

圈养大熊猫种群性比失衡现象产生机制的探究

乔麦菊, 赖燕舞, 李仁贵, 邓 涛, 周应敏, 罗 波*

(中国大熊猫保护研究中心 大熊猫国家公园珍稀动物保护生物学国家林业和草原局重点实验室, 中国四川 成都 611800)

摘要: 大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)的迁地保护工作已开展了近 70 年,基本实现了圈养种群的自我维持。根据 2019 年大熊猫谱系,现存圈养大熊猫种群($n=612$)的总性比为 1.22 : 1 (♀ 336/♂ 276),与 1 : 1 的性比有显著性差异($P=0.015$),目前尚未开展性比失衡现象产生机制的探究工作。本研究以全国最大的圈养大熊猫种群为研究对象,梳理了该种群 36 年的出生性比、11 年的分年龄雌雄个体数量和分年龄死亡雌雄个体数量,计算了出生性比和预期寿命等数据,旨在探究性比失衡的内在原因。结果显示,圈养大熊猫种群的出生性比为 1.01 : 1,与 1 : 1 的性比无显著性差异($P=0.926$);雄性大熊猫在幼年阶段死亡的比例高于雌性(♀ 38.24%/♂ 48.72%);圈养大熊猫的出生预期寿命中位数为 21.4 岁,其中雌性为 23.5 岁,雄性为 19.8 岁,雌性预期寿命比雄性长 3.7 岁。研究表明,圈养大熊猫种群性比失衡的内在原因是雄性大熊猫幼年阶段的死亡比例高于雌性,且雌性大熊猫预期寿命更长。本研究聚焦圈养大熊猫种群的性比失衡问题,首次计算了圈养大熊猫的预期寿命,可为圈养大熊猫种群的饲养管理和野外大熊猫种群性比问题的进一步研究提供参考。

关键词: 大熊猫; 性比; 性比失衡; 预期寿命

中图分类号: Q958

文献标志码: A

文章编号: 1007-7847(2024)01-0065-06

Study on the Mechanism of Gender Imbalance in Captive Giant Panda Population

QIAO Maiju, LAI Yanwu, LI Rengui, DENG Tao, ZHOU Yingmin, LUO Bo*

(Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Conservation Biology of Rare Animals in the Giant Panda National Park, China Conservation and Research Center for the Giant Panda, Chengdu 611800, Sichuan, China)

Abstract: The *ex-situ* conservation of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) has been carried out for nearly 70 years. Nowadays, the captive population is genetically healthy and basically self-sustaining. According to the 2019 giant panda pedigrees, the total sex ratio of the existing captive giant panda population ($n=612$) is 1.22 : 1 (♀ 336/♂ 276), which is significantly different from that of 1 : 1 ($P=0.015$). At present, the research on the mechanism of sex ratio imbalance has not been conducted. In this study, the largest captive giant panda population in China was taken as the research object. The data about the population in the sex ratio at birth for 36 years and the numbers of individuals and dead ones by sex and age for 11 years were analyzed. The sex ratio at birth and life expectancy of captive giant panda were calculated for the first time. The results showed that the sex ratio at birth of the biggest captive giant panda population was 1.01 : 1, which was not significantly different from the sex ratio of 1 : 1 ($P=0.926$). The mortality rate of male pandas at the early stage was higher than that of female pandas (♀ 38.24%/♂ 48.72%). The median life expectancy at birth was 21.4 years, 23.5 years for females and 19.8 years for males. The findings suggested that two reasons were responsible for the gender imbalance of captive giant pandas: the higher mortality rate of male pandas at the early stage and the longer life expectancy of female pandas. The results provide a basis for the breeding and management of captive giant pandas and for research on wild giant panda population in the future.

