



栗艳飞,刘洋,姚文,等. 母猪妊娠后期热应激对仔猪肌纤维发育的影响[J]. 南京农业大学学报,2024,47(5):916-922.

LI Yanfei, LIU Yang, YAO Wen, et al. Effects of heat stress in late gestation of sows on muscle fiber development of piglets [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, 47(5): 916-922.

## 母猪妊娠后期热应激对仔猪肌纤维发育的影响

栗艳飞<sup>1</sup>, 刘洋<sup>1</sup>, 姚文<sup>2</sup>, 马文强<sup>1</sup>, 杨晓静<sup>1\*</sup>

(1. 南京农业大学动物医学院/农业农村部动物生理生化重点实验室, 江苏 南京 210095;  
2. 南京农业大学动物科技学院, 江苏 南京 210095)

**摘要:** [目的] 本文旨在探讨母猪妊娠后期热应激对子代骨骼肌分化、发育、凋亡等的影响。 [方法] 选取 12 头预产期相似的大白×长白母猪, 在妊娠后期(妊娠 84 d) 随机分为热应激组(HS, 28~32 °C) 和对照组(CON, 18~22 °C)。母猪分娩后, 每窝取一头断奶仔猪采集背最长肌(LD), 用 Western blot 检测样品中相关蛋白的表达情况。 [结果] 在母猪妊娠后期, 热应激显著提高初乳中 INF- $\gamma$  和 COR 的含量( $P<0.05$ ); 母猪妊娠后期热应激造成断奶仔猪 LD 中 MyoD 蛋白表达水平显著降低( $P<0.05$ ), Myogenin 蛋白表达水平显著升高( $P<0.05$ ), 显著提高断奶仔猪 LD 中肌纤维类型 MyHC II b 的蛋白表达水平( $P<0.05$ ), 但 MyHC II x 蛋白表达水平没有显著变化( $P>0.05$ )。糖代谢相关蛋白检测结果表明, 母猪妊娠后期热应激显著降低断奶仔猪 LD 中糖代谢相关蛋白 PCK1 和 GLUT4 的表达水平( $P<0.05$ ); 凋亡相关蛋白检测结果表明, 母猪妊娠后期热应激造成断奶仔猪 LD 中凋亡相关蛋白 Bax 和 Bcl-2 表达水平显著升高( $P<0.05$ )。 [结论] 母猪妊娠后期热应激可以显著降低断奶仔猪的体重和 LD 重, 可能与 MyoD 在断奶仔猪 LD 中表达水平降低和糖代谢水平降低有关。

**关键词:** 热应激; 母猪; 背最长肌; 仔猪; 妊娠期

中图分类号: S828.9

文献标志码: A

文章编号: 1000-2030(2024)05-0916-07

## Effects of heat stress in late gestation of sows on muscle fiber development of piglets

LI Yanfei<sup>1</sup>, LIU Yang<sup>1</sup>, YAO Wen<sup>2</sup>, MA Wenqiang<sup>1</sup>, YANG Xiaojing<sup>1\*</sup>

(1. College of Veterinary Medicine/Key Laboratory of Animal Physiology and Biochemistry, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

2. College of Animal Science and Technology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** [Objectives] The paper aimed to investigate the effects of heat stress in late gestation on differentiation, development and apoptosis of piglet skeletal muscle. [Methods] Twelve sows (Dabai × Changbai) with similar due dates were selected, in the late gestation (84 days of gestation), the sows were randomly divided into heat stress group (HS, 28–32 °C) and control group (CON, 18–22 °C). After farrowing, *longissimus dorsi* (LD) was collected from one weaning piglet per litter. Western blot was used to detect the expression of related proteins in the samples. [Results] Heat stress of sows during late gestation significantly increased the contents of INF- $\gamma$  and COR in colostrum ( $P<0.05$ ); heat stress in late gestation of sows significantly decreased MyoD protein expression level of LD ( $P<0.05$ ), and increased Myogenin protein expression level of LD ( $P<0.05$ ); and heat stress in late pregnancy of sows, the protein expression level of MyHC II b in LD of weaning piglets significantly increased ( $P<0.05$ ), but MyHC II x protein expression level had no significant changes ( $P>0.05$ ); the glucose metabolism-related protein expression showed that heat stress in late gestation of sows significantly reduced PCK1 and GLUT4 expression levels in LD of weaning piglets ( $P<0.05$ ); the expression levels of apoptosis-related proteins Bax and Bcl-2 in LD of weaning piglets significantly increased by heat stress during late gestation ( $P<0.05$ ). [Conclusions] Heat stress in sows during late gestation could significantly reduce the body weight and LD weight of weaning piglets, it might be related to the decreased expression level of MyoD and glucose metabolism in LD of weaning piglets.

