

营养因子对动物基因表达的调控作用

周 明

(安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036)

摘 要: 近些年来, 越来越多的学者开始研究营养因子对基因表达的调控作用。基于这方面的研究资料, 综述葡萄糖、脂肪和多不饱和脂肪酸、蛋白质及氨基酸、维生素 A、D、E、B₂、B₆、C、生物素、叶酸、锌和铁等营养因子对基因表达的调控作用, 以期初步揭示营养在动物生存和生产中的本质作用。

关键词: 营养因子; 动物; 基因表达; 调控作用

中图分类号: S816.15

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2017)06-0986-06

The regulating roles of nutritive factors in gene expression in animals

ZHOU Ming

(School of Animal Science and Technology, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

Abstract: In recent years, more and more researchers have investigated the regulating roles of nutrients in gene expression in animals. The regulating roles of glucose, lipids and polyunsaturated fatty acid, proteins and amino acids, vitamin A, D, E, B₂, B₆, C, biotin, folic acid, zinc, iron and the other nutritive factors in gene expression in animals were elaborated in the paper to preliminarily reveal the original roles of nutrition in animal life and production.

Key words: nutritive factor; animal; gene expression; regulating effect

现今认为, 营养物质在动物体内既是原料, 又为信号。动物的生化代谢过程, 也多是基因表达的过程^[1]。基因表达的调控为多层面的调控, 如对基因转录、mRNA 加工和稳定性、蛋白质的合成与修饰等, 每个层面都以某种方式, 对营养因子(信号)响应。营养因子影响 DNA 复制、调控基因表达^[2]、决定基因表达量, 维持细胞分化、适应与增殖。许多试验研究表明, 营养物质, 包括糖、脂、蛋白质、维生素和矿物元素等, 对一些基因的表达均有调控作用^[3], 而这些基因的表达对动物生存和生产至关重要。

1 糖对基因表达的调控作用

糖对一些基因的表达有调控作用^[4]。糖在消化道形成葡萄糖并被吸收进入血液后, 可刺激脂肪组织、肝和胰腺 β 细胞中脂肪合成酶系和糖酵解酶基因的转录^[5-6]。葡萄糖可调控 L-丙酮酸激酶(L-PK)、肝

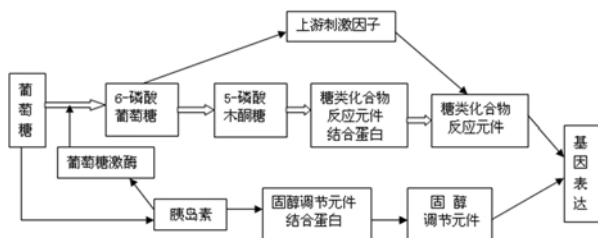
脂肪酸合成酶(FAS)与其他酶的基因表达^[7]。现以葡萄糖对肝细胞中 L-PK 和 S14 的表达调控为例, 介绍糖类化合物对基因表达的调控机制与意义。L-PK 基因编码的蛋白质为 L-PK, 是葡萄糖无氧氧化路径的主要限速酶。S14 指导一种含硫蛋白质的合成。糖和脂等对 S14 表达有着调控作用, 且与 FAS 表达有关联。Agazzi 等^[8]报道, 肝细胞中基因转录的速度很快, 如大鼠肝细胞在蔗糖培养基中孵育 2 h, FAS 与 S14-mRNA 就增加 10~15 倍; 绝食大鼠采食高糖饲料后, 肝中磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶-mRNA 量在 4~6 h 内增加 7 倍。据报道, 大量食入糖时, 动物肝中磷酸烯醇式丙酮酸激酶活性显著下降; 而禁食对其活性增强。李淑云等^[9]的试验结果显示: 随着饵料糖含量的增加, 罗非鱼、卵形鲳和军曹鱼等 3 种鱼肝中磷酸烯醇式丙酮酸激酶活性均降低。糖对磷酸烯醇式丙酮酸激酶调控主要是通过与其启动子作用实现的。饵料中含有大量糖, 因胰岛素的