收稿日期: 2023-07-24; 修回日期: 2023-09-21; 网络首发日期: 2023-11-01

基金项目: 中国大熊猫保护研究中心 2018“科研年项目”

作者简介: 乔麦菊(1986—), 女, 山东莱阳人, 博士, 高级工程师, 主要从事珍稀动物保护生物学研究; * 通信作者: 罗波(1981—), 男, 四川成都人, 高级工程师, 主要从事大熊猫饲养繁殖研究, E-mail: boluo911@126.com。

Key words: giant panda; sex ratio; gender imbalance; life expectancy

(*Life Science Research*, 2024, 28(1): 065–070)

大熊猫是以竹子为主食的食肉目动物,与剑齿虎同为第三纪孑遗动物,是我国就地保护(*in-situ conservation*)和迁地保护(*ex-situ conservation*)最为成功的珍稀动物之一^[1]。我国已经正式成立了跨越四川、陕西、甘肃 3 省 12 市 30 县的大熊猫国家公园,覆盖大熊猫栖息地面积的 70%,就地保护大熊猫的同时伞护了同域分布的其他野生动物^[2-4]。大熊猫的迁地保护圈养繁育工作已经开展了近 70 年,2022 年底全球圈养大熊猫种群数量达到 698 只,较 10 年前增长近 1 倍,实现了人工繁育种群的快速发展和自我维持^[5-6]。

性比(*sex ratio*)是指种群中雌雄个体的比例,是种群统计学的主要研究内容之一,性比的变化对种群数量的动态变化有明显的影响^[7]。根据 2019 年大熊猫谱系数据,大熊猫现存圈养种群($n=612$)的总性比为 1.22 : 1 (♀ 336/♂ 276)^[8],雌性个体偏多。这是否意味着圈养大熊猫种群出现了显著的性别失衡?大熊猫的出生性比出现了偏移?而且,性比失衡是否与雌性个体的预期寿命(*life expectancy*)更长,雄性幼崽的死亡率较高有关?目前,有关大熊猫种群性比失衡现象产生机制的研究工作尚未展开。本文的研究对象为全国最大的圈养大熊猫种群——中国大熊猫保护研究中心(以下简称为熊猫中心)的圈养种群,全国过半的圈养大熊猫生活在这里^[9],种群保存了较高的遗传多样性水平和较低的近亲交配水平^[10]。本文梳理了熊猫中心圈养种群 36 年的出生性比,11 年的死亡数据,并统计了每一年大熊猫种群的分年龄雌雄个体数量、分年龄死亡雌雄个体数量,计算了出生性比和预期寿命等数据,旨在回答以下问题: 1) 大熊猫圈养种群是否存在显著的性比失衡? 2) 性比失衡的原因是什么? 研究结果有助于了解目前圈养大熊猫种群性比失衡现象产生的内在原因,对圈养大熊猫种群的饲养管理工作和野外大熊猫种群性比问题的进一步研究有一定的参考价值。

1 研究方法

统计 1986—2021 年熊猫中心新生大熊猫的出生性比。统计 2008—2018 年,共计 11 年间每一年大熊猫种群的分年龄雌雄个体数量、分年龄死亡雌雄个体数量。采用卡方拟合优度检验的方

法研究实际性比情况是否与预期性比表现一致,将检验的预期性比设置为 1 : 1,采用加权格式运算^[11]。雌雄大熊猫死亡个体的平均年龄用平均值±标准差($\bar{x}\pm s$)表示。

预期寿命可定义为假设一个群体当前的分年龄死亡率保持不变,一个出生在该群体中的婴儿可以生存的平均年龄,其与性别、种族有着紧密的联系^[12]。预期寿命是衡量一个群体健康水平的重要指标,反映出社会卫生健康水平和生活质量的高低。预期寿命可以计算一个群体的平均死亡年龄,但它不等于当年死亡个体的平均年龄。参照文献[13]的小区域种群预期寿命计算方法,将大熊猫种群按年龄划分为 0 岁、1~2 岁、3~5 岁、6~8 岁、9~11 岁、12~14 岁、15~17 岁、18~20 岁、≥21 岁共计 9 个年龄段,统计每一个年龄段的种群大小和死亡个体数,代入模型计算预期寿命。

