

DOI 10.3969/j.issn.1003-0972.2010.04.042

牛肉质性状功能基因组学研究进展

马 云^{1*}, 郑 倩², 梁小娟¹, 徐 源¹, 姚 瑾¹, 李 芬¹

(1. 信阳师范学院 生命科学院, 河南 信阳 464000 2. 华中科技大学 生命科学与技术学院, 湖北 武汉 430074)

摘 要: 功能基因组学的研究使人们能够从分子水平上对牛肉品质进行改良, 从而得到优质高档的牛肉. 牛肉肉质性状与牛肉的经济价值紧密相关, 其主要包括嫩度、大理石花纹、多汁性等. 鉴于近年来牛肉肉质性状相关领域的研究比较活跃, 利用 68 篇文献对牛的主要肉质性状的 QTL、SNP 遗传标记、cDNA 文库以及与牛肉肉质性状相关的基因的研究现状和进展进行了综述.

关键词: 牛肉质性状; 遗传标记; 基因组学; 基因

中图分类号: S813.3 文献标志码: A 文章编号: 1003-0972(2010)04-0640-06

Advancement in Functional Genomics of Beef Quality

MA Yun¹, ZHENG Qian², LIANG Xiao-juan¹, XU Yuan¹, YAO Jin¹, LI Fen¹

(1 College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China

2 School of Life Science and Technology, Huazhong University of Science & Technology, Wuhan 430074, China)

Abstract The progress of functional genomics makes it possible to improve beef quality at molecular level in order to obtain high quality beef. The beef quality traits were closely associated with economic value and mainly include tenderness, marbling, juiciness and so on. The advancement and present status in the QTL of the main beef quality traits, the genetic markers, SNP, cDNA library and gene that is associated with beef quality traits was reviewed in this paper by using sixty-eight references, as the associated area of beef quality traits' research was active recently.

Key words beef quality traits; genetic marker; genomics; gene

0 引言

随着经济的发展及人民生活水平的提高, 人们对牛肉质量的要求也越来越高, 对牛肉肉质性状研究更加重视. 牛肉肉质性状包括感官特性、营养价值以及健康程度等. 目前对牛肉肉质性状功能基因组学^[1]的研究相当活跃, 功能基因组学 (Functional genomics) 使得生物学研究从对单一基因或蛋白质的研究转向多个基因或蛋白质同时进行系统的研究. 功能基因组学除了转录组学、蛋白质组学外, 还包括在此基础上产生的不同分支, 如药物基因组学、比较基因组学等^[2]. 目前人们正利用这些方法来研究肉质性状进而达到肉质改良的目的, 笔者将其研究进展进行了综述, 旨在为以后对牛肉肉质性状及相关领域的进一步研究提供参考材料.

1 牛肉质性状的 QTL 研究进展

Quantitative trait locus (QTL) 即数量性状位点, QTL 直接将研究目标指向各个基因座, 借助分子遗传标记方法, 运用统计学手段将影响数量性状的多个基因剖分开来, 使其定位于特定的染色体上, 确定它们与其他基因的关系. QTL 定位是标记辅助选择^[3]的关键步骤, 其方法有基因组扫描法和候选基因法^[4-5]. 已发现一个位于 29 号染色体上影响牛肉嫩度 calcium-activated neutral protease (CAPN) 编码区^[6], CAPN1 基因的外显子 9 和 14 存在 2 个 SNPs, 且与嫩度相关联^[7]. 定位在 bovine chromosome 7 (BTA7) 上的两个基因 calpastatin (CAST) 和 lectin like oxidized low density lipoprotein receptor (LOX) 的多态性也与牛肉嫩度相关联^[8]. 有关肉质

收稿日期: 2010-06-20 修订日期: 2010-07-30 * 通讯联系人, E-mail: ml74@126.com

基金项目: 河南省基础与前沿技术研究计划项目 (092300410010); 河南省高等学校青年骨干教师资助计划项目; 信阳师范学院青年骨干教师资助计划项目 (2006BAD04A16)

作者简介: 马 云 (1974-), 男, 宁夏平罗人, 副教授, 博士, 主要从事动物分子生物学研究.

性状的 QTL位点和主基因定位如表 1所示:

表 1 牛肉质性状的 QTL和主基因定位

Tab 1 QTL of the main beef quality traits and major gene mapping

基因	染色体	研究者及发表时间
嫩度 QTL	BTA 1Q BTA5 BTA15	Barendse 等 ^[9] , 2008 Stone
	BTA 2Q BTA 23	等 ^[10] , 2005
大理石花纹 QTL	BTA 3 BTA 1Q BTA14	Casas 等 ^[11] , 2003 Casas
	BTA 27 BTA 2	等 ^[12] , 2004
背最长肌剪切力 QTL*	BTA 1, BTA18 BTA29	狄江, 等 ^[4] , 2005
半腱肌剪切力 QTL*	BTA 2	狄江, 等 ^[4] , 2005
CAST基因	BTA 7	Killerfer等 ^[13] , 1994
胴体重 QTL	BTA 14	M izosh ita等 ^[14] , 2005
双肌基因	BTA 2	Chardier等 ^[15] , 1995

注: 表格中带* 的为可能位点, 目前还没有得到证实.