收稿日期: 2016-10-31

基金项目: 安徽省现代农业产业技术体系岗位专家项目(160607)资助。

作者简介: 周 明, 教授。E-mail: aauzhouming@163.com

作用, 抑制了磷酸烯醇式丙酮酸激酶基因的转录, 导致其活性下降; 禁食或低糖时, 结果相反。高糖日粮可促进葡萄糖-6-磷酸脱氢酶基因在肝细胞中的表达。潘洪彬等^[10]给体重 60 kg 乌金猪喂高能量饲料时, 其脂肪组织中脂肪酶、肉碱脂酰转移酶 I、脂蛋白酯酶和过氧化物酶体增殖物激活受体 γ 基因的表达水平都显著升高。葡萄糖是糖类对基因表达起调控作用的主要成分, 但尚不清楚是葡萄糖的直接调控还是通过影响激素分泌而间接调控。一些学者认为, 葡萄糖对基因表达的直接调控是主要的。胰岛素对促进脂类合成的基因的调控作用是由葡萄糖介导的。现已定位 L-PK 和 S14 基因中的葡萄糖作用区。然而, 某些基因的最大表达可能需要葡萄糖与激素的协同作用。葡萄糖调控基因表达的基本过程如图 1 所示。



引自孙长璟等^[5], 并对其修改。Cited from reference^[5]

图 1 葡萄糖调控基因表达的基本过程(双线箭头表示主要过程)

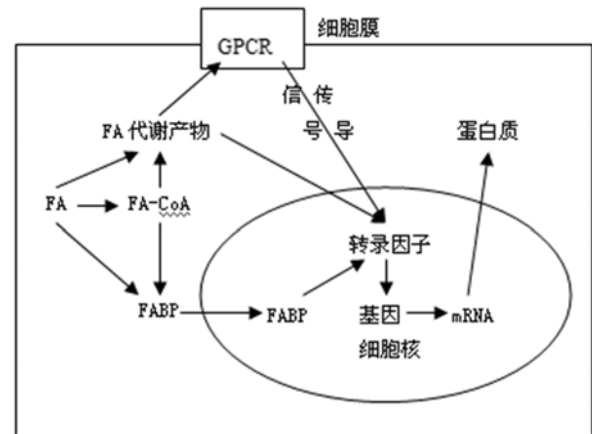
Figure 1 The basic process of glucose regulating gene expression (two-line arrows indicate the main process)

2 脂类对基因表达的调控作用

人们早就知道脂类物质能抑制肝脏合成脂肪。脂类不仅对脂肪合成酶系有直接作用, 而且还可抑制生脂酶的基因表达, 从而抑制脂肪合成^[11]。试验证明, ω -6 和 ω -3 多不饱和脂肪酸 (PUFA) 对肝脏合成脂肪过程中的一些酶有抑制作用^[12]。被 PUFA 抑制的一些脂肪合成酶有 FAS、6-磷酸葡萄糖脱氢酶、硬脂酰 CoA 脱饱和酶、L-PK 和 S14 等。脂肪主要抑制 FAS 基因的转录。其抑制作用与脂肪酸链的长度、不饱和键的位置和数量有关。饱和脂肪酸与单不饱和脂肪酸不能抑 FAS 基因的表达, ω -6 和 ω -3 PUFA 直接调控细胞核内的生化过程。体外试验表明, 中度链长脂肪酸 (如辛酸、癸酸) 不能增加肉碱棕榈酰基转移酶-1-mRNA (*CPT-1*-mRNA) 含量, 而长链脂肪酸可增加 2~4 倍的 *CPT-1*-mRNA 含量。长链脂肪酸包括棕榈酸、油酸和亚麻酸等。亚麻酸 (18 碳 3 烯酸) 既能增加 2 倍的 *CPT-1*-mRNA 含量, 又可使 *CPT-1*-mRNA 的半衰期延长一半, 可见长链

脂肪酸对 *CPT-1*-mRNA 的调控是在 2 个层面 (即转录和 mRNA 稳定性) 进行的^[13]。体外试验还表明, 长链脂肪酸也能调控 3-羟基-3-甲基-戊二酰 CoA (HMG-CoA) 合成酶基因的表达。PUFA 是 FAS 基因的有效抑制剂, 这种抑制效果与其在日粮中添加量有关。用无脂、含红花油和含牛脂的日粮分别喂大鼠, 结果是采食含牛脂的大鼠 FAS 活性显著低于不含脂日粮的大鼠, 含红花油日粮组 FAS 活性显著低于牛脂日粮组^[7]。在肝细胞培养体系中加紫苏子油、乙酰辅酶 A 羧化酶、FAS、苹果酸酶和 G-6-P 脱氢酶等的 mRNA 含量显著减少。