2 结果

2.1 圈养大熊猫种群的性比显著失衡

根据 2019 年大熊猫谱系数据(2019 年之后的谱系尚未公开),大熊猫现存圈养种群($n=612$)的总性比为 1.22 : 1 (♀ 336/♂ 276)。进一步采用卡方拟合优度检验的方法计算显著性差异,结果见表 1: 现存圈养种群的性比与 1 : 1 的性比有显著性差异($P=0.015$),雌性个体偏多,表明现存圈养种群性比与预期性比有显著性差异,圈养大熊猫种群出现了显著的性比失衡现象。

2.2 大熊猫的出生性比接近 1 : 1

1986 年熊猫中心开始圈养繁育大熊猫,截至 2021 年,36 年间熊猫中心圈养出生大熊猫共计 485 只,其中雌性 234 只,雄性 232 只,未知性别 19 只(因为从外生殖器判断幼年大熊猫的性别,尤其是初生幼崽的性别非常困难,且未对部分夭折大熊猫幼崽进行进一步的性别鉴定,所以记录上显示性别未定),新生大熊猫的雌雄性比为 1.01 : 1,与 1 : 1 的性比无显著差异($P=0.926$)。1986—2021 年新生雌雄两性大熊猫数量的年度分布见图 1。

2.3 雄性大熊猫幼年阶段的死亡比例高于雌性

2008—2018 年共计 11 年间,熊猫中心总计死亡大熊猫 73 只,其中雄性 39 只,雌性 34 只。雌性大熊猫死亡个体的平均年龄为(10.74 ± 11.74)

表 1 性比的卡方拟合优度检验
Table 1 Chi-square goodness-of-fit test of sex ratio

Gender	Observed frequency	Expected frequency	Residual	Observed proportion	Expected proportion	χ^2	P
Male	276	306	-30	45.10%	50.00%	5.882	0.015
Female	336	306	30	54.90%	50.00%		

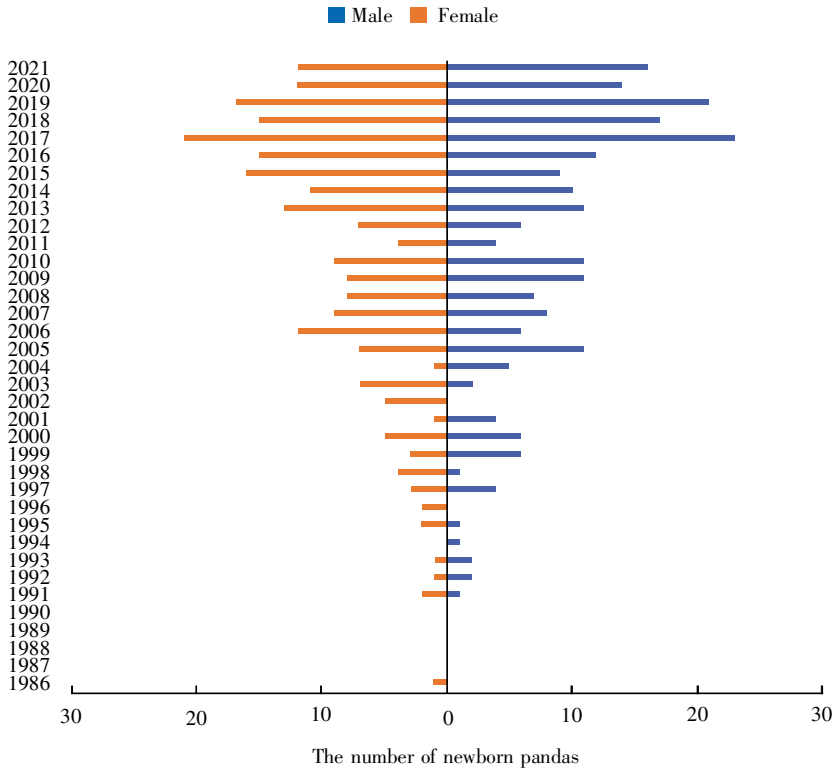


图 1 新生雌雄大熊猫数量的年度分布图, 1986—2021
Fig.1 Annual distribution of newborn male and female giant pandas, 1986—2021

