的影响。

徐秋良先后研究了TNNC2基因与肉质的相关性,2008年在绵羊群体当中检测到TNNC2基因第一内含子第7 bp处一个T碱基缺失,并命名为D等位基因,胴体重、背最长肌滴水损失、剪切力值、大理石纹评分和pH在不同等位基因型(TT, TD, DD)个体间均存在显著性差异($p < 0.01$),证明TNNC2为骨骼肌表达优势基因。TNNC2基因在背最长肌表达量随绵羊日龄增长显著升高($p < 0.01$)^[2]。2015年研究滩羊发现,DD和TD基因型个体背最长肌TNNC2相对表达量极显著高于TT基因型个体($p < 0.01$)^[29]。陈浩林等用荧光定量PCR分析发现天府肉羊TNNC2基因在快肌(眼肌,股大肌)是高表达组织,极显著高于心脏、肝

脏、肺、肾等组织($p < 0.01$)^[30]。说明TNNC2基因可以作为研究肉质性状的重要候选基因。

2.2 原肌球蛋白3基因(TPM3)

原肌球蛋白(TPM)是一种二聚体卷曲螺旋蛋白,是骨骼肌组织中的基本结构蛋白之一,在肌肉收缩过程中扮演重要的角色,与肌钙蛋白和肌动蛋白相互作用,共同调节骨骼肌的收缩和稳定肌动蛋白丝^[31]。TM具有高度保守性,广泛分布于各种肌肉组织中,如骨骼肌、心肌和平滑肌以及多种非肌肉细胞^[32]。研究发现,在肌肉收缩过程中,TM与肌钙蛋白结合,进一步协调肌动蛋白中细丝与粗丝之间的关系来控制肌肉的收缩^[33]。在脊椎动物体中,TPM由4种基因编码:TPM1(α -TM, α -Tmfast)、TPM2(β -TM)、TPM3(γ -TM, α -Tmslow)和TPM4,每个基因又可以通过选择性剪切产生多种异构体,因此动物机体实际存在的TM远远超过4种^[34-35]。

TPM3作为肌肉收缩过程中重要的调节蛋白质之一,由于与鸡慢收缩骨骼肌TM有同源性而被认为是慢收缩骨骼肌 α -TM^[36]。TPM3基因作为其编码基因在骨骼肌组织中能够特异性表达,而在心肌和平滑肌组织中表达量很低。目前对TPM3基因在骨骼肌中的相对含量还没有完全确定^[37]。

叶保国等研究发现TPM3基因在北京鸭和淮南麻鸭胸肌组织中有表达,并在2周龄淮南麻鸭胸肌组织中的表达量与6周龄和8周龄相比显著降低($p < 0.05$),从出壳当天到8周龄时,TPM3基因在北京鸭胸肌组织中的表达量与淮南麻鸭胸肌组织中的表达量相比有升高的趋势^[38]。谢水华等提到TPM3基因mRNA在蓝塘猪背最长肌中表达量高于杜洛克^[39]。Oe等研究也发现TPM3在牛的骨骼肌中有表达^[31]。因此证实TPM3与肉质性状有一定的关联性。

3 结论与展望

LPIN1、DGAT1、ATGL、TNNC2和TPM3基因在脂肪代谢与沉积、肌纤维发育方面均发挥着重要作用。脂肪酸代谢对羊肉风味与嫩度有着重要的影响,骨骼肌收缩对肌纤维的组成与密度有着密切的联系,而肌纤维的特性与肉的剪切率、大理石纹、系水率等肉质指标又直接相关,同时,脂肪酸代谢和骨骼肌收缩都由一系列的基因编码和调控,所以探究这些基因具有深远的意义。

目前尽管对这些基因结构和表达调控规律有了一些认识,大部分都集中在预防与治疗疾病等的研究上,具体对肉质的调控机理和分子机制以及多个基因之间相互作用对肉质的调控还不是十分明确,尤其对羊肉质的调控研究报道较少。因此进一步由分子和细胞水平入手,从机理上探究这些基因及多基因相互作用对肉质的调控机制,为改善羊肉食用品质和遗传改良提供理论依据和更为广阔的思路,值得进一步探究。

参考文献

[1] Lefaucheur L. A second look into fibre typing-relation to meat quality[J]. Meat Science, 2010, 84(2): 257-270.