PUFA 至少通过 2 条路径调控基因表达: ①过氧化物酶受体 (PPAR) 依赖路径, 如调控乙酰辅酶 A 氧化酶 (AOX) 基因表达; ②PPAR 非依赖路径, 用 PPAR 的激活剂并未抑制肝内 FAS 的表达, 但却诱导 AOX 的表达。用 20:4 (ω -6) 处理鼠肝细胞, 抑制了 FAS 的表达, 但对 AOX 无影响^[14]。不同的脂肪酸, 对 FAS 活性的抑制能力不同。二十碳五烯酸和二十二碳六烯酸对 FAS 活性的抑制能力强于十八碳二烯酸, 而饱和脂肪酸基本无抑制作用^[15]。 ω -3 脂肪酸对 FAS 的抑制作用强于 ω -6 脂肪酸, 但 ω -9 脂肪酸对酶活基本无抑制作用。给大鼠喂含 PUFA 饲料数小时就可抑制 FAS 基因的表达。郑珂珂等^[16]通过试验发现, 高脂饲料 (15.4% 和 18.9%) 诱导了瓦氏黄颡鱼肝脂蛋白酯酶基因的表达。图 2 描述了脂肪酸调控基因表达的基本过程。



(GPCR: G protein-coupled receptor, G 蛋白偶联受体; FA: fatty acid, 脂肪酸; FAFB: fatty acid binding protein, 脂肪酸结合蛋白)。引自周明^[17] Cited from reference^[17]

图 2 脂肪酸调控基因表达的基本过程

Figure 2 The basic process of fatty acid regulating gen expression

已在油滴表层发现一种名为脂滴包被蛋白 (perilipin) 的蛋白质^[12]。在基础代谢状态下, 脂滴包被蛋白可下调甘油三酯降解, 使甘油三酯贮量增

多。但是,磷酸化的脂滴包被蛋白能促进甘油三酯降解。据推测,脂滴包被蛋白可能在脂肪代谢过程中起到“分子开关”的作用。

3 蛋白质及氨基酸对基因表达的调控作用

蛋白质可通过对基因表达的调控作用而影响动物生长发育。蛋白质供应不足时,动物生长发育障碍。蛋白质可调控一些基因的表达,如神经肽(NPY)基因、生长激素受体(GHR)基因、FAS基因、类胰岛素样生长因子-I(IGF-I)基因和类胰岛素样生长因子-II(IGF-II)基因等^[18]。

中枢和周围神经系统富含 NPY。它可促进动物采食,使得食量过多而增加体脂沉积量^[19]。Li等^[20]报道,大鼠被限蛋白质时,其下丘脑中 NPY 基因表达量增加。

生长激素(GH)的主要作用是促进动物生长。GH对生长的促进作用要借助GH受体(GHR)与IGF-I才能实现,即IGF-I是GH的最重要介导体。猪的生长速度与肝中IGF-I和GHR-mRNA的表达量有相关性,但与背最长肌中的IGF-I和GHR-mRNA表达量无相关性。营养、GH、细胞因子与生长发育阶段可调控IGF-I的合成与分泌。蛋白质是IGF-I合成的一个重要原料^[21]。闫云峰等^[22]通过试验发现,绵羊饲料蛋白水平和其皮肤组织中IGF-I基因的表达量呈正相关关系。饲料蛋白水平提高,IGF-I基因的表达量增多。吴东波和袁纓^[7]报道,饲料高蛋白可下调猪脂肪组织中FAS基因的表达。日粮粗蛋白水平分别为14%、18%和24%时,猪脂肪组织中FAS-mRNA含量各减少8.14%、11.73%和48.20%。又据报道,饲料蛋白质水平24%时,猪脂肪组织中FAS-mRNA含量为蛋白质水平14%时的一半,但肝中FAS-mRNA含量无明显变化。低蛋白日粮可提高NPY基因的表达水平。在幼年鲤上试验发现,酪蛋白对鲤鱼肝组织IGF-I-mRNA的表达有调控作用。

