

安清明,杨 驰,宋兴超,等. 贵州白山羊 *FHL3* 基因多态性与生长性状关联分析[J]. 江苏农业科学,2023,51(13):49–53.  
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2023.13.007

# 贵州白山羊 *FHL3* 基因多态性与生长性状关联分析

安清明<sup>1</sup>, 杨 驰<sup>1</sup>, 宋兴超<sup>1</sup>, 赵园园<sup>1</sup>, 陈 敏<sup>2</sup>, 申建江<sup>3</sup>, 高 伟<sup>3</sup>

(1. 铜仁学院贵州省梵净山地区生物多样性保护与利用重点实验室/铜仁学院农林工程与规划学院, 贵州铜仁 554300;  
2. 贵州省黔东南苗族侗族自治州畜牧技术推广站, 贵州凯里 556000; 3. 贵州省务川仡佬族苗族自治县农业农村局, 贵州务川 564300)

**摘要:**筛选贵州白山羊 *FHL3* 基因单核苷酸变异位点(SNPs),并分析基因多态性与生长性状的关联性,为培育贵州白山羊优良品系提供参考依据,也为进一步研究 *FHL3* 基因生物学功能奠定基础。通过混合池测序对 116 只不同地区贵州白山羊 *FHL3* 基因进行 SNPs 鉴定,以 188 只贵州白山羊进行关联性分析。采用 PopGene32.0 软件计算等位基因频率、基因型频率、遗传纯合度( $H_o$ )、期望杂合度( $H_e$ )、有效等位基因数( $N_e$ ),应用 PIC 软件计算群体多态性信息含量(PIC),以卡方( $\chi^2$ )检验分析基因 Hardy–Weinberg 平衡状态;应用 MINTAB 软件中的一般线性混合效应模型分析核苷酸变异与生长性状关联性。结果表明,贵州白山羊 *FHL3* 基因的 6 个检测区域中,仅在 P3 区域检测到 1 个核苷酸变异位点 g. 215 C/T,且该位点的  $H_o$  低于  $H_e$ ,PIC 检测为中度多态, $\chi^2$  检验结果表明,该位点偏离 Hardy–Weinberg 平衡状态( $P < 0.05$ )。关联分析结果表明,贵州白山羊 *FHL3* 基因 g. 215 C/T 位点变异构成的不同等位基因和基因型在体高、体长和胸围方面表现出显著差异性( $P < 0.05$ ),存在等位基因 C 的群体和 CC 基因型群体具有更高的生长优势。贵州白山羊 *FHL3* 基因具有一定的多态性,且 g. 215 C/T 位点变异与体高、体长和胸围具有显著相关性,可作为培育贵州白山羊优良品系的候选基因分子标记。

**关键词:** 贵州白山羊; *FHL3* 基因; 生长性状; 关联分析

**中图分类号:** S827.2    **文献标志码:** A    **文章编号:** 1002–1302(2023)13–0049–05

LIM 是 3 种转录因子 Lin–11、Lsl–1 和 Mec–3 的缩写,是一类富含特征性氨基酸保守序列的蛋白超家族,该家族基因中含有一类介导转录因子、信号通路蛋白及细胞骨架相关蛋白之间相互作用的一个重要区域,是 LIM 蛋白与其他蛋白互作调节胚胎发育、细胞分化和细胞骨架形成等重要生物学功能的结构基础<sup>[1–3]</sup>。4 个半 LIM 结构域蛋白 3 基因(*FHL3*)属于 FHL(Four and a half LIM domain)基因家族,该家族共有 5 个成员,即 *FHL1*、*FHL2*、*FHL3*、*FHL4*、*FHL5/ACT*<sup>[4]</sup>。*FHL3* 基因的 cDNA 序列全长为 843 bp,共编码 281 个氨基酸,相对分子质