**Keywords:** heat stress; sow; *longissimus dorsi*; piglets; gestation

热应激是机体对外界高温环境的一种反应。在我国南方, 夏季高温高湿通常会造母猪的热应激反应, 给畜牧业造成严重的损失, 关于母猪妊娠期热应激的研究集中在影响母体的生理状况和生产性能<sup>[1-3]</sup>。热应激通常对母猪的生理功能产生不利的影, 比如影响卵母细胞的发育, 降低出生仔猪窝重,

收稿日期: 2023-10-25

基金项目: “十四五”重点研发计划项目(2023YFD1301304)

\* 通信作者: 杨晓静, 教授, 博导, 主要从事动物营养调控研究, E-mail: yangxj@njau.edu.cn。

降低生产性能等<sup>[1,4-5]</sup>。有研究表明热应激会改变机体的糖代谢以及胰岛素敏感程度<sup>[6-8]</sup>,提高凋亡相关蛋白表达<sup>[5,9]</sup>,造成代谢紊乱,影响机体健康和发育。

代谢程序化,也称为母体效应,其在机体发育的关键或者敏感阶段的营养水平和环境状况会对后代的机体功能或器官产生长期的或终生的影响,例如母体营养影响后代的生长发育,包括限饲、高脂等<sup>[10-13]</sup>。

肌肉在胚胎发育的后期形成,骨骼肌卫星细胞是除骨骼肌纤维外的一种骨骼肌细胞,其附着在肌纤维表面。一方面肌卫星细胞可以增殖融合到肌纤维中,促进出生后的肌纤维增长;另一方面,当肌纤维受损或受到刺激时,肌卫星细胞可以被激活进行增殖分化,参与肌纤维的修复,具有干细胞的特性<sup>[14-15]</sup>。骨骼肌的发育状况受到多种肌肉发育调节因子的调节,例如转录因子 Pax (paired box) 家族和生肌调控因子 (myogenic regulatory factors, MRF) 家族等<sup>[16]</sup>。MyHC II b 型肌纤维是一种快收缩酵解型肌纤维,线粒体较少,糖原含量较高,可以快速收缩但不能长久;MyHC I 型肌纤维是一种慢收缩氧化型肌纤维,线粒体含量较高,有氧代谢酶活性较高,收缩缓慢而持久;MyHC II x 型肌纤维是一种中间型肌纤维,且 MyHC II x 型肌纤维在 MyHC I 和 MyHC II 转化过程中发挥重要作用<sup>[17]</sup>。骨骼肌肌纤维类型会影响肉质的色泽、嫩度和脂肪含量<sup>[18-19]</sup>,MyHC I 型肌纤维中的脂质含量相对较高,色泽较红。

仔猪骨骼肌发育对其生长发育有重要的意义,但目前母猪应激对子代骨骼肌发育的影响报道较少。在本试验中以妊娠母猪及其仔猪为研究对象,通过研究母猪妊娠晚期热应激对初乳以及仔猪骨骼肌相关因子以及肌纤维类型的影响,探讨母猪妊娠晚期热应激对仔猪骨骼肌发育的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 主要试剂及仪器

试剂:6×SDS 上样缓冲液(SN336-2);预染蛋白分子质量标准(Thermo Scientific 公司);BCA 蛋白浓度检测试剂盒(Thermo Pierce 公司);蛋白酶抑制剂(南京诺唯赞生物技术公司)。

仪器:组织匀浆机(MS-100R, TOMY);蛋白电泳仪(Min P4, BIO-RAD);蛋白印迹发光仪(VersaDoc 4000MP, Bio-Rad);全波长多功能酶标仪(Synergy 2, BioTek);离心机(Optima L-80 XP, Beckman)。

### 1.2 试验动物分组及样品处理

12 头健康且分娩日期相近的(大白×长白)初产母猪购于江苏省靖江市丰园生态科技有限公司,在妊娠 82 d 时随机均分为 2 组,环境中心有 2 个区域(8 m × 8 m × 3 m)。每个区有 6 个育种栏(2.1 m × 1.8 m),每个栏设置在离地 0.6 m 左右,母猪躺在复合塑料板条上。室内光照周期为光照 15 h/黑暗 9 h。对照组 6 头母猪在 18~22 °C 条件下饲养,热应激组 6 头母猪从妊娠 84 d 开始热应激至自然分娩,在 28~32 °C 环境下饲养。环境温度用大型空调和温度监测设备进行控制,采用单栏饲养,定时(07:00 和 16:30)定量(3 kg·d<sup>-1</sup>)饲喂,自由饮水。仔猪出生后母猪和仔猪均在室温环境下饲养,分别在新生和出生 21 d 后断奶时每窝选择 1 只雄性仔猪进行倒挂保定,在仔猪的第 1 对肋骨与胸骨结合处的前侧方凹陷处采血,采集后的血液放在冰上 2 h,3 000 r·min<sup>-1</sup>离心 15 min 分离血浆;采集背最长肌(*longissimus dorsi*, LD)放置于-80 °C 冰箱备用。