肖英平等^[23]试验证明:谷氨酰胺可使仔猪空肠过氧化物酶体增殖体激活受体- γ 和丙酮酸激酶基因-mRNA表达量在断奶后第10天较对照组分别降低10.00%和30.00%,在断奶后第30天较对照组分别显著降低42.22%和44.52%;在断奶后第10天和第30天,谷氨酰胺可使仔猪空肠雷帕霉素靶蛋白基因mRNA表达量分别较对照组提高22.00%和22.38%。徐柏林等^[24]试验证明:精氨酸能促进乳腺上皮细胞的增殖与 κ -酪蛋白基因的表达。精氨酸、半胱氨酸缺乏时,人肝原细胞系中Hepa-2的胰岛素样生长因子结合蛋白-I-mRNA水平也降低。适量

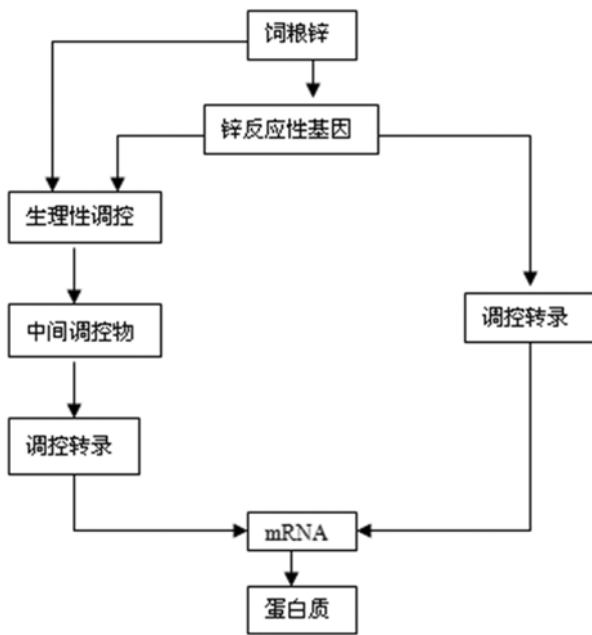
的N-甲基乙酰胺可显著地促进垂体组织合成并释放GH,增加外周血中GH含量。在育肥猪饲料中添加N-甲基乙酰胺后,其血清中GH含量增加92.54%,垂体中GH-mRNA含量增加153.03%。王佳丽等^[25]研究发现,1.2 mmol·L⁻¹蛋氨酸对体外培养的奶牛乳腺上皮细胞增殖有明显效果,乳糖分泌量增多, β -酪蛋白mRNA表达量提高。李喜艳等^[26]报道,蛋氨酸通过刺激奶牛上皮细胞增殖来促进乳腺组织中乳蛋白的合成。当在奶牛乳腺上皮细胞培养系中添加L-蛋氨酸后, β -酪蛋白的表达水平升高。荣凤梅和谭兴智^[27]研究发现,给肉兔补饲适量蛋氨酸,可显著增加肝中IGF-I-mRNA的表达量。王杰等^[28]报道,在肉鸡日粮补充0.24%DL-蛋氨酸,可显著增加肝中IGF-I-mRNA和GHR基因的表达量和提高肉鸡生产性能。

进一步研究表明,氨基酸缺乏一方面能抑制IGF-I-mRNA的表达,另一方面还能在转录水平上诱导类胰岛素生长因子结合蛋白-I(IGFBP-I)的超量表达,IGFBP-I-mRNA表达量的增加又增强了IGFBP-I对IGF-I的抑制作用。这两方面机制共同作用的结果可延缓细胞有丝分裂和代谢,最终引起生长抑制。此时,如果补充充足乃至过量的氨基酸,则能显著增加IGF-I-mRNA的表达量,减少IGFBP-I-mRNA的表达量,从而促进生长^[29]。对于生长发育的动物,只有摄入足够的蛋白质,才能保证健康快速的生长。