量为 31 181.92 ku,*FHL3* 基因位于人 1 号染色体短臂的末端,包含 6 个外显子和 5 个内含子<sup>[5]</sup>。FHL 家族在不同组织中存在表达特异性,如 *FHL1* 在骨骼肌中表达水平最高,并参与肌球蛋白丝的合成以及肌小结的排列,*FHL2* 在心脏中表达量最高,但在骨骼肌中微表达,*FHL4* 和 *FHL5* 目前仅在睾丸组织中发现具有一定表达量<sup>[6]</sup>。较长时间,学者将研究目标主要集中于 *FHL1* 和 *FHL2* 基因上,对 *FHL3* 基因的研究较少。有研究发现,*FHL3* 也主要在骨骼肌中表达,但在心肌中表达匮乏<sup>[7]</sup>。*FHL3* 蛋白可通过和肌动蛋白(actin)结合负向调控肌动蛋白成束,且在迁移的成肌细胞中,过表达 *FHL3* 可增加并诱导应力纤维解聚<sup>[8]</sup>。Han 等研究发现,*FHL3* 是卫星细胞向成肌细胞肌管分化和融合的负调控因子,Cottle 等研究也发现,*FHL3* 可负向调控肌肉发育、损害 *MYOD* 基因的转录活性,从而抑制肌细胞分化过程<sup>[9–10]</sup>。Zhang 等研究也发现,在生肌过程中 *FHL3* 蛋白能与 CREB 蛋白互作形成复合体,通过介导 CREB 基因的转录促进 *MyHC II  $\alpha$*  的表达,进而抑制 *MyoD* 基因的转录活性<sup>[11]</sup>。以上研究表明,*FHL3* 是调节骨骼肌分化、生成及细胞结构的重要

收稿日期:2022–09–08

基金项目:贵州省科技计划项目(编号:黔科合支撑[2020]1Y029);  
贵州省重点实验室项目(黔科合平台人才(编号:[2020]2003);贵州省“千”层次创新人才项目(编号:[2022](2020)037);贵州省科技计划项目(编号:黔科合基础[2020]1Y138);铜仁市科技支撑计划项目(编号:铜市科研[2020]128);铜仁市科技计划项目(编号:铜市科研[2020]75);大学生创新创业计划项目(编号:S202110665014)。

作者简介:安清明(1987—),男,甘肃景泰人,博士,教授,主要从事动物分子遗传育种研究。E–mail:anqingming2009@163.com。

调控基因。

在畜牧生产中,研究发现猪 *FHL3* 基因在第 2 外显子处第 313 碱基处存在 1 个 A/G 错意突变,且该突变与猪的肉质性状和眼肌面积具有显著相关<sup>[12-13]</sup>。亦有研究表明,*FHL3* 基因表达量与猪肉的肉质评价指标具有一定关联性,如猪肉的肌肉色泽、吸水力、pH 值、肌肉嫩度、肌肉脂肪含量等<sup>[14-15]</sup>。在羊中,张鑫通过转录组测序发现,*FHL3* 基因是影响寒泊羊肉品质和产肉量的重要候选基因<sup>[16]</sup>。课题组前期通过转录组测序也发现,*FHL3* 基因是影响贵州白山羊生长和产肉量的重要候选基因<sup>[17]</sup>。但目前,在畜牧生产中关于 *FHL3* 基因变异与生产性状关联分析的研究极少,山羊中更鲜见研究报道,鉴于 *FHL3* 基因是动物生产性状关联的重要候选基因,因此,本研究拟分析 *FHL3* 基因的核苷酸变异及其与贵州白山羊生长性状的关联性,以期能够筛选出可用于指导贵州白山羊生长性状遗传改良的分子标记位点。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2022 年 2—6 月在铜仁学院贵州省梵净山地区生物多样性保护与利用重点实验室完成。课题组 2021 年 6 月至 2022 年 2 月收集贵州白山羊试验数据,其中,贵州省铜仁市德江县 2 家养殖合作社 36 只、沿河县 2 家养殖合作社 42 只、遵义市务川县 3 家养殖合作社 38 只,共 116 只白山羊血液用于