### 1.3 试验方法

**1.3.1 蛋白提取和浓度测定** 称取 50 mg LD 于破碎管中,加入 500 μL RIPA(蛋白酶抑制剂和磷酸化蛋白酶抑制剂),在匀浆仪中 5 000 r·min<sup>-1</sup>的条件下匀浆,约 30 s 至没有肉眼可见组织块为止。将样品匀浆液置于冰盒上并静置 20 min,于 12 000 r·min<sup>-1</sup>离心 20 min,吸取上清液,用 BCA 测定法检测样品的蛋白浓度。用配制好的 RIPA 溶液将蛋白样品稀释至相同浓度,再将蛋白样品和 6×SDS 上样缓冲液以 5:1 体积比配制,然后将样品置于 100 °C 的水浴锅中变性 10 min。将变性好的样品进行分装保存,以备后用。

**1.3.2 免疫印迹(Western blot)分析** 配制适合比例的分离胶,待其凝固后配制浓缩胶,待浓缩胶凝固后在上样孔中加入样品,在 80 V 条件下进行电泳,待样品进入分离胶且蛋白分子质量标准品分离后将电压调为 120 V,直到样品跑到分离胶末端即停止电泳。根据蛋白标准品,切取相应胶带后进行转印:将准备好的滤纸和 NC 膜放入转印液中浸泡约 5 min,然后将海绵、滤纸、分离胶、NC 膜、滤纸和海绵做成三明治结构后置于夹板中(保证各个夹层之间没有气泡存在),将整个夹板置于加满转印液的转印槽中,在 100 V、4 °C 条件下转印 90 min。转印完成后将 NC 膜取出,在含 30 g·L<sup>-1</sup>脱脂奶粉封闭液中封闭 2 h。加一抗孵育,将 NC 膜置于含有目的抗体的杂交袋内,置于 4 °C 摇床上过夜。所用抗体见表 1。第 2 天将 NC 膜置

于 TBST 洗涤液中清洗 3 次,每次 10 min。然后将 NC 膜置于二抗中室温孵育 2 h,再用 TBST 洗 3 次,每次 10 min。将 NC 膜从 TBST 溶液中取出并置于干净的地方,吸取表面的 TBST 液体后将配制好的发光液均匀加至 NC 膜上(A 液与 B 液体积比为 1:1),避光反应 3 min 后将 NC 膜上的发光液除去,置于成像系统中检测蛋白灰度,计算表达量。

表 1 抗体信息表

Table 1 The message of antibodies for Western blot

抗体 Antibody description	生产商 Company	产品编号 Item No.	抗体 Antibody description	生产商 Company	产品编号 Item No.
MyoD	Santa cruz	sc-760	GLUT4	Bioworld	BS3680
Myogenin	Abcam	ab1835	Bax	Abcam	ab32503
MyHC II x	Bioworld	BS8594	Bcl-2	Bioworld	BS65626
MyHC II b	DSHB	10F5	抗鼠二抗 Goat anti-mouse IgG(H+L)-HRP	Bioworld	BS12478
PCK1	CST	12940S	抗兔二抗 Goat anti-rabbit IgG(H+L)-HRP	Bioworld	BS13278

#### 1.4 血浆生化指标检测

使用全自动血液生化分析仪(HITACHI 7020, Tokyo)检测血清中胆固醇(CHOL)、甘油三酯(TG)、葡萄糖(GLU)含量。试剂盒购于美康科技股份有限公司。

#### 1.5 母猪初乳活性因子水平检测

初乳置于 2 mL EP 管,在 4 °C 条件下 4 000 r·min<sup>-1</sup>离心 25 min 脱脂。取离心后乳清(即管内清澈透明液体),置于冰盒中寄送北京福瑞泽生物技术有限公司检测皮质醇(COR)水平。初乳中白介素 6(IL-6)、干扰素  $\gamma$ (INF- $\gamma$ )、肿瘤坏死因子  $\alpha$ (TNF- $\alpha$ )水平按照试剂盒(建成生物有限公司)说明书检测。

#### 1.6 数据及行为分析

本试验数据结果均以( $\bar{x} \pm SE$ )表示。数据采用 Excel 2010 及 SPSS 20.0 软件进行统计分析处理,2 组间的差异显著性采用 *t* 测验,检验 0.05 水平上的差异显著性( $P < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 母猪妊娠后期热应激对母猪初乳中活性因子水平的影响

如表 2 所示,与对照组相比,妊娠后期热应激显著提高母猪初乳中的 COR 和 INF- $\gamma$  水平( $P < 0.05$ ),但对 IL-6 和 TNF- $\alpha$  水平没有显著影响( $P > 0.05$ )。