氨基酸(蛋白质)的缺乏,还能抑制FAS基因的表达。离体试验研究发现,缺乏任何一种必需氨基酸,都能降低FAS-mRNA的表达。

4 矿物质对基因表达的调控作用

矿物质可调控基因的转录、mRNA的稳定性和翻译,影响基因的表达^[30]。铁缺乏可导致肉鸡转铁蛋白-mRNA增加。转铁蛋白可运输铁,将铁从储存组织运到网状组织用来合成血红蛋白。当动物缺铁时,血红蛋白合成障碍。肉鸡饲料缺铁时,血清转铁蛋白快速增多,3周后血清转铁蛋白-mRNA含量是正常含量的2.5倍。一般认为,缺铁时,转铁蛋白基因转录加强。给鸡补饲铁后,转铁蛋白基因-mRNA的含量和蛋白合成在3d内恢复正常,肝中铁的储量也相应增多。龙萌等^[31]报道,酵母硒可促进团头鲂幼鱼脑垂体GH和肝脏IGF-I基因mRNA表达。王宝维等^[32]发现,锌可显著提高MT-1-mRNA表达量,当日粮中锌水平为177.46 mg·kg⁻¹时,肝中MT-1-mRNA表达量最高。



引自周明^[17] Cited from reference^[17]

图 3 锌调控基因表达的主要路径

Figure 3 The main pathway of zinc regulating gene expression

此外, 镉可提高金属硫蛋白基因的转录速率; 锌通过“锌指蛋白”把激活子蛋白结合到 DNA 的增强子上, 调节几种基因的表达^[33]。下面简介锌对基因表达的调控途径和方式。

锌主要通过两条路径调控基因表达 (见图 3):

①锌与细胞内的转录因子互作, 调控基因的转录, 在转录阶段调控基因的表达; ②锌可能通过刺激各种信号传导途径、激素和细胞因子等中间调控物质, 间接调控基因表达。

锌通过以下 3 种方式调控基因表达:

锌参与 DNA 的构筑, 稳定染色体结构, 在转录前调控基因的表达。锌可与 DNA 链上的磷酸根基团、嘌呤和嘧啶结合, 维持 DNA 双螺旋的结构稳定, 保持 DNA 的转录活性, 使其免受氧化损伤。

锌以酶的辅助因子形式通过酶的催化作用, 调控基因表达。依赖锌的核酸酶主要有 RNA 聚合酶、DNA 聚合酶、tRNA 合成酶和逆转录酶等。锌可通过维持上述酶的结构和功能, 参与基因表达的调控。锌作为 DNA 聚合酶和 RNA 聚合酶的辅助因子, 锌缺乏时, 这 2 种酶活性下降甚至丧失, 因而 DNA 的复制和 mRNA 的合成障碍。补充锌后, DNA 聚合酶的活性恢复。

锌以锌指蛋白中锌指结构的方式参与基因表达。锌在细胞中能广泛地结合蛋白质, 形成具有重要生理功能的锌结合蛋白^[33]。大多数锌结合蛋白含有锌指结构, 这些锌指结构都与基因表达调控有关。

5 维生素对基因表达的调控作用

现今, 已有不少关于维生素对基因表达调控作用的资料报道。动物缺乏生物素时, 血氨浓度提高。生物素以羧化酶等辅酶的形式, 参与葡萄糖的异生过程、脂肪酸的合成和氨基酸的分解代谢。生物素以辅酶形式, 维持乙酰辅酶 A、丙酮羟化酶、丙酰辅酶 A 和 β -甲基巴豆酰辅酶 A 的功能。大鼠缺乏生物素时, 氨基酸转氨甲酰酶 (OTC) 的活性下降, 肝中 OTC 基因表达量减少 40%。大鼠缺乏维生素 A 时, 同源异型蛋白 3.5 和同源异型蛋白 4.5 的基因表达量减少。怀孕母鼠严重缺乏维生素 A 时, 其子鼠胚中同源异型蛋白 3.5 和同源异型蛋白 4.5 基因表达量显著减少。方丽慧^[34]发现, 肉鸡小肠黏膜组织中钙结合蛋白质 (CBP) 的基因表达量随着饲粮中维生素 A 含量增加而减少。郭晓宇等^[35]报道, 在日粮中添加过量的维生素 A, 能抑制肉鸡十二指肠组织中钙结合蛋白质基因的表达, 致使血清钙结合蛋白质浓度下降, 进而引起其骨骼代谢异常。维生素 C 能显著降低 IV 型胶原蛋白浓度和增加酪氨酸羟化酶的基因表达量。李强翔等^[36]发现, 给糖尿病肾病大鼠注射维生素 C 后, IV 型胶原 $\alpha 1$ -mRNA 表达量显著下降。于会民等^[37]发现, 生物素能显著提高脾细胞增殖细胞核抗原基因 mRNA 的表达。喻小琼等^[38]试验证实, 种鸡产蛋期日粮叶酸水平可影响子代胚期固醇类调节元件结合蛋白、FAS 和乙酰辅酶 A 羧化酶等脂质代谢相关基因的表达。