多态性检测,以铜仁市沿河县、遵义市务川县 2 家养殖合作社的 188 只贵州白山羊(2 周岁龄及以上)作为研究对象用于生长性状关联分析。所有山羊颈静脉采血约 5.0 mL,−20 ℃ 保存备用。用于测定生长性状的所有羊在禁食 24 h 后,测定个体的生长性状数据,包括体质量、体高、体长、胸围。采用试剂盒提取(北京天根生化科技有限公司)DNA,所有 DNA −20 ℃ 保存备用。其中,用于多态性检测的 116 个样本 DNA 用 TE 调整至相同浓度,每管 DNA 取 5 μL 制成混合 DNA,以备后续 PCR 混合池测序筛选核苷酸变异位点。

1.2 引物的设计与 PCR 扩增

根据 GenBank 山羊的 *FHL3* 基因序列(登录号: NC\_030810.1),采用 Primer Premier 5.0 软件设计 6 对引物,包括 *FHL3* 基因的 5′UTR 区、外显子区、内含子区和 3′UTR 区,引物位置详见图 1,不同引物序列信息见表 1,引物由上海生工生物工程股份有限公司合成。PCR 反应体系为 25.0 μL,其中,DNA 模板 1.0 μL,上下游引物各 1.25 μL,2 Master Mix 试剂 12.5 μL,灭菌超纯水 9.0 μL。PCR 扩增程序:94 ℃ 预变性 5 min;94 ℃ 变性 30 s,退火 30 s(各引物退火温度见表 1),72 ℃ 延伸 60 s,37 个循环;最后延伸 10 min。待反应结束后,4 ℃ 冰箱保存。PCR 产物上样于 1.5% 的琼脂糖凝胶,120 V 电压条件下电泳 15 min,在凝胶成像分析系统下观察试验结果。将目的条带清晰的 PCR 产物样品纯化后送至上海生工生物工程有限公司测序。

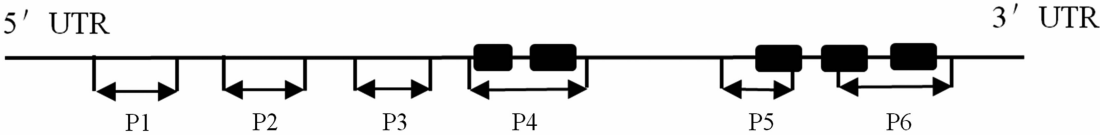


图1 *FHL3*基因引物位置示意

表 1 *FHL3* 基因扩增引物信息

引物	引物序列(5′→3′)	退火温度 (℃)	片段长度 (bp)
P1	F:CTCTTCAGTTTCCCCAGCAG;R:AAGGGAGCCCGTCTTGTATT	60	565
P2	F:CCACGCCCATTTGCCTATT;R:CTTCTACTGCCCTCGTTCCTCATCT	59	750
P3	F:TTCAGTGGCTCCCACTCTCT;R:CTCTCATCGGCTCCTGACTC	61	681
P4	F:TGCCTCTAACAGGGGCTCACT;R:CAAAAAGCAAACAGGCACAA	60	632
P5	F:AATAACGCATTTGGCACACA;R:ATAGCAGGGCAGCAGTAGT	61	715
P6	F:GAGAATGCCTGTCTGCACT;R:TTGAGGAGGGGATTTGAATG	61	612

1.3 数据统计及分析

利用 Lasergene 中的 MegAlign 程序进行序列比

对并判定基因型;利用 PopGene 32.0 计算等位基因频率、基因型频率、遗传纯合度( $H_o$ )、期望杂合度

( $H_e$ )、有效等位基因数( $N_e$ )，平衡 $\chi^2$ 检验；利用 PIC 软件计算群体多态信息含量 (polymorphism information content, PIC)。应用 MINTAB (Version 16, Minitab Inc., Pennsylvania) 一般线性混合效应模型 (General Liner Mixed - effect Models, GLMMs) 评估特定等位基因的存在/缺失、基因型是否对贵州白山羊生长性状存在影响。

对某一特定基因性状进行存在、缺失分析模型中，等位基因或基因型、性别、年龄为固定因素，遵从下列模型进行最小二乘方差分析：

$$Y_{ijmn} = \mu + G_i + C_j + F_m + X_n + e_{ijmn}。$$

其中， $Y$  为相应性状， $\mu$  为群体均值， $G_i$  为年龄效应，

$C_j$  为性别效应， $F_m$  为基因型、等位基因效应， $X_n$  为因素间互作效应， $e_{ijknm}$  为随机误差。所有结果均采用“平均值  $\pm$  标准误”表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 贵州白山羊 *FHL3* 基因核苷酸变异分析