岁, 雄性大熊猫死亡个体的平均年龄为(8.06±10.42)年。根据消化系统和生殖系统的发育, 将大熊猫按照年龄划分为 4 个阶段——幼年(<1.5 岁)、亚成年(1.5~5 岁)、成年(5~20 岁)和老年(>20 岁)^[8], 不同年龄阶段雌雄大熊猫的死亡数量见表 2, 雌雄两性大熊猫死亡年龄段的分布见图 2。结果显示: 雌雄两性大熊猫在幼年阶段的死亡比例均最高, 在亚成年阶段的死亡比例均最低; 雄性大熊猫在幼年和亚成年夭亡的比例高于雌性, 而在成年和老

年阶段的死亡比例低于雌性。
2.4 雌性大熊猫的预期寿命长于雄性
2008—2018 年, 雌雄两性大熊猫的出生预期寿命见图 3。从图中可知, 在这 11 年间, 雌性大熊猫的预期寿命在 23 岁左右波动, 雄性大熊猫的预期寿命在 20 岁左右波动, 总体来看, 雌性大熊猫的预期寿命长于雄性。
综合 11 年的数据, 熊猫中心圈养大熊猫种群的出生预期寿命中位数为 21.4 岁。其中, 雌性

表 2 不同年龄阶段雌雄大熊猫的死亡数量
Table 2 Number of dead male and female giant pandas at different ages

Age group	Number (percentage)		Sum (percentage)	χ^2	P
	Female	Male			
Juvenile	13 (38.24%)	19 (48.72%)	32 (43.84%)	1.72	0.632
Sub-adult	4 (11.76%)	6 (15.38%)	10 (13.70%)		
Adult	7 (20.59%)	7 (17.95%)	14 (19.18%)		
Elderly	10 (29.41%)	7 (17.95%)	17 (23.29%)		
Total	34	39	73		