2 牛肉质性状的遗传标记和 cDNA 文库的研究进展

2.1 与牛肉质性状有关的 SNPs研究进展

一些与肉质性状有关的基因的单核苷酸多态性 (SNPs) 关联分析结果已有报道, 它们包括控制嫩度的赖氨酰氧化酶和钙蛋白酶抑制蛋白基因, 控制大理石花纹的瘦素蛋白^[16-17]、二酰甘油酰基转移酶 1 (D iacylglycerol acyltransferase 1, DGAT1)、甲状腺球蛋白 (Thyroglobulin, TG)、RAR 相关孤立受体 C (RAR-related orphan receptor C, RORC)、硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 (Stearoyl-CoA desaturase, SCD)、线粒体转录因子 A (m itochondrial transcription factor A, m tTF A) 以及脂肪酸结合蛋白^[18] (Fatty acid-binding proteins, FABP4) 基因. 目前在 209 个基因中大约共鉴定出来 710 个 SNPs^[19].

邱大伟选用巴山黄牛、盘江黄牛、重庆山地黄牛和昭通黄牛等 4 个地方品种, 红杂牛和西杂牛等 2 个杂交群体采用 PCR-SSCP 技术结合基因序列测定技术对 CAST 基因多态性研究首次在牛 CAST 基因的第 9、18、25、26 外显子中发现了多态性^[20].

M athieu 等在 3 个牛品种中进行了 protein kinase adenosine monophosphate-activated γ 3-subunit

(PRKAG3) 基因特征和多态性分析. 鉴定出 32 个 SNPs^[21]. Yu 等在韩牛中发现了 7 个 SNPs^[22]. 李武峰等在肉牛 PRKAG3 基因第 4 内含子 2 个多态位点与胴体性状的关联分析中, 认为各性状基因型效应都未达到显著水平^[23].

候选基因 SNPs 的检测与基因功能的鉴定密切相关, 并且 SNPs 在基因组中的相对高频分布, 使其非常适于关联分析. SNP 作为第三代遗传标记将在相当长一段时间内得到广泛应用.

2.2 用于转录组学研究的 cDNA 文库的研究进展

目前已经建成了牛的各类组织器官的特异性 cDNA 文库 (complementary DNA Library) 有 100 个^[24], 包括: 肝脏和肠^[25-26]、胚胎^[27]、子宫内膜^[28]、子宫和卵巢^[24]以及几种混合组织^[29]的 cDNA 文库, 对研究特定组织细胞的基因表达情况奠定了基础. 研究小组又利用它们建立了牛的几种不同的 cDNA 阵列 (cDNA array), 包括整个转录组的 cDNA 阵列, 如免疫细胞或组织^[30-31]以及其他有经济价值的组织^[32]的 cDNA 阵列. 澳大利亚合作研究中心利用肌肉和脂肪的 cDNA 文库建立了一个牛基因芯片^[33]. 美国的牛功能基因组学研究机构已从混合组织 MARC1-4 文库中筛选了 18 263 个基因点印在一个高密度基因芯片上^[34].

尽管 cDNA 文库和 cDNA 阵列使牛的转录组研究取得了巨大的进步, 但该技术目前正被寡核苷酸阵列和全套基因组阵列所取代. 寡核苷酸阵列避免了 cDNA 阵列的一些技术性缺陷. 寡核苷酸阵列在转录组研究中将越来越普遍.

3 与牛肉质性状有关的基因研究进展

3.1 不同肌肉类型的基因研究进展

因为肉质性状在很大程度上是由肌肉类型决定的, 了解不同肌肉类型之间基因表达的差别对牛肉质性状的研究很重要. 利用人类的基因芯片对牛不同类型的肌肉进行研究^[35-36], 检测出一些与肌肉有关的基因, 其中一部分与肌肉的收缩及代谢有关. 人们比较感兴趣的两个差异表达的基因是淋巴细胞功能相关抗原 2 基因和甲状腺受体相互作用蛋白 15^[37] 基因, 它们可能与肌肉发育调控有关.

为了研究不同能量和蛋白水平对牛肉质性状影响的分子机制, Reverter 等利用基因芯片技术对分别用高、中、低营养日粮饲喂 27 d 的婆罗门杂种牛的背最长肌基因表达差异进行了分析, 这 3 组共检测到 151 904 个表达探针, 代表 4 747 个基因. 聚

类分析结果表明, 94% 为差异表达不显著基因^[38].

3.2 与大理石花纹有关的肌肉基因研究进展

大理石花纹是指沉积在牛肉中肌纤维之间的间层脂肪^[39]. 10% 左右的肌肉脂肪含量, 可以产生理想的大理石花纹^[40]. 另外 Barendse 的研究显示, 甲状腺球蛋白基因对牛肉的大理石花纹有影响, 其被定位于 BTA 14 的着丝粒的部位^[41].