以贵州白山羊混合 DNA 为模板扩增 6 段 *FHL3* 基因片段，由测序结果 (图 2) 可知，引物 P1、P2、P4、P5 和 P6 扩增目的片段基因中未发现核苷酸变异位点，但在 P3 引物扩增片段中发现 1 处变异，为 g. 215 C/T 突变。

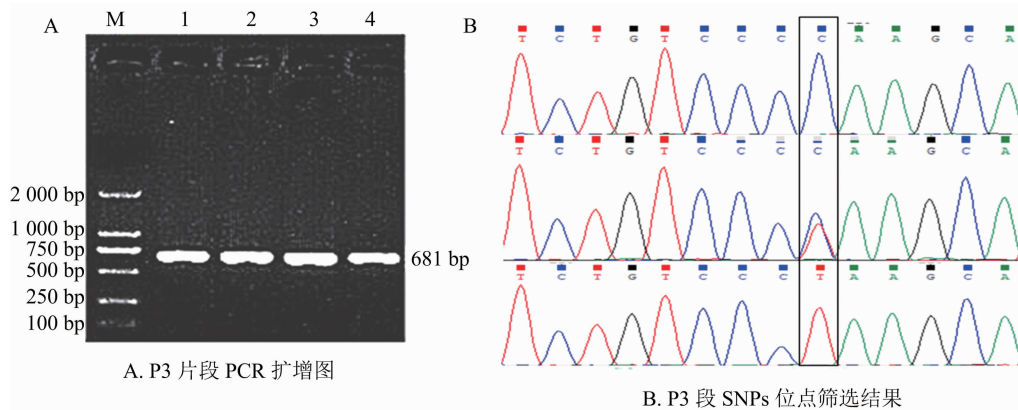


图2 贵州白山羊 *FHL3* 基因 P3 片段扩增及测序结果

### 2.2 贵州白山羊 *FHL3* 基因多态性分析

对 188 份贵州白山羊进行多态性分析，结果 (表 2) 表明，*FHL3* 基因 P3 片段中 g. 215 处存在 1 处核苷酸变异位点，形成等位基因 T 和 C，其频率分别为 47. 07%、52. 93%；构成 3 种基因型，分别是

TT、CT、CC，其频率分别 21. 28%、51. 60%、27. 13%；多态信息含量表明，该位点杂合度高于纯合度，且属于中度多态 ( $0. 25 < PIC < 0. 5$ )， $\chi^2$  检验结果表明，该位点处于 Hardy - Weinberg 不平衡状态 ( $P < 0. 05$ )。

表 2 贵州白山羊 *FHL3* 基因遗传特征

基因型	基因型频率 (%)	等位基因	等位基因频率 (%)	$N_e$	$H_e$	$H_o$	$\chi^2$	PIC
TT	21. 28	T	47. 07	1. 924	0. 560	0. 440	5. 14 ( $P = 0. 023$ )	0. 37
CT	51. 60	C	52. 93					
CC	27. 13							

### 2.3 山羊 *FHL3* 基因变异与生长性状关联性分析

在 *FHL3* 基因 P3 片段上鉴定出的 2 个等位基因 C 和 T，两者频率均  $> 5\%$ ，可用于生长性状关联分析。等位基因存在与缺失分析结果 (表 3) 表明，等位基因对成年白山羊体质量影响不显著 ( $P > 0. 05$ )，而对白山羊体高、体长和胸围均有显著影响 ( $P < 0. 05$ )，且存在等位 C 的群体生长性状均显著高于缺失群体；基因型关联分析结果 (表 4) 表明，CC 基因型的群体在体高、体长和胸围 3 个生长性状

中均显著高于 TT 型群体，因此等位基因 C 可作为贵州白山羊生长性状的优势标记基因。

## 3 讨论

贵州白山羊是著名的地方白山羊品种之一，是贵州当前群体数目最大的山羊品种，是发展贵州畜牧业的重要种质资源。但存在个体小、生长速度慢、饲料转化率低缺点，严重限制了白山羊产业的发展，因此，本研究以前期转录组测序筛选出与贵

