

猪背最长肌 *PPAR γ 2* 基因 Bsr1 位点多态性与肉质关系的研究

朱 云¹,金邦荃¹,龚 兰¹,章熙霞²,袁永刚²,周 鑫¹,徐小波³

(1. 南京师范大学食品科学与营养系,江苏 南京 210023)
(2. 南京市畜牧家禽科学研究所,江苏 南京 210036)
(3. 江苏省农业科学院畜牧研究所,江苏 南京 210014)

[摘要] 采用 RT-PCR、PCR-RFLP 及测序技术,对山猪等背最长肌(LD)的品质及 *PPAR γ 2* 基因表达量和第一启动子 Bsr1 位点多态性进行研究. 结果表明,LD 上 *PPAR γ 2* 基因表达量较低,且与肌内脂肪(IMF)呈弱相关($R=0.22$). 对 *PPAR γ 2* Bsr1 位点多态性研究发现,该位点可产生 G/A 突变,形成 b、Bb 和 B 型 3 种基因型. 山猪 LD *PPAR γ 2* Bsr1 位点包含 3 种基因型,二元杂交后 b 型比例下降,三元杂交会出现 b 型缺失. 同时发现,长白和大约克 LD b 型不表达,长白猪仅有 B 型,而申农 1 号除 B 型外 Bb 型高表达,提示瘦肉猪定向选育过程中可能会使 b 型逐渐丢失或表达关闭,从而不利于脂肪细胞的增生. 以 *PPAR γ 2* 基因型为主效因素与肉质性状拟合建立 GLM 模型,不同基因型间猪 LD 剪切力和 IMF 存在显著差异($P<0.05$). b 型的高表达有利于脂肪细胞分化和增生,故可维系较高的 IMF 和较好的肌肉嫩度,提示其可作为优质肉的目标基因.

[关键词] *PPAR γ 2*, Bsr1 位点,多态性,肉质性状,猪

[中图分类号] S813.1 [文献标志码] A [文章编号] 1001-4616(2013)03-0081-06

Association of *PPAR γ 2* Bsr1 Locus Polymorphism in Longissimus Dorsi With Meat Quality Traits in Swine

Zhu Yun¹, Jin Bangquan¹, Gong Lan¹, Zhang Xixia², Yuan Yonggang², Zhou Xin¹, Xu Xiaobo³

(1. Department of Food Science and Nutrition, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)
(2. Institute of Animal Husbandry and Poultry Science of Nanjing, Nanjing 210036, China)
(3. Institute of Animal Science, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Longissimus dorsi (LD) in swine (7 breeds), was used to study *PPAR γ 2* gene and its Bsr1 locus (located in *PPAR γ 2* promoter 1) polymorphism with meat quality traits via RT-PCR, PCR-RFLP and sequencing technology. The result showed that the expression of *PPAR γ 2* was low in swine LD. Its correlation with intramuscular fat was weak ($R=0.22$). It was also found that the base G in wild type b (CCAGT) was replaced by A. b type of Bsr1 locus would be changed to B type (CCAAT) thus it formed b, Bb and B type. Shanzhu LD had 3 genotypes, while its crossbreds had a low frequency of b type or even no b type. We also noticed that there was a high frequency of Bb type expressed in Shennong 1 and no b type in Landrace and Yorkshire. GLM model was used to analyze the association of genotypes (as a major factor) with meat quality traits. It was indicated that genotypes of *PPAR γ 2* Bsr1 locus were correlated with the shear force of meat and intramuscular fat, significantly ($P<0.05$). This suggested that the high expression of b type contributed to adipose differentiation, deposition and appropriate for meat tenderness. It also means that *PPAR γ 2* gene can be the meat target gene.

Key words: *PPAR γ 2*, Bsr1 locus, polymorphism, meat quality traits, swine

山猪是我国的优良地方猪种,具有较高的产肉率和优良的肉质. 引进的外来猪种多为瘦肉型,生长快,产肉率高. 将山猪与外来猪杂交,不但提高产肉率,而且可有效保留我国猪种优良肉质性状,改善猪肉的多

收稿日期:2013-05-07.
基金项目:江苏省农业科技创新基金(CX(11)1301).
通讯联系人:金邦荃,教授,研究方向:食品肉品学. E-mail:jinbangquan@njnu.edu.cn

汁性状和风味.