图 4 B-AMP 对基因表达的调控模式

Figure 4 The regulation pattern of B-AMP on gene expression

研究发现, 生物素通过生物素-腺苷一磷酸 (B-AMP) 途径 (见图 4) 调控羧化全酶合成酶、乙酰辅酶 A 羧化酶和丙酰辅酶 A 羧化酶的基因表达。B-AMP 是羧化全酶合成中的一个中间体, 受羧化全酶合成酶催化, B-AMP 能活化可溶性鸟苷酸环化酶, 活化后的鸟苷酸环化酶能使环一磷酸鸟苷 (cGMP) 的生成量增加。cGMP 能激活蛋白激酶 G,

然后激活乙酰辅酶 A 羧化酶、丙酰辅酶 A 羧化酶和羧化全酶合成酶, 从而提高基因转录的活性。生物

素缺乏, 导致羧化全酶合成酶活性降低, 因而基因表达障碍。

表 1 维生素和矿物质对基因表达的调控作用

Table 1 The regulation of vitamin and mineral on gene expression

营养因子 Nutrilite	基因 Gene	作用 Effect
视黄酸 Retinoic acid	视黄酸受体蛋白	促进转录
维生素 D Vitamin D	钙结合蛋白	促进转录
维生素 E Vitamin E	所有基因	保护 DNA, 防止自由基的破坏
维生素 K Vitamin K	凝血酶原	促进转录后谷氨酸残基的羧化
维生素 B ₂ Vitamin B ₂	DNA、RNA	促进嘌呤和嘧啶的合成
维生素 B ₆ Vitamin B ₆	类固醇受体蛋白	降低转录
叶酸 Folic acid	DNA、RNA	促进嘌呤和嘧啶的合成
维生素 C Vitamin C	胶原蛋白原	促进转录和翻译
钾 Potassium	醛固酮合成酶	促进转录
铁 Iron	铁蛋白	与铁蛋白 mRNA 结合后启动翻译
锌 Zinc	锌指蛋白	使顺反调节因子结合到特异 DNA 结合位点

动物的表型(外观、健康状况和生产性能等)是其基因型和(广义的)环境互作的结果。营养是(广义的)环境的重要组成部分。营养物质既是原料物质, 又为信号物质。动物的生长发育主要是基因表达的结果。蛋白质(氨基酸)、脂类、糖类化合物、矿物元素和维生素等营养物质既是基因表达的原料, 又调控基因表达。动物营养状况好, 基因表达顺畅, 产生积极的效应, 即健康、养分同化率高、生产性能高且胴体品质好。反之, 动物营养状况差, 基因表达障碍, 引发不良的后果, 即细胞、组织和器官发育不完善, 抗病力弱, 不健康或亚健康, 养分同化率低, 生产性能低, 胴体品质差。

营养因子调控基因表达, 是动物适应食物的重要方式。认识到这点, 有助于搞清动物营养代谢的本质、充分挖掘动物的生产潜力, 提高营养物质的转化效率。

6 结语

动物的表型(外观、健康状况、生产性能等)是其基因型和(广义的)环境互作的结果。营养是(广义的)环境的重要组成部分。营养物质既是原料物质, 又为信号物质。动物的生长发育主要是基因表达的结果。蛋白质(氨基酸)、脂类、糖类化合物、矿物元素和维生素等营养物质既是基因表达的原料, 又调控基因表达。动物营养状况好, 基因表达顺畅, 产生积极的效应, 即健康、养分同化率高、生产性能高且胴体品质好。反之, 动物营养状况差, 基因表达障碍, 引发不良的后果, 即细胞、