表 3 *FHL3* 基因 P3 区等位基因对贵州白山羊生长性状关联分析

性状	等位基因	存在		缺失		<i>P</i> 值
		数据	数量(只)	数据	数量(只)	
体质量(kg)	T	29.26 ± 0.63	137	28.55 ± 1.03	51	0.55
	C	29.05 ± 0.13	148	29.15 ± 0.60	40	0.94
体高(cm)	T	54.99 ± 0.43	137	63.79 ± 0.66	51	<0.01
	C	59.39 ± 0.53	148	50.54 ± 1.06	40	<0.01
体长(cm)	T	49.63 ± 0.58	137	58.33 ± 0.69	51	<0.01
	C	54.54 ± 0.67	148	45.73 ± 1.56	40	<0.01
胸围(cm)	T	69.46 ± 0.38	137	78.76 ± 0.63	51	<0.01
	C	73.36 ± 0.43	148	63.39 ± 1.08	40	<0.01

表 4 *FHL3* 基因 P3 区基因型对贵州白山羊生长性状关联分析

性状	基因型	数量 (只)	平均值 ± 标准差	<i>P</i> 值
体质量(kg)	TT	40	29.15 ± 1.16	0.83
	CT	97	29.31 ± 0.75	
	CC	51	28.55 ± 1.03	
体高(cm)	TT	40	50.43 ± 0.67A	<0.01
	CT	97	56.68 ± 0.41B	
	CC	51	64.17 ± 0.52C	
体长(cm)	TT	40	45.71 ± 0.86A	<0.01
	CT	97	50.99 ± 0.52B	
	CC	51	58.27 ± 0.53C	
胸围(cm)	TT	40	62.27 ± 0.74A	<0.01
	CT	97	70.92 ± 0.33B	
	CC	51	79.55 ± 0.50C	

注:同一性状同一列中不同大写字母代表差异显著(*P* < 0.05)。

州白山羊生长相关候选基因 *FHL3* 为研究对象,分析其遗传变异及对贵州白山羊生长性能的影响。目前,已有部分学者对 *FHL3* 进行了一定的研究,如 Cottle 等研究表明,*FHL3* 基因在骨骼肌中表达最为显著<sup>[10]</sup>。李文涛采用转基因小鼠模型研究发现,*FHL3* 基因对不同肌纤维类型形成的存在一定影响<sup>[18]</sup>。许海洋对转 *FHL3* 基因小鼠骨骼肌进行分析,结果表明高度表达 *FHL3* 基因能够促进肌肉量增多,且 *FHL3* 基因可能对肌肉损伤修复、肌萎缩造成的肌肉消瘦起到一定的修复作用<sup>[19]</sup>。Meeson 等研究发现,*FHL3* 能够协助性调节肌原细胞群和骨骼肌再生,且发现 *FHL3* 和 *SOX15* 在调节肌肉的数量和骨骼肌的再生中共同发挥作用<sup>[20]</sup>。从已有研究来看,*FHL3* 能与其他基因互作参与肌细胞的分化调节、骨骼肌的形成等相应的生物学过程,而骨骼肌是影响动物生长性状的一个重要因素,因此本研究针对 *FHL3* 基因变异对山羊生长性状的影响具有理论支持。

本研究采用 PCR 扩增直接测序法,在不同群体

白山羊中筛选 *FHL3* 基因变异位点,在所选取的 6 个目的片段中仅发现 1 个变异位点,且该位点 *PIC* 为中度多态水平,表明该基因在群体内的多态水平具有进一步提升的空间。家畜的遗传多态性是长期选择与进化的结果,丰富的多态性有利于进化的多向性,是人工选择和育种的基因基础。已有研究表明,贵州白山羊在多种与生长相关的基因中均有不同程度的多态性,表明贵州白山羊具有很好的选育潜能<sup>[21-24]</sup>。 $\chi^2$  检验结果表明,该位点处于 Hardy - Weinberg 不平衡状态,这可能是群体在养殖过程中,自然或人工选择导致的结果。而贵州白山羊在养殖过程中自繁自育情况较严重,这也是可能是导致群体多态性不高,变异位点处于偏离 Hardy - Weinberg 平衡状态的一个原因。