- [2] 徐秋良. 绵羊三个肉质性状候选基因的序列特征, 多态性及发育性表达规律研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [3] 牛茂源. LPIN1基因多态性与奶牛脂肪肝的相关性分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [4] Csaki L S, Dwyer J R, Li X, et al. Lipin-1 and lipin-3 together determine adiposity *in vivo*[J]. *Molecular Metabolism*, 2014, 3(2): 145-154.
- [5] Li S, Chen W, Kang X, et al. Distinct tissue expression profiles of chicken Lpin1- α/β isoforms and the effect of the variation on muscle fiber traits[J]. *Gene*, 2013, 515(2): 281-290.
- [6] Péterfy M, Phan J, Xu P, et al. Lipodystrophy in the fld mouse results from mutation of a new gene encoding a nuclear protein, lipin[J]. *Nature Genetics*, 2001, 27(1): 121-124.
- [7] He X P, Xu X W, Zhao S H, et al. Investigation of LPIN1 as a candidate gene for fat deposition in pigs[J]. *Mol Biol Rep*, 2009, 36(5): 1175-1180.
- [8] Zhang S P, Li S Y, Chen W, et al. A single-nucleotide polymorphism in the 3' untranslated region of the LPIN1 gene and association analysis with performance traits in chicken[J]. *British Poultry Science*, 2013, 54(3): 312-318.
- [9] 魏琳琳, 高晋生, 王景霖, 等. 绵羊LPIN1基因的克隆和mRNA表达研究[J]. *畜牧兽医学报*, 2013, 44(9): 1371-1379.
- [10] 戈新, 邢晋祎, 刘忠琛, 等. 6个猪群Lpin1基因多态性分析[J]. *西南农业学报*, 2011, 24(1): 301-304.
- [11] 卫利选, 常振华, 何诚, 等. LPIN1基因多态性与黄牛经济性状的关联研究[J]. *西北农业学报*, 2012, 21(1): 11-15.
- [12] 国欣, 柳蓓蓓, 马族啸, 等. 二酰基甘油酰基转移酶1抑制剂的研究进展[J]. *中国药物化学杂志*, 2014, 24(2): 157-164.
- [13] 杨具田, 臧荣鑫, 徐红伟, 等. 甘南藏系绵羊DGAT1基因16-17外显子多态性分析[J]. *畜牧兽医学报*, 2011, 42(6): 875-879.
- [14] 王国富, 吴慧光, 孙国权, 等. 中国西门塔尔牛DGAT1和DGAT2基因组织表达谱及其在脂肪组织中的表达与背膘厚的关联分析[J]. *华北农学报*, 2012, 27(5): 60-64.
- [15] Jeong J, Kwon E G, Im S K, et al. Expression of fat deposition and fat removal genes is associated with intramuscular fat content in longissimus dorsi muscle of Korean cattle steer[J]. *J Anim Sci*, 2012, 20: 2044-2053.
- [16] Anton I, Kovács K, Holló G, et al. Effect of leptin, DGAT1 and TG gene polymorphisms on the intramuscular fat of Angus cattle in Hungary[J]. *Livestock Science*, 2011, 135(2): 300-303.
- [17] Curi R A, Chardulo L A L, Arrigoni M D B, et al. Associations between LEP, DGAT1 and FABP4 gene polymorphisms and carcass and meat traits in Nelore and crossbred beef cattle[J]. *Livestock Science*, 2011, 135(2): 244-250.
- [18] Cui J X, Zeng Y Q, Wang H, et al. The effects of DGAT1 and DGAT2 mRNA expression on fat deposition in fatty and lean breeds of pig[J]. *Livestock Science*, 2011, 140(1): 292-296.
- [19] Zimmermann R, Strauss J G, Haemmerle G, et al. Fat mobilization in adipose tissue is promoted by adipose triglyceride lipase[J]. *Science*, 2004, 306(5700): 1383-1386.