有研究指出,PPARs(Peroxisome proliferation-active receptors)属于核激素受体超家族,可分为 α 、 β 、 γ 3 种亚型,其中 PPAR γ 在脂质代谢调控中起到重要的作用,可促进脂肪细胞的分化^[1,2]. 由于拼接方式和启动子的不同,PPAR γ 又可分为 PPAR γ 1 和 PPAR γ 2. PPAR γ 2 是诱导脂肪细胞分化的特异性转录因子,仅在脂肪组织中专一表达,并参与细胞脂类代谢的调控^[3,4]. 研究发现 PPAR γ 2 基因存在多个 SNPs,在猪群体内,于其启动子区和编码区分别发现多处突变. 其中编码区第 175 个碱基处存在 A175G 突变,A/G 置换直接导致 Met59Val,由此形成 Bsr-PCR-RFLP 多态性. 该位点的多态性形成了不同基因型,而不同基因型对脂肪相关性状的表达有影响^[5-7].

鉴于此,本文以山猪等其他品种及其杂交组合的背最长肌为材料,研究其 PPAR γ 2 基因的相对表达量及 Bsr1 位点的多态性与肉质的关系,试图探讨 PPAR γ 2 基因及其 Bsr1 基因型对肉质的影响.

1 材料与方法

1.1 猪肉采集与处理

肉样来自山猪、长白、大约克、申农 1 号及山猪杂交组合(分别与杜洛克\巴克夏猪杂交形成杜山、杜杜山、巴山),共 7 组 71 头,于南京市畜牧与家禽科技研究所浦口石桥基地养殖. 现场采用电击方法屠宰,取左胴体背最长肌(Longissimus dorsi,LD),剔除周边结缔组织和脂肪组织,分割成小块包装,置于-196℃液氮中速冻,带回实验室于-80℃保存,待测 PPAR γ 2 基因^[3].

1.2 背最长肌大理石纹、肌内脂肪和剪切力

评定宰后 1h 的猪背最长肌大理石纹(标准板 NPPC in USA);24 h 内检测生猪背最长肌的剪切力(C-LM3 型嫩度仪),肉样为顺着肌纤维纹理 1 cm³ 大小(肉品取样器取样);其余肉样剁碎烘干备用,待测肌内脂肪含量(索氏抽提法)^[3].

1.3 背最长肌 PPAR γ 2 基因及 Bsr1 位点多态性

1.3.1 PPAR γ 2 总 RNA 与 cDNA 的制备与表达

运用 Trizol 法,提取背最长肌总 RNA. 限定扩增温度、时间和循环数并以 β -actin 为内参;将背最长肌 PPAR γ mRNA 逆转录为 cDNA,进行扩增和表达. 其中 PPAR γ 2 基因登录号:AJ006757.

其中 PPAR γ 2 引物为:上游:5'-ATGGTTGACACCGAGATGCCG-3'

下游:5'-TGCTACTGAGAGATTAATC-3'^[7];

β -actin 引物为:上游:5'-CGGGACCTGACCGACTACCT-3'

下游:5'-GGCCGTGATCTCCTTCTGC-3'(内参).

RT-PCR 总反应体积为 15 μ L:0.5 μ L cDNA、0.3 μ L 2.5 mmol/L dNTP Mixture、1.2 μ L 2.5 mmol/L MgCl₂、1.5 μ L 10 \times Taq Buffer、11 μ L RNase free H₂O、0.1 μ L 5 U/ μ L Taq 酶、50 pmol/ μ L PPAR γ 2 和 β -actin 上下游引物各 0.2 μ L.

反应体系采用梯度退火扩增,预变性条件为 95℃ 5 min;95℃ 变性 30 s,68℃ 退火 45 s,72℃ 延伸 60 s,20 个循环,梯度退火温度 0.5℃;95℃ 变性 30 s,58℃ 退火 30 s,72℃ 延伸 40 s,20 个循环;72℃ 条件下,延伸 6 min. 将扩增产物进行 3% 琼脂糖凝胶电泳,成像并半定量^[7].

1.3.2 PPAR γ 2 Bsr1 位点酶切

对上述扩增产物酶切,10 μ L PCR 产物、1.5 μ L 10 \times Buffer R、3.5 μ L ddH₂O 和 0.1 μ L 10 U/ μ L Bsr1 酶(上海生工生物),共计 15 μ L. 酶切产物于 37℃ 过夜,3% 琼脂糖凝胶电泳,成像并定性^[7].