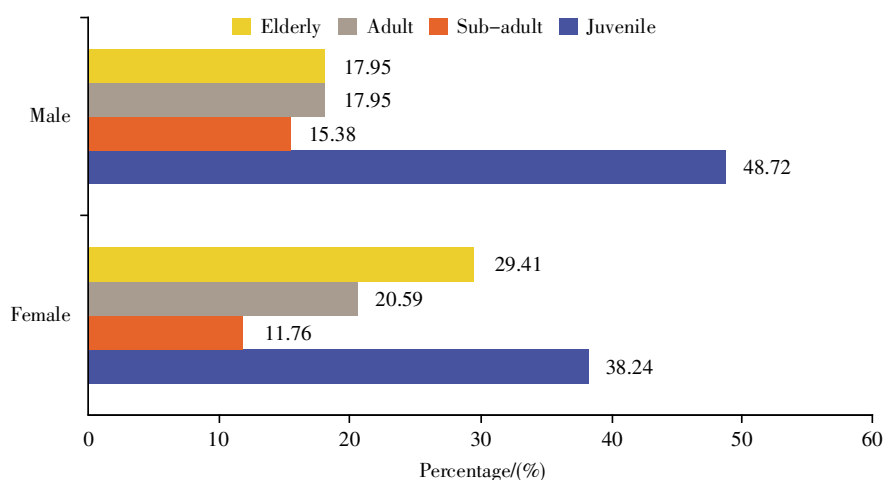


图 2 雌雄两性大熊猫死亡年龄段分布图

Fig.2 Distribution of dead male and female giant pandas at different ages

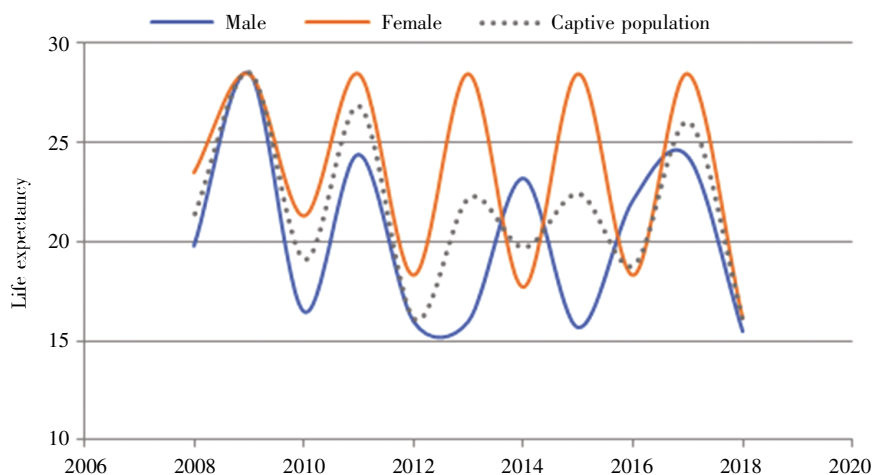


图 3 雌雄两性大熊猫的出生预期寿命图, 2008—2018

Fig.3 Life expectancy of male and female giant pandas at birth, 2008—2018

大熊猫的出生预期寿命中位数为 23.5 岁, 雄性大熊猫的出生预期寿命中位数为 19.8 岁, 雌性大熊猫的出生预期寿命中位数比雄性长 3.7 岁。

3 讨论

根据 Fisher 性比理论, 大多数生物种群的性比倾向于 1 : 1^[14]。本文数据显示, 现存圈养大熊猫种群的性比为 1.22 : 1, 出现了显著的性比失衡 ($P=0.015$), 雌性个体偏多(表 1)。大熊猫的交配制度为多雄多雌制^[15-16], 雌性个体比例的增加有利于提高种群的出生率, 雌性偏多的性别比例可能是大熊猫应对高胁迫环境的一种适应。出生性比的差异会导致种群性比的偏移^[17]。在无人为操控的前提下, 人类的出生性比基本保持稳定, 性比中位数为 100 : 105.9 (♀ : ♂), 雄性个体稍多^[18]。

在 1986—2021 年的 36 年间, 熊猫中心圈养大熊猫的出生性比为 1.01 : 1 (♀ : ♂) (图 1), 与 1 : 1 的性比无显著性差异, 说明出生性比未发生偏移。

大熊猫是典型的晚成性哺乳动物, 出生幼崽平均体重为 (0.16 ± 0.04) kg, 生存能力极弱^[19]。在 2008—2018 年的 11 年间, 熊猫中心共计死亡大熊猫 73 只, 幼年阶段的死亡占比最高(43.84%), 且幼年雄性大熊猫的死亡比例高于雌性(表 2、图 2)。在人类, 男性婴幼儿的死亡率亦高于女性^[20], 主要原因有两个: 一是女性的免疫系统更强大, 可更有效地对抗传染病^[21]; 二是受男女性腺类固醇分泌差异的影响, 男婴呼吸系统发育不健全的概率更高^[22]。大熊猫雄性幼崽和雌性幼崽的初生体重不存在显著性差异^[23], 雄性幼崽死亡比例更高的原因有待进一步研究。