### 2.2 母猪妊娠后期热应激对新生和断奶仔猪血浆中生化指标的影响

如表 3 所示,与对照组相比,母猪妊娠后期热应激对新生和断奶仔猪血浆中 GLU、CHOL、TG 水平没有显著影响( $P > 0.05$ )。

表 2 热应激对初乳中活性因子水平的影响

Table 2 Effects of heat stress on active factor level of colostrum

指标 Item	对照组 CON	热应激组 HS
白介素 6 水平/(pg·mL <sup>-1</sup> ) IL-6 level	364.67±169.45	240.64±59.90
干扰素 $\gamma$ 水平/(pg·mL <sup>-1</sup> ) INF- $\gamma$ level	96.10±15.22	397.39±98.51*
肿瘤坏死因子 $\alpha$ 水平/ (fmol·mL <sup>-1</sup> ) TNF- $\alpha$ level	5.40±0.24	6.49±0.44
皮质醇水平/(U·L <sup>-1</sup> ) COR level	30.49±1.71	65.83±8.92*

Note: IL-6; Interleukin-6; INF- $\gamma$ ; Interferon- $\gamma$ ; TNF- $\alpha$ ; Tumor necrosis factor- $\alpha$ ; COR; Cortisol. \*  $P < 0.05$ . CON; Control, 18-22 °C; HS; Heat stress, 28-32 °C. The same below.

表 3 新生和断奶仔猪血浆生化指标( $\bar{x} \pm SE$ )Table 3 The plasma biochemical index of newborn piglets and weaning piglets( $\bar{x} \pm SE$ )

指标 Item	新生仔猪 Newborn piglets		断奶仔猪 Weaning piglets	
	对照组 CON	热应激组 HS	对照组 CON	热应激组 HS
葡萄糖水平 GLU level	4.01±0.61	3.23±0.66	7.55±0.60	8.22±0.80
总胆固醇水平 CHOL level	0.09±0.02	0.16±0.03	0.53±0.08	0.63±0.11
甘油三酯水平 TG level	0.11±0.02	0.15±0.03	0.65±0.16	0.71±0.15

Note: GLU; Glucose; CHOL; Cholesterol; TG; Triglyceride.

### 2.3 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪背最长肌(LD)发育相关蛋白表达的影响

如图 1 所示,与对照组相比,母猪妊娠后期热应激会降低断奶仔猪 LD 中的 MyoD 蛋白表达水平( $P < 0.05$ ),显著提高断奶仔猪 LD 中的 Myogenin 蛋白表达水平( $P < 0.05$ )。

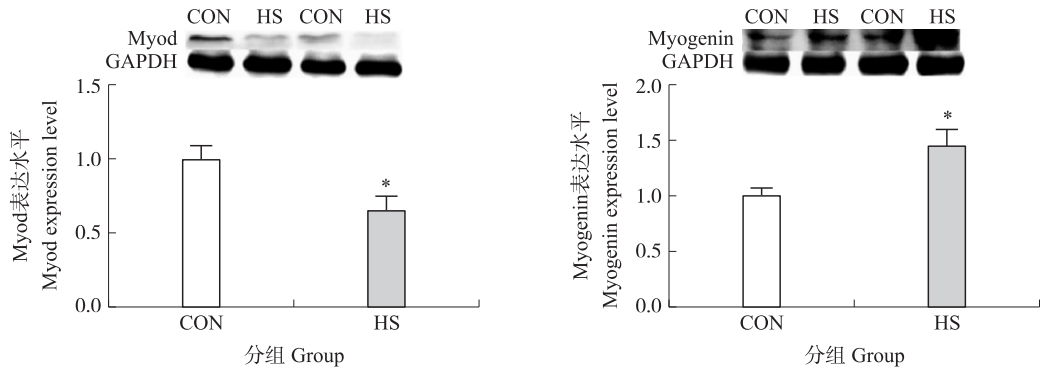


图 1 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪背最长肌(LD)发育相关蛋白表达的影响

Fig. 1 Effects of late gestation heat stress on expressions of *longissimus dorsi*(LD) development related proteins of weaning piglets

2.4 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中肌纤维类型相关蛋白表达的影响

如图 2 所示,与对照组相比,母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中的 MyHC II x 蛋白表达没有显著影响( $P>0.05$ ),但显著提高断奶仔猪 LD 中的 MyHC II b 蛋白表达水平( $P<0.05$ )。

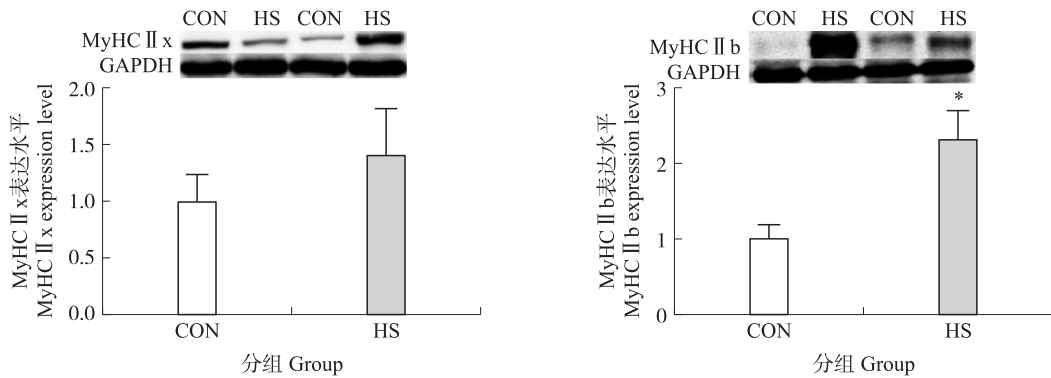


图 2 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中肌纤维类型相关蛋白表达的影响

Fig. 2 Effects of late gestation heat stress on expressions of muscle fiber type related proteins in LD of weaning piglets