1.3.3 扩增产物测序

在 ABI3073XL 测序仪上,采用双脱氧链末端合成终止法(Sanger 法)对 PPAR γ 2 扩增产物测序.

1.4 数据处理与统计学分析

运用 Quantity one 软件计算 cDNA 相对表达量,SPSS17.0 (IS-BN7-980009-06-1)对所有采集数据进行 GLM 单标记方差分析,建立主效因素相关性公式,公式 $Y_{ijk} = \mu + G_i + X_j + S_k + e_{ijkm}$ (Y_{ijk} 表型值、 μ 表型值平均值、 G_i 基因型、 X_j 猪种、 S_k 性别和 e_{ijkm} 残差)^[8,9]. 全文均采用 $\bar{X} \pm SD$ 表示.

2 结果与分析

2.1 肉质表现性状

肉品表现性状中最受人们关注的主要是肉质嫩度和肉品的风味、多态性. 生鲜肉剪切力可直接反映猪肉嫩度^[10]. 而肉品的风味和多汁性受肌内脂肪和肌间结缔组织影响,直接评价的方法较为复杂,而通过测定肌内脂肪(IMF)和大理石纹(综合反映 IMF 及肌间结缔组织分布)则相对简便,并可从一定程度上反映出肉品的风味和多汁性的情况.

测定结果显示,7 组猪的 LD 剪切力平均为(2. 28±0. 73) kg,其中山猪的最小,为(2. 07±0. 57) kg ($P<0.05$). 除山猪外,其他 6 组 LD 剪切力处于同一水平. 山猪的背最长肌嫩度优于外来品种和杂交培育品种,同时发现杜山杂交组合的 LD 剪切力也较小,故嫩度也较理想,提示杜山杂交有利于山猪优质肉性状的遗传和表达.

大理石纹 7 组平均值为(2. 79±0. 72),其中山猪评分最高为(3. 75±0. 35) ($P<0.01$),申农 1 号最低为(1. 83±0. 82). 不同品种和杂交组合猪的背最长肌的 IMF 测定显示,7 组猪的平均值为(2. 55 ± 0. 94)%,其中山猪和巴山 IMF 含量最高,分别为(2. 90±0. 73)%和(2. 98±0. 48)% ($P<0.01$);而申农 1 号的 IMF 含量最低,为(1. 42±0. 55)%. 采用山猪与外来猪种-杜洛克杂交,将山猪骨骼肌高 IMF 含量的优良肉表现性状延续到杂交后代,表现出 IMF 相对丰富,带来较好的风味和多汁性;而将山猪与巴克夏杂交,也见到杂交后代 LD 中 IMF 含量与山猪持平. 进一步分析 IMF 和大理石纹的评分,两者在不同品种柱形图中有类似的趋势. 而 IMF 与剪切力则有相反的趋势:高 IMF 含量的猪肉其剪切力反而小(图 1).

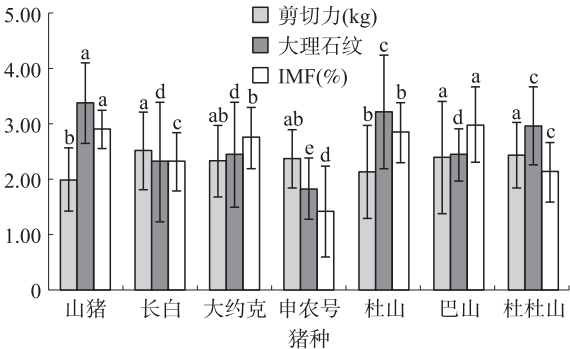


图1 猪背最长肌剪切力、大理石纹和肌内脂肪含量
Fig. 1 Shear force, meat marbling and IMF in LD

2.2 *PPAR* γ 2 cDNA 定量分析

取背最长肌总 RNA(含量均在 1.7~2.0),经试剂盒(大连宝生物)逆转录,得到 cDNA. *PPAR* γ 2 和 β -actin 同管扩增,分别获得 284 bp 和 411 bp 的片段(图 2). 结果发现,不同猪背最长肌均有 *PPAR* γ 2 表达,其相对表达量在(0.35±0.07)~(0.58±0.07)之间. 巴山表达量最高,且显著高于其他猪种($P<0.01$);其次为杜山,LD 的 *PPAR* γ 2 表达量显著低于巴山,但高于长白、大约克、申农 1 号和杜杜山($0.05>P>0.01$);而山猪 LD 的 *PPAR* γ 2 表达量略高于后四者(图 3).