组织、器官发育不完善, 抗病力弱, 不健康或亚健康, 养分同化率低, 生产性能低, 胴体品质差。

营养因子调控基因表达, 是动物适应食物的重要方式。认识到这点, 有助于搞清动物营养代谢的本质、充分挖掘动物的生产潜力, 提高营养物质的转化效率。

参考文献:

- [1] RUEMMELE F M, GARNIER-LENGLINÉ H. Why are genetics important for nutrition? Lessons from epigenetic research[J]. *Ann Nutr Metab*, 2012, 60 (Suppl.3): 38-43.
- [2] PANSEERAT S, KAUSHIK S J. Regulation of gene expression by nutritional factors in fish[J]. *Aquac Res*, 2010, 41(5): 751-762.
- [3] WALKER W A, BLACKBURN G. Symposium introduction: nutrition and gene regulation[J]. *J Nutr*, 2004, 134(9): 2434S-2436S.
- [4] HASEGAWA J, OSATOMI K, WU R F, et al. A novel factor binding to the glucose response elements of liver pyruvate kinase and fatty acid synthase genes[J]. *J Biol Chem*, 1999, 274(2): 1100-1107.
- [5] 孙长璟. 分子营养学[M]. 北京: 人民教育出版社, 2006.
- [6] CASERAS A, METON I, VIVES C, et al. Nutritional regulation of glucose-6-phosphatase gene expression in liver of the gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *Brit J Nutr*, 2002, 88: 607-614.
- [7] 吴东波, 袁纛. 日粮营养与基因表达的研究进展[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2006(1): 22-24.
- [8] AGAZZI A, INVERNIZZI G, CAMPAGNOLI A, et al. Effect of different dietary fats on hepatic gene expression in transition dairy goats[J]. *Small Ruminant Res*, 2010, 93(1): 31-40.
- [9] 李淑云, 刘泓宇, 谭北平, 等. 饲料中糖水平对不同食