从 2000 年到 2019 年,全球人类预期寿命从 66.8 岁提高到 73.3 岁,也就是说 3 年提高了 1 岁^[12]。本文数据显示,在 2008—2018 年的 11 年间,大熊猫种群的预期寿命呈波动状态(图 3),并未像同时期全球人类的预期寿命一样表现为稳步上升的趋势,预期寿命中位数为 21.4 岁。主要原因可能是,相对于人类种群的数量来说,大熊猫种群太小,某一年度死亡个体的增加会导致种群预期寿命出现较大的波动;另外,统计数据的时间跨度较短,其间饲养环境、管理模式等可能影响种群预期寿命的主要因素相对稳定。本研究表明,雌性大熊猫的预期寿命比雄性长 3.7 岁。实际上,大多数哺乳动物表现为雌性更长寿^[24-25]。2019 年全世界人类女性平均预期寿命比男性长约 5.1 年,此平均寿命差距在 20 年来基本保持稳定^[12]。寿命性别差异的发生机制非常复杂,现有研究显示,人类寿命性别差异的原因有线粒体基因组的母系遗传导致不利于男性的基因突变积累^[26-28]、X 染色体的不对称遗传导致 X 染色体上的隐性有害基因对男性的影响大于女性^[29]、DNA 甲基化水平的性别差异^[30]、端粒长度的性别差异^[31-32]、不健康的生活方式(如男性吸烟导致较高的死亡率^[33])等。目前,人们尚未对大熊猫性别间寿命差异的内在机制开展相关研究。总体而言,圈养条件下雄性大熊猫幼崽更易夭折,雌性大熊猫更为长寿。

4 结论

现存圈养大熊猫种群的总性比与 1:1 的性比有显著性差异,出现性比失衡现象。圈养大熊猫种群性比失衡的内在原因是雄性大熊猫幼年阶段死亡比例高于雌性,且雌性大熊猫预期寿命更长。未来,大熊猫的日常饲养管理应充分考虑性别差异,更加关注雄性大熊猫幼崽的抚育,争取逐步减小雌雄大熊猫预期寿命的差距,提高整个圈养种群的预期寿命。

参考文献(References):

- [1] 蒋志刚, 马勇, 吴毅, 等. 中国哺乳动物多样性[J]. 生物多样性 (JIANG Zhigang, MA Yong, WU Yi, *et al.* China's mammalian diversity[J]. Biodiversity Science), 2015, 23(3): 351–364.
- [2] WEI F W, COSTANZA R, DAI Q, *et al.* The value of ecosystem services from giant panda reserves[J]. Current Biology, 2018, 28 (13): 2174–2180.e7.
- [3] HUANG Q Y, FEI Y X, YANG H B, *et al.* Giant Panda National Park, a step towards streamlining protected areas and cohesive conservation management in China[J]. Global Ecology and Con-