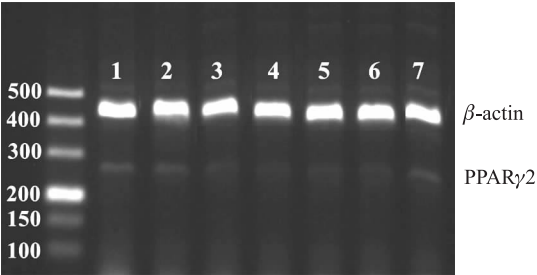


图2 *PPAR* γ 2 电泳
Fig. 2 *PPAR* γ 2 electropherogram

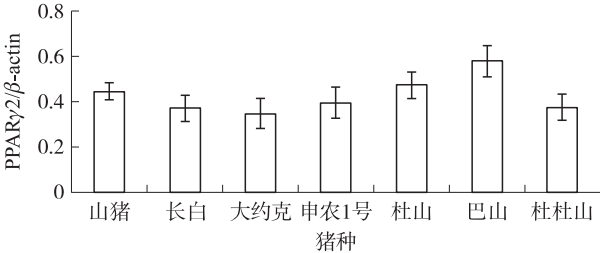


图3 猪背最长肌 *PPAR* γ 2 表达量
Fig. 3 *PPAR* γ 2 relative expression in LD

2.3 *PPAR* γ 2 第一启动子 Bsr1 酶切位点多态性

对 *PPAR* γ 2 扩增产物第一启动子处进行 Bsr1 位点酶切,分别得到二子片段. 较长子片段 173 bp,较短的为 111 bp. 能够被酶切为二子片段的称之为野生 b 型,而未能被酶切的则称之为突变 B 型,电泳中同时出现 284 bp 完整片段和二子片段的被指认为杂合 Bb 型. 本试验结果表明,猪 LD *PPAR* γ 2 基因 Bsr1 位点具有 3 个基因型,即 b 型、B 型和 Bb 型(图 4).

分别对 *PPAR* γ 2 3 种基因型的 Bsr1 位点碱基片段进行测序,得到 b 型碱基序列为 CCACT. 当位点鸟嘌呤(G)被腺嘌呤(A)置换后,突变为 B 型(图 5). 由于 Bsr1 位点碱基序列产生突变,*PPAR* γ 2 扩增片段不能再被 Bsr1 酶剪切,故形成 284 bp 单条带的 B 型,符合 Grindflek 等早期的工作结论^[7,11].

对 *PPAR* γ 2 的 Bsr1 位点基因型频率分析,b、B 和 Bb 型分别为 15.49%、60.56% 和 23.95%. 中国地方猪种-山猪具有 3 种基因型,50.00% b 型、25.00% B 型和 25.00% Bb 型;当山猪与杜洛克杂交,随着山猪血统减少至 1/2 和 1/4 时,*PPAR* γ 2 Bsr1 位点 b 型频率明显下降至 19.05% 和 0%;而山猪与巴克夏杂交其野生 b 型降低(降至 37.5%)而杂合 Bb 型增加(达到 37.5%);申农 1 号 LD 虽无 b 型表达,但杂合 Bb 型呈现高表达势态,达到 83.33%;而外来瘦肉型猪-长白和大约克无野生 b 型,其中长白 LD 细胞仅表达突变 B 型,大约克 B 型和 Bb 型则分别达到 87.50% 和 12.50%;推测野生 b 型与 IMF 的高表达有关(图 1,表 1).