2.5 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中糖代谢相关蛋白表达的影响

如图 3 所示,与对照组相比,母猪妊娠后期热应激显著降低断奶仔猪 LD 中的 PCK1 蛋白和 GLUT4 蛋白表达水平( $P<0.05$ )。

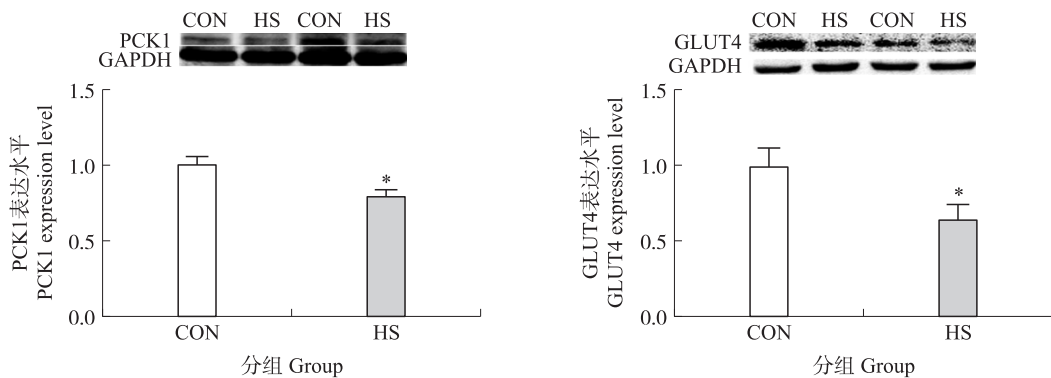


图 3 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中糖代谢相关蛋白表达的影响

Fig. 3 Effects of late gestation heat stress on expressions of glycometabolism related proteins in LD of weaning piglets

2.6 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中凋亡相关蛋白表达的影响

如图 4 所示,与对照组相比,母猪妊娠后期热应激显著提高断奶仔猪 LD 中的 Bax 蛋白表达水平( $P<0.05$ ),显著提高断奶仔猪 LD 中的 Bcl-2 蛋白表达水平( $P<0.05$ ),但是母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪

LD 中的 Bax/Bcl-2 比值没有显著影响( $P>0.05$ )。

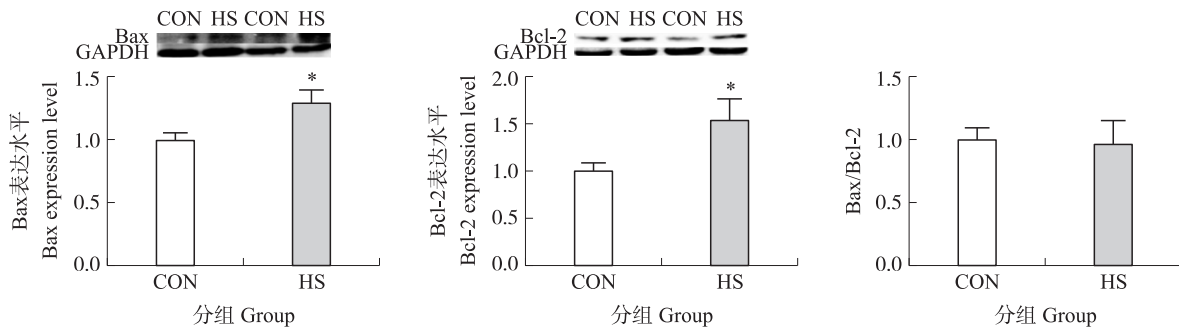


图 4 母猪妊娠后期热应激对断奶仔猪 LD 中凋亡相关蛋白表达的影响

Fig. 4 Effects of late gestation heat stress on expressions of apoptosis related proteins in LD of weaning piglets