- servation, 2020, 22: e00947.
- [4] 李晟, 冯杰, 李彬彬, 等. 大熊猫国家公园体制试点的经验与挑战[J]. 生物多样性(LI Sheng, FENG Jie, LI Binbin, *et al.* The Giant Panda National Park: experiences and lessons learned from the pilot[J]. Biodiversity Science), 2021, 29(3): 307–311.
- [5] 赵素芬, 张成林, 谢钟, 等. 圈养大熊猫生命表及种群动态研究[J]. 四川动物(ZHAO Sufen, ZHANG Chenglin, XIE Zhong, *et al.* Life table and population dynamic analysis of captive giant pandas[J]. Sichuan Journal of Zoology), 2017, 36(2): 145–151.
- [6] 国家林业和草原局. 国家林草局: 三百余种珍稀濒危野生动植物野外种群数量上升[EB/OL]. (2023-05-22) [2023-09-21]. <http://www.forestry.gov.cn/c/www/lcdt/502762.jhtml>.
- [7] 孙儒泳. 动物生态学原理[M]. 3 版. 北京: 北京师范大学出版社(SUN Ruyong, Principles of Animal Ecology[M]. 3rd ed. Beijing: Beijing Normal University Press), 2001: 139–145.
- [8] 周世强, 罗波, 宋仕贤, 等. 圈养繁殖大熊猫生存力的影响因素分析——基于大熊猫谱系数据[J]. 四川动物(ZHOU Shi-qiang, LUO Bo, SONG Shixian, *et al.* Analysis of factors influencing the viability of captive-bred pandas: based on the data of 2019 International Studbook for Giant Panda[J]. Sichuan Journal of Zoology), 2021, 40(3): 275–284.
- [9] 国家林业和草原局. 全国第四次大熊猫调查报告[M]. 北京: 科学出版社(National Forestry and Grassland Administration. The 4th National Survey Report on Giant Panda in China[M]. Beijing: Science Press), 2021: 170.
- [10] SHAN L, HU Y B, ZHU L F, *et al.* Large-scale genetic survey provides insights into the captive management and reintroduction of giant pandas[J]. Molecular Biology and Evolution, 2014, 31(10): 2663–2671.
- [11] 杨振海, 程维虎, 张军舰. 拟合优度检验[M]. 北京: 科学出版社(YANG Zhenhai, CHENG Weihu, ZHANG Junjian. Chi-square Goodness of Fit Test[M]. Beijing: Science Press), 2011: 15–189.
- [12] World Health Organization. World health statistics 2022: monitoring health for the SDGs, sustainable development goals[EB/OL]. (2022-05-19) [2023-09-15]. <https://www.who.int/publications/i/item/9789240051157>.
- [13] EAYRES D, WILLIAMS E S. Evaluation of methodologies for small area life expectancy estimation[J]. Journal of Epidemiology and Community Health, 2004, 58(3): 243–249.
- [14] EDWARDS A W F. The genetical theory of natural selection[J]. Genetics, 2000, 154(4): 1419–1426.
- [15] 胡锦矗, SCHALLER G B, 潘文石, 等. 卧龙的大熊猫[M]. 成都: 四川科学技术出版社(HU Jinchu, SCHALLER G B, PAN Wenshi, *et al.* Wolong's Giant Panda[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press), 1985: 117–158.
- [16] 潘文石, 吕植, 朱小健, 等. 继续生存的机会[M]. 北京: 北京大学出版社(PAN Wenshi, LÜ Zhi, ZHU Xiaojian, *et al.* A Chance for Lasting Survival[M]. Beijing: Peking University Press), 2001: 144–145.
- [17] COALE A J. Excess female mortality and the balance of the sexes in the population: an estimate of the number of “missing females”[J]. Population and Development Review, 1991, 17(3): 517–523.
- [18] HESKETH T, XING Z W. Abnormal sex ratios in human populations: causes and consequences[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2006, 103(36): 13271–13275.
- [19] 黄祥明, 奉永友, 兰景超, 等. 圈养大熊猫幼仔的早期体重变化[J]. 兽类学报(HUANG Xiangming, FENG Yongyou, LAN Jingchao, *et al.* Changes in body weight of captive giant panda cubs at early age[J]. Acta Theriologica Sinica), 2021, 41(2): 224–234.

- [20] DREVENSTEDT G L, CRIMMINS E M, VASUNILASHORN S, *et al.* The rise and fall of excess male infant mortality[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2008, 105(13): 5016–5021.
- [21] READ J S, TROENDLE J F, KLEBANOFF M A. Infectious disease mortality among infants in the United States, 1983 through 1987[J]. American Journal of Public Health, 1997, 87(2): 192–198.
- [22] MAGE D T, DONNER E M. The fifty percent male excess of infant respiratory mortality[J]. Acta Paediatrica, 2004, 93(9): 1210–1215.
- [23] 张明春, 周晓, 吴虹林, 等. 圈养大熊猫体重的变化规律[J]. 兽类学报(ZHANG Mingchun, ZHOU Xiao, WU Honglin, *et al.* Variation of body weight in all age groups of captive giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*)[J]. Acta Theriologica Sinica, 2021, 41(4): 468–475.
- [24] BRONIKOWSKI A M, ALTMANN J, BROCKMAN D K, *et al.* Aging in the natural world: comparative data reveal similar mortality patterns across primates[J]. Science, 2011, 331(6022): 1325–1328.
- [25] 陈家瑞, 张守栋, 李邦, 等. 利用胎盘研究藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)初生性别比例[J]. 生命科学研究(CHEN Jiarui, ZHANG Shoudong, LI Bang, *et al.* Studies on offspring sex ratio of Tibetan antelope (*Pantholops hodgsonii*) by placenta[J]. Life Science Research, 2016, 20(6): 471–474, 496.
- [26] FRANK S A, HURST L D. Mitochondria and male disease[J]. Nature, 1996, 383(6597): 224.
- [27] INNOCENTI P, MORROW E H, DOWLING D K. Experimental evidence supports a sex-specific selective sieve in mitochondrial genome evolution[J]. Science, 2011, 332(6031): 845–848.
- [28] CAMUS M F, CLANCY D J, DOWLING D K. Mitochondria, maternal inheritance, and male aging[J]. Current Biology, 2012, 22(18): 1717–1721.
- [29] TOWER J. Sex-specific regulation of aging and apoptosis[J]. Mechanisms of Ageing and Development, 2006, 127(9): 705–718.
- [30] HORVATH S, GURVEN M, LEVINE M E, *et al.* An epigenetic clock analysis of race/ethnicity, sex, and coronary heart disease[J]. Genome Biology, 2016, 17: 171.
- [31] JOENG K S, SONG E J, LEE K J, *et al.* Long lifespan in worms with long telomeric DNA[J]. Nature Genetics, 2004, 36(6): 607–611.
- [32] WATSON R L, BIRD E J, UNDERWOOD S, *et al.* Sex differences in leucocyte telomere length in a free-living mammal[J]. Molecular Ecology, 2017, 26(12): 3230–3240.
- [33] BELTRÁN-SÁNCHEZ H, FINCH C E, CRIMMINS E M. Twentieth century surge of excess adult male mortality[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2015, 112(29): 8993–8998.