- [20] Jenkins C M, Mancuso D J, Yan W, et al. Identification, cloning, expression, and purification of three novel human calcium independent phospholipase A2 family members possessing triacylglycerol lipase and acylglycerol transacylase activities[J]. *J Biol Chem*, 2004, 279(47): 48968-48975.
- [21] Bong J J, Jeong J Y, Rajasekar P, et al. Differential expression of genes associated with lipid metabolism in longissimus dorsi of Korean bulls and steers[J]. *Meat Science*, 2012, 91(3): 284-293.
- [22] Nagy H M, Paar M, Heier C, et al. Adipose triglyceride lipase activity is inhibited by long-chain acyl-coenzyme A[J]. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*, 2014, 1841(4): 588-594.
- [23] Jocken J W E, Smit E, Goossens G H, et al. Adipose triglyceride lipase(ATGL) expression in human skeletal muscle is type I (oxidative) fiber specific[J]. *Histochemistry and Cell Biology*, 2008, 129(4): 535-538.
- [24] 刘文彦. 绵羊ATGL基因克隆, 遗传变异和表达的研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2014.
- [25] 滕炎玲. 西农萨能奶山羊ATGL与HSL基因的cDNA克隆, 序列分析与表达研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [26] Li J, Luo J, Wang H, et al. Adipose triglyceride lipase regulates lipid metabolism in dairy goat mammary epithelial cells[J]. *Gene*, 2015, 554(1): 125-130.
- [27] Li Y, Chen Y, Li J, et al. Molecular characterization, expression profile and polymorphisms of the porcine TNNC2 gene[J]. *Hereditas*, 2008, 145(6): 274-282.
- [28] Farah C S, Reinach F C. The troponin complex and regulation of muscle contraction[J]. *The FASEB Journal*, 1995, 9(9): 755-767.
- [29] 徐秋良, 崔锦, 朱宽佑, 等. 不同TNNC2基因型滩羊骨骼肌中TNNC2的表达量分析[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2015(2): 13.
- [30] 陈浩林. 天府肉羊TNNC1, TNNC2, TNNT3基因克隆及其组织表达测定[D]. 雅安: 四川农业大学, 2012.
- [31] Oe M, Ohnishi-Kameyama M, Nakajima I, et al. Muscle type specific expression of tropomyosin isoforms in bovine skeletal muscles[J]. *Meat Science*, 2007, 75(4): 558-563.
- [32] Lees-Miller J P, Helfman D M. The molecular basis for tropomyosin isoform diversity[J]. *Bioessays*, 1991, 13(9): 429-437.
- [33] 梁如意, 李岩, 唐中林, 等. TPM1基因在猪背最长肌生长发育过程中的动态表达[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(11): 2267-2272.
- [34] Vrhovski B, Thézé N, Thiébaud P. Structure and evolution of tropomyosin genes[M]. *Tropomyosin*. Springer New York, 2008: 6-26.
- [35] 崔静, 李太武, 苏秀榕, 等. 南移养殖的刺参(*Apostichopus japonicus*)cDNA文库的构建及原肌球蛋白基因的研究[J]. *海洋与湖沼*, 2010(6): 850-856.
- [36] 杨静娴, 林原. 原肌球蛋白的分子生物学研究进展[J]. *大连医科大学学报*, 2004, 26(2): 144-147.
- [37] Pieples K, Wiczorek D F. Tropomyosin 3 increases striated muscle isoform diversity[J]. *Biochemistry*, 2000, 39(28): 8291-8297.
- [38] 叶保国, 张小辉, 徐铁山. 北京鸭和淮南麻鸭胸肌发育过程TPM1和TPM3基因的表达变化研究[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2014, 19: 22.
- [39] 谢水华, 李加琪, 朱良瑞, 等. 猪TPM3基因内含子1的序列分析[C]. 第十次全国畜禽遗传标记研讨会论文集, 2006.