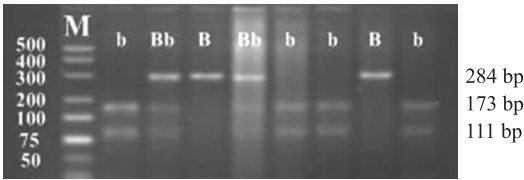


图 4 背最长肌 *PPAR* γ 2 基因 Bsr1 酶切位点多态性
Fig. 4 Genotype polymorphism of *PPAR* γ 2 Bsr1 locus in LD

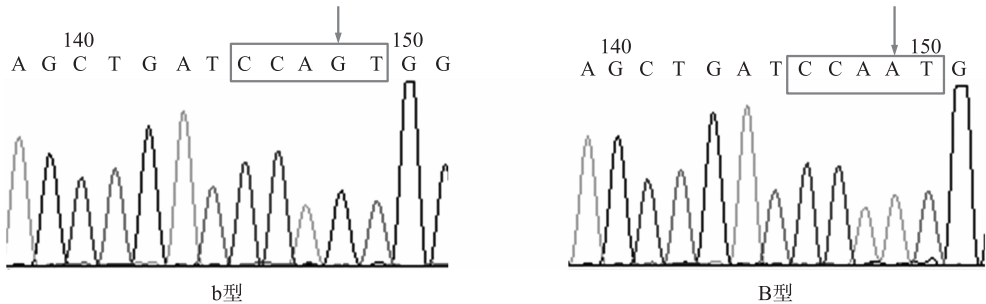


图 5 *PPAR* γ 2 Bsr1 识别位点
Fig. 5 Base segment in *PPAR* γ 2 Bsr1 locus

表 1 *PPAR* γ 2 基因 Bsr1 位点等位基因数目和基因型频率
Table 1 Allele and genotype frequencies of *PPAR* γ 2 gene Bsr1 locus

品种	数量	A175G 基因型频率			等位基因频率 A/%	χ^2
		AA/%	AG/%	GG/%		
山猪	8	50	25	25	62.50	1.74
长白	8	0	0	100	0	—
大约克	8	0	12.50	87.50	6.25	0.036
申农 1 号	6	0	83.33	16.67	41.67	4.58 *
杜山	21	19.05	19.05	61.91	28.58	5.79 *
巴山	8	37.50	37.50	25.00	56.25	0.45
杜杜山	13	0	16.67	83.33	8.34	0.10
总计	72	15.49	23.95	60.56	27.47	11.64 *

注: χ^2 为温博特遗传平衡检验,*表示 $P<0.05$,有显著性.

2.4 *PPAR* γ 2 Bsr1 位点多态性与肉质性状的相关性

本研究以基因型为主效因素,结合猪种、性别分别与 IMF、大理石纹和剪切力拟合,建立 GLM 模型, $Y=\mu+G+X+S+e$ (Y 为某一表观性状, μ 为某一表观性状平均值, G 为基因型, X 为猪种, S 为性别, e 为残差)^[8]. b 型猪 LD IMF 含量最高,B 型含量最低,而 Bb 型含量居中,分别达到 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 水平. 表明 *PPAR* γ 2 Bsr1 位点由野生 b 型突变为 B 型后,不利于肌内脂肪细胞的发育和增生,故 IMF 含量减少. 进一步分析剪切力与基因型的关系,B 型剪切力大于 Bb 型,更大于 b 型($P<0.05$),其结果再次佐证了骨骼肌细胞 *PPAR* γ 2 Bsr1 B 型 IMF 相对低下时伴随剪切力增大. IMF 和剪切力均受 *PPAR* γ 2 Bsr1 位点基因型影响,且对二者的影响率相辅相成,野生 b 型的高表达有利于肌内脂肪积累和维系较低的剪切力.

表 2 LD 肌内脂肪含量、大理石纹与 Bsr1 基因型 GLM 模型显著性分析
Table 2 GLM model analysis of LD IMF, marbling, shear force with Bsr1 genotypes

基因型 头数	B	Bb	b	P_1	P_2
	43	17	11		
肌内脂肪	2.38±0.89 ^c	2.51±1.00 ^{bc}	3.28±0.71 ^a	0.171	0.004
大理石纹	2.80±0.60	2.59±0.92	3.01±0.80	0.004	0.202
剪切力	2.52±0.77 ^a	2.39±0.62 ^{ab}	2.02±0.56 ^b	0.336	0.034

注: P_1 对模型进行显著性检验, P_2 仅对模型中 3 基因型之间显著性检验. 当 $P<0.05$ 时,表示差异显著;而 $P<0.01$ 时,表示差异极显著;组间/基因型间相同肩标字母,表示差异不显著,不同肩标字母表示差异显著或极显著.