- 性海水鱼类 PEPCK 基因表达和酶活性的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(1): 80-89.
- [10] 潘洪彬, 王静, 黄英, 等. 饲料能量水平对乌金猪脂肪组织脂类分解代谢相关基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2011, 23(11): 1946-1952.
- [11] SCHLOTZ N, SØRENSEN J G, MARTIN-CREUZBURG D. The potential of dietary polyunsaturated fatty acids to modulate eicosanoid synthesis and reproduction in *Daphnia magna*: a gene expression approach[J]. Comp Biochem Phys A, 2012, 162(4): 449-454.
- [12] 徐冲, 何金汗, 徐国恒. 脂滴包被蛋白(perilipin)调控脂肪分解[J]. 生理科学进展, 2006, 37(3): 221-224.
- [13] 刘凌云, 汪磊. 日粮中的营养素对动物基因表达的调控作用[J]. 兽药与饲料添加剂, 2005, 10(6): 22-26.
- [14] 张永刚, 印遇龙, 黄瑞林, 等. 多不饱和脂肪酸的营养作用及其基因表达调控[J]. 中国饲料, 2006(13): 9-12.
- [15] 岳颖, 刘国华, 郑爱娟, 等. 生长动物脂肪代谢关键酶基因表达调控[J]. 动物营养学报, 2012, 24(2): 232-238.
- [16] 郑珂珂, 朱晓鸣, 韩冬, 等. 饲料脂肪水平对瓦氏黄颡鱼生长及脂蛋白脂酶基因表达的影响[J]. 水生生物学报, 2010, 34(4): 815-821.
- [17] 周明. 动物营养学教程[M]. 北京: 化学工业出版社, 2014.
- [18] BRAMELD J M, ATKINSON J L, SAUNDERS J C, et al. Effects of growth hormone administration and dietary protein intake on insulin-like growth factor I and growth hormone receptor mRNA Expression in porcine liver, skeletal muscle, and adipose tissue[J]. J Anim Sci, 1996, 74(8): 1832-1841.
- [19] 周明. 神经肽 Y[M]//朱光亚, 周光召. 中国科学技术文库: 生物学、医药卫生分册. 北京: 科学技术文献出版社, 1998: 116-117.
- [20] LI H, MATHENY M, TÜMER N, et al. Aging and fasting regulation of leptin and hypothalamic neuropeptide Y gene expression[J]. Am J Physiol-Endoc M, 1998, 275(3): E405-E411.
- [21] RHOADS R P, GREENWOOD P L, BELL A W, et al. Nutritional regulation of the genes encoding the acid-labile subunit and other components of the circulating insulin-like growth factor system in the sheep[J]. J Anim Sci, 2000, 78(10): 2681-2689.
- [22] 闫云峰, 杨华, 杨永林, 等. 日粮不同蛋白质水平对绵羊 IGF-1 和 GH 分泌及基因表达的影响[J]. 畜牧兽医学报, 2015, 46(1): 85-95.
- [23] 肖英平, 洪奇华, 刘秀婷, 等. 谷氨酰胺对断奶仔猪生长性能、营养物质表观消化率、空肠碱性磷酸酶活性及与肠道健康相关因子基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2012, 24(8): 1438-1446.
- [24] 徐柏林, 王梦芝, 张兴夫, 等. 精氨酸水平对奶牛乳腺上皮细胞体外生长及 κ -酪蛋白基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2012, 24(5): 852-858.
- [25] 王佳丽, 高学军, 李庆章, 等. 蛋氨酸对体外培养奶牛乳腺上皮细胞泌乳能力的影响[J]. 乳业科学与技术, 2012(1): 8-10.
- [26] 李喜艳, 王加启, 魏宏阳, 等. MTT 比色法检测赖氨酸、蛋氨酸对体外培养的奶牛乳腺上皮细胞增殖的影响[J]. 生物技术通报, 2010(3): 144.
- [27] 荣凤梅, 谭兴智. 日粮添加蛋氨酸对生长肉兔肝脏中 IGF-I-mRNA 表达量的影响[J]. 中国动物检疫, 2010, 27(9): 39-41.
- [28] 王杰, 刁其玉, 张乃锋. 微量营养素与脂肪对动物基因表达的调控作用[J]. 中国畜牧兽医, 2016, 43(1): 140-146.
- [29] FAFOURNOUX P, BRUHAT A, JOUSSE C. Amino acid regulation of gene expression[J]. Biochem J, 2000, 351(1): 1-12.
- [30] 方热军, 贺佳, 曹满胡, 等. 日粮磷水平对肉鸡磷代谢及 Na/Pi- II b 基因 mRNA 表达的影响[J]. 畜牧兽医学报, 2011, 42(2): 289-296.
- [31] 龙萌, 侯杰, 苏玉晶, 等. 酵母硒和茶多酚对团头鲂幼鱼生长和生长轴基因表达、营养品质及抗病力的影响[J]. 水产学报, 2015, 39(1): 97-107.
- [32] 王宝维, 陈苗璐, 王秉翰, 等. 锌对 5-15 周龄鹅免疫、抗氧化功金属硫蛋白-I 基因表达量的影响及变量相关性分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(9): 1825-1835.
- [33] 黄仲贤. 锌指类基因调控蛋白—生物无机化学和分子生物学发展的新领域[J]. 生物化学与生物物理进展, 1995, 22(3): 208-213.
- [34] 方丽慧. 维生素 A、D 及其相互作用对肉鸡骨骼钙磷代谢及钙结合蛋白基因表达量的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008.
- [35] 郭晓宇, 闫素梅, 史彬林, 等. 维生素 A、D 对肉鸡血清钙结合蛋白浓度与胫骨和十二指肠组织中钙结合蛋白 mRNA 表达的影响[J]. 动物营养学报, 2010, 22(3): 571-578.
- [36] 李强翔, 雷小勇, 谢小英, 等. 维生素 C 对糖尿病肾病大鼠 IV 型胶原 $\alpha 1$ mRNA 表达的影响[J]. 中国临床康复, 2005, 9(39): 75-77.
- [37] 于会民, 蔡辉益, 马书宇, 等. 生物素对肉仔鸡脾脏细胞 PCNA 基因的 mRNA 表达的影响[J]. 畜牧兽医学报, 2006, 37(11): 1232-1235.
- [38] 喻小琼, 刘冉冉, 赵桂苹, 等. 叶酸对种鸡子代胚胎期脂代谢基因表达及甲基化的影响[J]. 动物营养学报, 2014, 26(7): 1796-1806.