### 3 讨论

研究表明夏季高温会显著降低仔猪的出生率,影响子代的生长,给养殖业带来巨大的经济损失。经产母猪在妊娠 112~115 d 逐渐升温进行热应激,对新生仔猪体重没有显著影响,但会显著降低断奶时体重<sup>[20]</sup>,初产母猪在妊娠后期热应激对新生仔猪的体重没有显著影响<sup>[21]</sup>,母猪在妊娠 113 d 开始热应激至 19 d 断奶,显著降低断奶仔猪体重<sup>[22]</sup>,但有研究表明妊娠 4 周开始热应激,在热中性环境下哺乳,会显著降低新生仔猪体重,但对断奶仔猪体重没有显著影响<sup>[4]</sup>。母猪妊娠后期以及哺乳期热应激对初乳泌乳量以及乳成分没有显著影响<sup>[23]</sup>,但也有报道妊娠后期热应激显著降低母猪的产乳量并改变乳成分<sup>[24]</sup>。研究表明,母猪妊娠最后 1 个月的热应激对仔猪产仔数和新生仔猪的体重和 LD 重没有显著影响,但显著降低了断奶仔猪的体重和 LD 重<sup>[25]</sup>。表明母猪妊娠期热应激时间不同、不同妊娠时期热应激以及不同热应激温度均会产生不同影响。本试验中母猪妊娠晚期热应激对断奶仔猪血浆中的 GLU、CHOL、TG 含量没有显著影响,这可能是因为母体子宫对仔猪的保护作用。

MRF 包括 MyoD、Myogenin 和 MRF4 等,这些因子在肌纤维形成过程中遵循一定的规律表达,促进骨骼肌发育<sup>[26-27]</sup>。MyoD 作为一种生肌调节因子,可以促进静止的卫星细胞转化为成肌细胞,促进成肌细胞融合、分化形成成熟的肌纤维<sup>[28-29]</sup>。MyoD 在所有激活分化的卫星细胞中表达,所以可以被认为是激活卫星细胞的一种标志<sup>[30]</sup>,MyoD 在肌管形成过程中发挥重要作用,促进肌细胞增殖,诱导其分化。有研究表明,在鼠和人的成肌细胞和脂肪细胞中过表达 MyoD,可以促进这 2 种细胞向成肌细胞分化,促进肌管形成<sup>[31]</sup>。Myogenin 在肌肉发育和再生过程中发挥重要作用,调节终末分化,Myogenin 表达代表着成肌细胞形成结束,同时也代表多核肌纤维形成开始;Myogenin 在不同的发育阶段以及不同组织中表达有所不同<sup>[32]</sup>。本试验结果表明,母猪妊娠后期热应激显著降低断奶仔猪 LD 的 MyoD 蛋白表达水平,提高断奶仔猪 LD 中的 Myogenin 蛋白表达水平,这表明母猪妊娠后期热应激会显著抑制断奶仔猪成肌细胞分化,影响仔猪 LD 发育。

在骨骼肌发育过程中受到各种因素的调节,MyHC I 型和 MyHC II 肌纤维可以相互转化,MyHC II x 在转化过程中发挥重要作用。有研究表明,热应激会促进 C2C12 细胞中的 *Myh1*、*Myh2* 基因表达<sup>[33-34]</sup>。也有文献报道,育肥猪热应激后对其背最长肌的肌纤维类型没有显著影响<sup>[35]</sup>。本试验结果中母猪妊娠后期热应激显著提高断奶仔猪 LD 中的 MyHC II b 蛋白表达水平,表明母猪妊娠后期热应激会显著影响断奶仔猪 LD 肌纤维分型,对以后肌纤维的发育可能产生影响。热应激对肌纤维类型的不同影响可能是由于热应激发生在仔猪不同的发育阶段。

葡萄糖无法自由通过细胞膜脂质双分子层,需要借助细胞膜上 GLUT 的转运才能实现。有研究表明热应激会显著降低后备母猪骨骼肌纤维膜中的 GLUT4 蛋白表达水平<sup>[36]</sup>,但也有研究表明热应激情况下半腱肌中 *GLUT4* 基因表达水平呈升高趋势<sup>[8]</sup>。在本研究中母猪妊娠后期热应激后糖代谢相关蛋白 PCK1 和 GLUT4 表达水平均显著降低,表明热应激会显著影响断奶仔猪 LD 的能量摄取,对以后肌纤维的发育以及代谢方式可能有影响。

热应激显著提高猪骨骼肌中的 Caspase-2 水平和细胞凋亡水平<sup>[37]</sup>。猪骨骼肌卫星细胞体外热应激后

会显著抑制卫星细胞增殖,诱导凋亡<sup>[9]</sup>。有文献报道热应激会显著影响奶牛乳腺上皮细胞凋亡相关蛋白 Bax/Bcl-2 的表达<sup>[38]</sup>。本试验中,尽管 Bax/Bcl-2 没有显著差异,但 Bax 和 Bcl-2 蛋白水平均显著增加,表明热应激显著影响断奶仔猪骨骼肌的凋亡水平,对骨骼肌的生长发育产生显著影响。

综上,母猪妊娠后期热应激显著降低了断奶仔猪的体重和 LD 重,可能与 MyoD 在断奶仔猪 LD 中表达降低和糖代谢水平降低相关,MyoD 表达降低抑制了卫星细胞向肌管的融合,减缓了 LD 的发育,葡萄糖摄取水平降低会减少能量供应,使得断奶仔猪发育迟缓,其机制有待进一步研究。