在家畜生产中,有关 *FHL3* 基因的研究报道较少,仅有报道主要针对猪的生产性状。Zuo 等研究发现,猪 *FHL3* 基因第 2 外显子上存在的 A/G 突变对眼肌面积和肉质性状具有重要影响<sup>[12-13]</sup>。亦有研究发现 *FHL3* 基因与猪肉的色泽、吸水力、嫩度、肌内脂肪含量等性状具有一定影响<sup>[14-15]</sup>。但目前在山羊中未见相关报道,笔者所在研究团队前期对不同体质量的贵州白山羊进行转录组测序分析发现,*FHL3* 基因是影响山羊生长的重要候选基因。本研究发现,*FHL3* 基因 g. 215 C/T 突变白山羊体高、体长和胸围均有显著影响,但未发现与体质量具有显著相关。研究发现,胸围是影响山羊体质量的直接因素,体高、体长是影响山羊体质量的间接因素<sup>[25]</sup>。本研究中发现,*FHL3* 基因核苷酸变异对胸围、体高和体长均有显著影响,但却对体质量影响差异不显著,在生产实际中,体尺和胸围性状通常与群体体质量呈正相关,而在本研究中发现,*FHL3* 基因变异与体质量相关性不显著,但在不同基因型分析中发现,CT 型群体的体质量值最高,因

此推测,等位基因 C 和 T 可能在体质量上存在互作影响,杂合型群体的体质量较纯合型高。另外本研究选取研究对象均为成年个体,体尺指标在后续养殖过程中变化不大,贵州牧区的白山羊养殖主要以半舍饲为主,且白山羊的生长速度较为缓慢,本研究结果表明,*FHL3* 基因变异对体质量影响不显著,可能是观测群体育肥效应还未达期望值,表明后期养殖群体还具有很好的育肥增质量空间。但在 *FHL3* 基因不同基因型关联分析中发现,基因型 CC 的群体在体高、体长和胸围 3 个体尺性状中均显著高于 TT 型群体,因此 *FHL3* 基因可作为贵州白山羊生长性状的遗传标记基因,值得进一步扩大样本进行深入研究。

#### 4 结论

本研究在不同地区贵州白山羊 *FHL3* 基因中 6 个不同区域发现,1 个核苷酸变异位点 g. 215 C/T,且该变异位点与贵州白山羊的体高、体长和胸围生长特征显著相关,存在等位基因 C 的群体和 CC 基因型群体具有更好的生长优势。