3 讨论

大理石纹评分 (Marbling score) 和肌内脂肪 (IMF) 是肉质评价的指标,可以从一定程度上反映肉质风味和多汁性情况. 其中 Ms 是对骨骼肌肌内脂肪的感官评价,而 IMF 则是通过化学测定方法的客观表示. Ms 不仅反映了肌肉中的脂肪含量还包括肌间结缔组织的情况,因此它对肌内脂肪只是一个估计,适合现场评价. IMF 测定虽然繁琐,但对肌肉中脂肪含量则是比较真实准确的反映.

3.1 *PPAR* γ 2 基因与脂肪

有研究者发现 *PPAR* γ 基因在鼠、猪和人等动物中具有高度同源性,可达 95%,在猪中该基因定位于 13 号染色体. *PPAR* γ 基因可分为 *PPAR* γ 1 和 *PPAR* γ 2,本文所研究的 *PPAR* γ 2 全长 1 758 bp,主要在脂肪组织中高表达,而在骨骼肌等其他组织细胞表达量相对较低^[12]. 与此同时发现,*PPAR* γ 2 基因启动子区和编码区存在多个单核苷酸突变,研究得到 *PPAR* γ 2 基因在 小鼠 546 bp (Pro115Gln) 处及人群 137 bp (Pro12Ala) 处的突变都会引起翻译阶段氨基酸的改变,进而影响 *PPAR* γ 2 基因的表达效果^[18-20].

Rosen 等^[13] 采用 *PPAR* γ 2 基因缺失的干细胞培育小鼠,观察到该种小鼠脂肪组织不能正常发育,从而推测该基因直接或间接调控脂肪细胞的分化和生长^[14,15]. 对猪的研究发现,*PPAR* γ 2 在杜洛克猪皮下脂肪中的表达量高于瘦肉型猪长白的表达量,而仅在幼年长白猪的肌内脂肪中 *PPAR* γ 2 有较高的表达,推测 *PPAR* γ 2 基因是参与脂肪发育和沉积的重要基因^[16,17].

本研究发现,*PPAR* γ 2 基因在成年猪背最长肌中表达量与 β -actin 相比普遍较低,尤其是瘦肉型猪. 推测在猪肌肉中,*PPAR* γ 2 的表达对脂肪的分化和增殖有一定影响.

3.2 *PPAR* γ 2 基因 Bsr1 位点多态性

在猪群体内的研究报道称,长白×汉普夏杂交猪启动子区发现了 G-78A、A-240G、G-324A 和 A42G 4 处的突变位点,编码区发现了 A175G 的突变,由此形成 Bsr-PCR-RFLP 多态性位点^[7]. 而 Bsr1 位点的突变导致第 59 位氨基酸由蛋氨酸 (Met) 向缬氨酸 (Val) 转变. 巴克夏、杜洛克、长白、汉普夏以及国内金华猪此位点也存在突变,并与猪肉的嫩度和背膘厚有显著关系^[8,21]. Grindflek 等人在挪威的商品猪系研究中却发现和脂肪性状 (IMF、大理石纹和背膘厚) 的相关性并不显著^[7]. 本文研究得到,*PPAR* γ 2 基因 Bsr1 位点不同基因型所对应的肌内脂肪含量和剪切力都有显著差异,而大理石纹则无显著性,据此推测 *PPAR* γ 2 基因的 Bsr1 位点可作为猪肉质性状参考位点,其与肉质的关系仍需进一步探究.

4 结论

- (1)*PPAR* γ 2 基因在猪 LD 中表达量较低,不同品种间存在差异性.
- (2)*PPAR* γ 2 基因第一启动子 Bsr1 位点出现 A/G 突变;山猪中存在 b、Bb 和 B 型,杂交后 b 型比例下降;外来品种缺失 b 型,而突变型 B 高表达.
- (3)不同基因型间进行 GLM 模型检验,猪 LD 的 IMF 和剪切力都有显著差异 ($P<0.05$). b 型有利于脂肪的积累,改善猪肉嫩度,而 B 型则不利于脂肪沉积,猪 LD 剪切力降低. 进一步提示 *PPAR* γ 2 基因可作为优质肉选育的主要目标基因.