#### 参考文献 References:

- [1] He J W, Zheng W J, Lu M Z, et al. A controlled heat stress during late gestation affects thermoregulation, productive performance, and metabolite profiles of primiparous sow[J]. *Journal of Thermal Biology*, 2019, 81: 33-40.
- [2] Wegner K, Lambertz C, Das G, et al. Effects of temperature and temperature-humidity index on the reproductive performance of sows during summer months under a temperate climate[J]. *Animal Science Journal*, 2016, 87(11): 1334-1339.
- [3] Zhang S, Johnson J S, Trottier N L. Effect of dietary near ideal amino acid profile on heat production of lactating sows exposed to thermal neutral and heat stress conditions[J]. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 2020, 11: 75.
- [4] Lucy M C, Safranski T J. Heat stress in pregnant sows; thermal responses and subsequent performance of sows and their offspring[J]. *Molecular Reproduction and Development*, 2017, 84(9): 946-956.
- [5] Lee S, Kang H G, Jeong P S, et al. Heat stress impairs oocyte maturation through ceramide-mediated apoptosis in pigs[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 755: 144144.
- [6] Pearce S C, Mani V, Boddicker R L, et al. Heat stress reduces intestinal barrier integrity and favors intestinal glucose transport in growing pigs[J]. *PLoS One*, 2013, 8(8): e70215.
- [7] Fernandez S M V, Stoakes S K, Abuajamieh M, et al. Heat stress increases insulin sensitivity in pigs[J]. *Physiological Reports*, 2015, 3(8): e12478.
- [8] Cervantes M, Cota M, Arce N, et al. Effect of heat stress on performance and expression of selected amino acid and glucose transporters, HSP90, leptin and ghrelin in growing pigs[J]. *Journal of Thermal Biology*, 2016, 59: 69-76.
- [9] Gao C Q, Zhao Y L, Li H C, et al. Heat stress inhibits proliferation, promotes growth, and induces apoptosis in cultured Lantang swine skeletal muscle satellite cells[J]. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2015, 16(6): 549-559.
- [10] Piles M, Martí J, Reixach J, et al. Genetic parameters of sow feed efficiency during lactation and its underlying traits in a Duroc population[J]. *Animal*, 2020, 14(5): 889-898.
- [11] Lauridsen C. Effects of dietary fatty acids on gut health and function of pigs pre- and post-weaning[J]. *Journal of Animal Science*, 2020, 98(4): skaa086.
- [12] Jin C, Fang Z F, Lin Y, et al. Influence of dietary fat source on sow and litter performance, colostrum and milk fatty acid profile in late gestation and lactation[J]. *Animal Science Journal*, 2017, 88(11): 1768-1778.
- [13] Shi B M, Zhao X, Wang C Q, et al. L-carnitine and fat type in the maternal diet during gestation and lactation modify the fatty acid composition and expression of lipid metabolism-related genes in piglets[J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2019, 103(4): 1207-1217.
- [14] Ahrens H E, Henze H, Schüller S C, et al. Analyzing satellite cell function during skeletal muscle regeneration by cardiotoxin injury and injection of self-delivering siRNA *in vivo*[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2019, 151: 1-10.
- [15] Finnerty C C, McKenna C F, Cambias L A, et al. Inducible satellite cell depletion attenuates skeletal muscle regrowth following a scald-burn injury[J]. *The Journal of Physiology*, 2017, 595(21): 6687-6701.
- [16] Chen B D, Shan T Z. The role of satellite and other functional cell types in muscle repair and regeneration[J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 2019, 40(1): 1-8.
- [17] Schiaffino S, Reggiani C. Fiber types in mammalian skeletal muscles[J]. *Physiological Reviews*, 2011, 91(4): 1447-1531.
- [18] 刘雪明, 阎璐, 霍蔚然, 等. 肌纤维类型对肉品质的影响[J]. *当代畜牧*, 2021(7): 34-37.  
Liu X M, Yan L, Huo W R, et al. Effect of muscle fiber type on meat quality[J]. *Contemporary Animal Husbandry*, 2021(7): 34-37 (in Chinese with English abstract).
- [19] 陈映, 葛桂华, 徐旭, 等. 品种和肌纤维类型对猪肉肉质性状的影响[J]. *中国畜牧杂志*, 2020, 56(11): 52-55, 62.  
Chen Y, Ge G H, Xu X, et al. Effect of different muscle fiber types on meat quality in pigs[J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2020, 56(11): 52-55, 62 (in Chinese with English abstract).
- [20] Muns R, Malmkvist J, Larsen M L V, et al. High environmental temperature around farrowing induced heat stress in crated sows[J]. *Journal of Animal Science*, 2016, 94(1): 377-384.
- [21] Williams A M, Safranski T J, Spiers D E, et al. Effects of a controlled heat stress during late gestation, lactation, and after weaning on thermoregulation, metabolism, and reproduction of primiparous sows[J]. *Journal of Animal Science*, 2013, 91(6): 2700-2714.
- [22] Spencer J D, Boyd R D, Cabrera R, et al. Early weaning to reduce tissue mobilization in lactating sows and milk supplementation to enhance pig weaning weight during extreme heat stress[J]. *Journal of Animal Science*, 2003, 81(8): 2041-2052.