#### 参考文献:

- [1] Louis H A, Pino J D, Schmeichel K L, et al. Comparison of three members of the cysteine - rich protein family reveals functional conservation and divergent patterns of gene expression[J]. Journal of Biological Chemistry, 1997, 272(43): 27484 - 27491.
- [2] Bach I. The LIM domain: regulation by association[J]. Mechanisms of Development, 2000, 91(1/2): 5 - 17.
- [3] Ostendorff H P, Peirano R I, Peters M A, et al. Ubiquitination - dependent cofactor exchange on LIM homeodomain transcription factors[J]. Nature, 2002, 416(6876): 99 - 103.
- [4] Sánchez - García I, Rabbits T H. The LIM domain: a new structural motif found in zinc - finger - like proteins[J]. Trends in Genetics, 1994, 10(9): 315 - 320.
- [5] Morgan M J, Madgwick A J A. The fourth member of the FHL family of LIM proteins is expressed exclusively in the testis [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1999, 255(2): 251 - 255.
- [6] Xie Z Q, Xu Y, Wei X J, et al. Four and a half LIM domains protein 2 mediates bortezomib - induced osteogenic differentiation of mesenchymal stem cells in multiple myeloma through p53 signaling and  $\beta$  - catenin nuclear enrichment [J]. Frontiers in Oncology, 2021, 11: 729799.
- [7] Lee S M Y, Tsui S K W, Chan K K, et al. Chromosomal mapping of a skeletal muscle specific LIM - only protein FHL3 to the distal end of the short arm of human chromosome 1 [J]. Somatic Cell and Molecular Genetics, 1998, 24(3): 197 - 202.
- [8] Coghill I D, Brown S, Cottle D L, et al. FHL3 is an actin - binding protein that regulates  $\alpha$  - actinin - mediated actin bundling; FHL3 localizes to actin stress fibers and enhances cell spreading and stress fiber disassembly [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(26): 24139 - 24152.
- [9] Han S S, Cui C, Wang Y, et al. FHL3 negatively regulates the differentiation of skeletal muscle satellite cells in chicken [J]. 3 Biotech, 2019, 9(6): 206.
- [10] Cottle D L, McGrath M J, Cowling B S, et al. FHL3 binds MyoD and negatively regulates myotube formation [J]. Journal of Cell Science, 2007, 120(Pt 8): 1423 - 1435.
- [11] Zhang Y X, Li W T, Zhu M F, et al. FHL3 differentially regulates the expression of MyHC isoforms through interactions with MyoD and pCREB [J]. Cellular Signalling, 2016, 28(1): 60 - 73.
- [12] Zuo B, Xiong Y Z, Deng C Y, et al. cDNA cloning, genomic structure and polymorphism of the Porcine FHL3 gene [J]. Animal Genetics, 2004, 35(3): 230 - 233.
- [13] Zuo B, Xiong Y Z, Yang H, et al. Full - length cDNA, expression pattern and association analysis of the Porcine FHL3 gene [J]. Asian - Australasian Journal of Animal Sciences, 2007, 20(10): 1473 - 1477.
- [14] Damon M, Denieul K, Vincent A, et al. Associations between muscle gene expression pattern and technological and sensory meat traits highlight new biomarkers for pork quality assessment [J]. Meat Science, 2013, 95(3): 744 - 754.
- [15] Rohrer G A, Nonneman D J, Miller R K, et al. Association of single nucleotide polymorphism (SNP) markers in candidate genes and QTL regions with pork quality traits in commercial pigs [J]. Meat Science, 2012, 92(4): 511 - 518.
- [16] 张鑫. 基于 RNA - Seq 技术筛选寒泊羊肌肉生长发育相关基因的研究 [D]. 邯郸: 河北工程大学, 2020: 39 - 41.
- [17] 安清明, 王 星, 吴震洋, 等. 基于转录组挖掘不同性别贵州白山羊肌肉生长发育的关键基因及 PI3K/ATK 信号通路分析 [J]. 华北农学报, 2022, 37(3): 213 - 222.
- [18] 李文涛. 利用转基因小鼠模型研究 *FHL3* 基因对不同肌纤维类型形成的影响 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2016: 43 - 46.
- [19] 许海洋. *FHL3* 基因调控肌肉生长和肌纤维类型转化的功能研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018: 56 - 62.
- [20] Meeson A P, Shi X Z, Alexander M S, et al. Sox15 and Fhl3 transcriptionally coactivate Foxk1 and regulate myogenic progenitor cells [J]. The EMBO Journal, 2007, 26(7): 1902 - 1912.
- [21] 康建兵, 罗卫星, 王 锋, 等. 贵州白山羊 *LEPR* 基因多态性 [J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(9): 1870 - 1874.
- [22] 陈 志, 罗卫星, 刘若余, 等. 贵州白山羊 *GFIIB* 基因多态性与生长性状的相关性 [J]. 基因组学与应用生物学, 2013, 32(2): 159 - 164.
- [23] 孙振梅, 陈 祥, 龙威海, 等. 贵州地方山羊 *ADIPOQ* 基因外显子 1 和 3 多态性研究 [J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(3): 500 - 505.
- [24] 贾小姣, 陈亚乐, 王诗佳, 等. 9 个山羊品种微卫星 DNA 遗传多样性分析 [J]. 安徽农业大学学报, 2019, 46(5): 779 - 784.
- [25] 易 爽, 刘宏涛, 张文涛, 等. 放牧务川白山羊羔羊生产性能相关性研究 [J]. 湖北畜牧兽医, 2021, 42(11): 11 - 13.