(上接第 47 页)

- [65] SONG H W, FENG X, ZHANG H, *et al.* METTL3 and ALKBH5 oppositely regulate m⁶A modification of TFEB mRNA, which dictates the fate of hypoxia/reoxygenation-treated cardiomyocytes[J]. Autophagy, 2019, 15(8): 1419–1437.
- [66] LI Q, NI Y, ZHANG L R, *et al.* HIF-1 α -induced expression of m⁶A reader YTHDF1 drives hypoxia-induced autophagy and malignancy of hepatocellular carcinoma by promoting ATG2A and ATG14 translation[J]. Signal Transduction and Targeted Therapy, 2021, 6: 76.
- [67] CHEN X, GONG W, SHAO X Y, *et al.* METTL3-mediated m⁶A modification of ATG7 regulates autophagy-GATA4 axis to promote cellular senescence and osteoarthritis progression[J]. Annals of the Rheumatic Diseases, 2022, 81(1): 87–99.
- [68] CAO Z B, ZHANG L, HONG R Y, *et al.* METTL3-mediated m⁶A methylation negatively modulates autophagy to support porcine blastocyst development[J]. Biology of Reproduction, 2021, 104(5): 1008–1021.
- [69] SHETTY S, HALL M N. More writing: mTORC1 promotes m⁶A mRNA methylation[J]. Molecular Cell, 2021, 81(10): 2057–2058.
- [70] CHO S, LEE G, PICKERING B F, *et al.* mTORC1 promotes cell growth via m⁶A-dependent mRNA degradation[J]. Molecular Cell, 2021, 81(10): 2064–2075.e8.
- [71] VILLA E, SAHU U, O'HARA B P, *et al.* mTORC1 stimulates cell growth through SAM synthesis and m⁶A mRNA-dependent control of protein synthesis[J]. Molecular Cell, 2021, 81(10): 2076–2093.e9.
- [72] JIN S H, ZHANG X Y, MIAO Y Y, *et al.* m⁶A RNA modification controls autophagy through upregulating ULK1 protein abundance[J]. Cell Research, 2018, 28(9): 955–957.
- [73] SHEN M, LI Y J, WANG Y Q, *et al.* N⁶-Methyladenosine modification regulates ferroptosis through autophagy signaling pathway in hepatic stellate cells[J]. Redox Biology, 2021, 47: 102151.
- [74] HAO W C, DIAN M J, ZHOU Y, *et al.* Autophagy induction promoted by m⁶A reader YTHDF3 through translation upregulation of FOXO3 mRNA[J]. Nature Communications, 2022, 13: 5845.