- [23] Chen J,Zhang F T,Guan W T,et al. Increasing selenium supply for heat-stressed or actively cooled sows improves piglet preweaning survival, colostrum and milk composition, as well as maternal selenium, antioxidant status and immunoglobulin transfer[J]. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*,2019,52:89-99.
- [24] Zhang W F,Heng J H,Kim S W,et al. Dietary enzymatically-treated *Artemisia annua* L. supplementation could alleviate oxidative injury and improve reproductive performance of sows reared under high ambient temperature[J]. *Journal of Thermal Biology*,2020,94:102751.
- [25] Li Y F,Fan G Q,Liu Y,et al. Heat stress during late pregnancy of sows influences offspring longissimus dorsi muscle growth at weaning[J]. *Research in Veterinary Science*,2021,136:336-342.
- [26] Asfour H A,Allouh M Z,Said R S. Myogenic regulatory factors: the orchestrators of myogenesis after 30 years of discovery[J]. *Experimental Biology and Medicine*,2018,243(2):118-128.
- [27] Edmondson D G,Olson E N. A gene with homology to the myc similarity region of MyoD1 is expressed during myogenesis and is sufficient to activate the muscle differentiation program[J]. *Genes & Development*,1989,3(5):628-640.
- [28] Wyzykowski J C,Winata T I,Mitin N,et al. Identification of novel MyoD gene targets in proliferating myogenic stem cells[J]. *Molecular and Cellular Biology*,2002,22(17):6199-6208.
- [29] 徐齐宇,王锋,张全兵,等. 生肌调节因子在肌肉发育、发生和再生中的作用[J]. *中华物理医学与康复杂志*,2021,43(6):571-576  
Xu Q Y,Wang F,Zhang Q B,et al. The role of myogenic regulatory factors in muscle development, genesis and regeneration[J]. *Chinese Journal of Physical Medicine and Rehabilitation*,2021,43(6):571-576(in Chinese).
- [30] Bryson-Richardson R J,Currie P D. The genetics of vertebrate myogenesis[J]. *Nature Reviews Genetics*,2008,9:632-646.
- [31] 李永平,梁炳生. MyoD 肌形成作用机制研究进展[J]. *国际骨科学杂志*,2007,28(1):37-40.  
Li Y P,Liang B S. Research progress on the mechanism of MyoD muscle formation[J]. *International Journal of Orthopaedics*,2007,28(1):37-40(in Chinese).
- [32] 韩建刚,关伟军,何晓红,等. 生肌调节因子在绵羊不同胎后期心肌和骨骼肌中的表达[J]. *中国畜牧兽医*,2020,47(10):3123-3131.  
Han J G,Guan W J,He X H,et al. Expression of myogenic regulatory factors in myocardium and skeletal muscle at different fetal stages[J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*,2020,47(10):3123-3131(in Chinese with English abstract).
- [33] Guo Q Y, Miller D, An H Y, et al. Controlled heat stress promotes myofibrillogenesis during myogenesis [J]. *PLoS One*, 2016, 11(11):e0166294.
- [34] 史卓言,刘小平,楚潇然,等. 肌纤维相关基因影响猪肉肉质性状的研究进展[J]. *畜牧与兽医*,2022,54(11):138-142.  
Shi Z Y,Liu X P,Chu X R,et al. Research progress on the influence of muscle fiber related genes on pork quality traits[J]. *Animal Husbandry & Veterinary Medicine*,2022,54(4):17-24(in Chinese).
- [35] 杨培歌,冯跃进,郝月,等. 持续高温应激对肥育猪生产性能、胴体性状、背最长肌营养物质含量及肌纤维特性的影响[J]. *动物营养学报*,2014,26(9):2503-2512.  
Yang P G,Feng Y J,Hao Y,et al. Effects of constant heat stress on performance, carcass traits, nutrition content and myofiber characteristics of longissimus dorsi in finishing pigs[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*,2014,26(9):2503-2512(in Chinese with English abstract).
- [36] Ganesan S,Summers C M,Pearce S C,et al. Short-term heat stress altered metabolism and insulin signaling in skeletal muscle[J]. *Journal of Animal Science*,2018,96(1):154-167.
- [37] Ganesan S,Pearce S C,Gabler N K,et al. Short-term heat stress results in increased apoptotic signaling and autophagy in oxidative skeletal muscle in *Sus scrofa*[J]. *Journal of Thermal Biology*,2018,72:73-80.
- [38] 杨敏,杨彩霞,李亚南,等. 胆碱对热应激诱导的奶牛乳腺上皮细胞凋亡的影响[J]. *南京农业大学学报*,2022,45(1):156-163. DOI: 10.7685/jnau.202102009.  
Yang M,Yang C X,Li Y N,et al. Effects of choline on apoptosis of heat stress-induced bovine mammary epithelial cells[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*,2022,45(1):156-163(in Chinese with English abstract).

责任编辑:周广礼