[参考文献]

[1] Walczak R, Tontonz P. PPAR adigms and PPAR adoxe; expanding roles for PPAR gamma in the control of lipid metabolism

- [J]. J of Lipid Res, 2002, 43: 177-186.
- [2] Maex N, Duez H, Fruchart J C, et al. Peroxisome proliferator activated receptors and atherogenesis: regulators of gene expression in vascular cells[J]. Circ Res, 2004, 94(9): 168-178.
- [3] 龚兰, 金邦荃, 章熙霞, 等. 杂交山猪骨骼肌 PPAR γ 、RAR α 基因与脂代谢关系的研究[J]. 食品科学, 2011, 32(11): 62-67.
- [4] Matsusue K, Peters J M, Gonzalez F J. PPAR b/d potentiates PPAR γ -stimulated adipocyte differentiation[J]. FASEB J, 2004, 18: 1477-1479.
- [5] 高勤学, 李俊, 刘梅, 等. 猪 PPAR 基因多态性与脂肪性状相关的初步研究[J]. 江苏农业科学, 2004(2): 60-62.
- [6] Fan Y Y, Zan L S, Fu C Z, et al. Three novel SNPs in the coding region of PPAR γ gene and their associations with meat quality traits in cattle[J]. Mol Bio Reports, 2011, 38: 131-137.
- [7] Grindflek E, Hoen N, Sundvold H, et al. Investigation of a peroxisome proliferator-activated receptor gamma haplotype effect on meat quality and carcass traits in pigs[J]. Anim Genet, 2004, 35(3): 238-241.
- [8] Chen Z, Zhao S F, Jiang X L, et al. Association of PPAR γ 2 polymorphisms with carcass and meat quality traits in a Pietrain \times Jinhua F2 population[J]. Genet Mol Bio, 2011, 34(1): 56-61.
- [9] Schenkel F S, Miller S P, Jiang Z, et al. Association of a single nucleotide polymorphism in the calpastatin gene with carcass and meat quality traits of beef cattle[J]. J of Anim Sci, 2006, 84(2): 291-299.
- [10] 刘兴余, 金邦荃, 詹巍, 等. 猪肉嫩度测定方法的改进[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1): 167-172.
- [11] Grindflek E, Sundvold H, Lien S, et al. Physical and genetic mapping of the peroxisome proliferator-activated receptor γ gene to porcine chromosome 13[J]. J Anim Sci, 2002, 22(1): 1-23.
- [12] 王博, 吴江维, 杨公社. PPAR γ 在八眉猪不同组织中的表达差异[J]. 畜牧兽医学报, 2008, 39(3): 273-277.
- [13] Rosen E D, Sarraf P, Troy A E. PPAR gamma is required for the differentiation of adipose tissue in vivo and in vitro[J]. Mol Cell, 2000, 4(4): 611-617.
- [14] Knout C, Auwerx J. Peroxisome proliferator-activated receptor- γ calls for activation in moderation: lessons from genetics and pharmacology[J]. Endocrine, 2004, 6(3): 899-918.
- [15] Omi T, Breni B, Spilar K S, et al. Identification and characterization of novel peroxisome proliferator-activated receptor gamma transcriptional variants in pig and human[J]. J Anim Breed Genet, 2005, 122: 45-53.
- [16] Grindflek E, Sundvold H, Klungland H, et al. Characterisation of porcine peroxisome proliferator activated receptors γ 1 and γ 2: Detection of breed and age differences in gene expression[J]. BBRC, 1998, 249(3): 713-718.
- [17] Grindflek E, Szyda J, Liu Z, et al. Detection of quantitative trait for meat quality in a commercial slaughter pig cross[J]. Mamm Genom, 2001, 12(4): 299-304.
- [18] Rosenson R S. Effects of peroxisome proliferator-activated receptors on lipoprotein metabolism and glucose control in type 2 diabetes mellitus[J]. Amer J of Cardio, 2007, 199: 96B-104B.
- [19] Evans R M, Barish G D, Wang Y X. PPARs and the complex journey to obesity[J]. Nat Med, 2004, 10: 355-361.
- [20] Eleonora M, Vittorio T, Daria C, et al. Interaction between PPAR γ 2 variants and gender on the modulation of body weight[J]. Obesity, 2008, 16(6): 1467-1470.
- [21] Emmett R S, Grindflek E, Rothschild M F, et al. The effects of porcine peroxisome proliferators-activated receptor gamma (PPARG) in Berkshire, Duroc, Hampshire and Landrace breeds[J]. Proceedings of the Conference Plant and Animal Genome, 2000, 8: 396-340.

[责任编辑:黄 敏]