肌肉脂肪通常被分为肌间脂肪和肌内脂肪, 与肉的嫩度和风味等密切相关. 肌内脂肪的积累在很大程度上受牛的遗传背景以及它们的年龄和营养的影响^[42]. Childs 等^[43] 和 Oishi 等^[44] 的研究目的主要是鉴定与肌内脂肪产生有关的基因.

澳大利亚和日本的研究者利用 cDNA 微阵列对日本和牛和荷斯坦牛的背最长肌进行比较, 来鉴定可能与和牛储存肌内低熔点脂肪这种独特能力有关的基因^[45]. 对背最长肌组织进行三次连续的活组织检测并从日本和牛和荷斯坦牛中分离出 RNA. 运用牛的脂肪/肌肉 cDNA 微阵列 (cDNA microarray) 对这些样本的基因表达变化进行分析^[33]. 结果显示: 日本和牛特异表达的基因与单不饱和脂肪酸的合成、脂肪的形成与储存以及肌肉发育的调控有关, 而荷斯坦牛中特异表达的基因则与结缔组织和骨骼肌生成有关.

3.3 肌肉生长潜能不同的牛的基因的研究进展

双肌表型^[46]指的是肌肉的过度肥大. 双肌牛的其他组织器官变小, 脂肪含量和骨骼大小都比正常的低或小, 瘦肉率比较高, 嫩度高, 风味差. 双肌牛由于抑肌素发生变异而具有较大的肌肉块和较低的脂肪含量. Potts 等在怀孕 31 到 33 d 的双肌和非双肌牛的胚胎中发现有 20 个基因是差异表达的, 其中 3 个差别表达的基因已被定位到 BTA 5 上, 并且它们与剪切力的 QTL 距离很紧密^[27].

利用寡核苷酸基因芯片技术, 以具有双肌和非双肌的 260 d 胎牛的半腱肌为材料, 比较它们的肌肉基因表达谱, 结果发现了几个差别表达的基因类型, 主要有慢收缩特性肌肉基因、细胞外基质基因和核糖体蛋白基因, 并且它们在双肌胎儿中低表达. 另外是与细胞周期调节有关的基因, DNA 代谢和转录调节有关的基因和蛋白酶基因在双肌胎儿中高表达. 在双肌牛中还有 3 个差异表达的基因: 循环免疫复合物与肿瘤坏死因子相关蛋白 3 基因 (C1q and tumor necrosis factor related protein 3, *CTNFB3*)、*SK3* 基因和叉头框 -c2 基因 (*FOX C2*), 它们与肌肉过度增长有关^[47].

为进一步了解肌肉过度发育的调控机制, Bouley 等人利用双向凝胶电泳对半腱肌进行差异蛋白质组分析, 然后对电泳分离到的蛋白质进行基质辅助的激光解析电离-飞行时间质谱分析^[48]. 结果显示: 有 13 种蛋白质在双肌肉与非双肌肉中发生了显著变化^[49].

3.4 与嫩度有关的基因研究进展

钙蛋白酶基因^[42]是影响嫩度的主效基因. *CAPN* 是与肌肉成熟嫩化直接相关的酶系, *CAST* 是其抑制酶, *CAPN* 和 *CAST* 基因对剪切力有显著影响^[50]. Koochmarie 等^[51] 和 Morgan 等^[52] 认为 *CAPN1* 是肉嫩化的基本酶类. Smith^[53] 将 *CAPN1* 作为牛肉嫩度的候选基因. White 等^[55] 研究了美国多个 Brahman 品系牛 *CAPN1* 基因三个单核苷酸变异位点碱基突变与牛肉嫩度的关系. 结果发现, *CAPN1* 基因的 4751 位点等位基因的碱基突变与牛肉剪切力值密切相关. Page^[55], Casas 等^[56,57] 的系列研究表明, *CAPN1* 基因可以作为牛肉嫩度性状的一个候选基因. 钙蛋白酶抑制蛋白是 calpain 内源性特异抑制因子^[58]. *CAPN3* 基因的变异在一些牛中与嫩度有关^[9]. 侯冠域等通过对牛 *CAPN3* 基因 C2546T 位点在中外不同品种肉牛群体中的多态分析, 初步确定该位点可以作为 *CAPN3* 基因的一个辅助选择标记^[59]. 魏伍川等^[60] 对雷州黄牛与鲁西黄牛 calpain 基因的比较的大量研究证明, calpain 基因不同位点的变异对牛肉的嫩度具有显著影响. 牛 *CAST* 基因中的 B 等位基因, 尤其是 BB 纯合基因型对牛肉嫩度 WBS 值有较大影响, 并且在利木赞品种内差异极显著^[61].

为鉴定牛肉嫩度, Bernard 等利用寡聚芯片分析了夏洛来公牛的背最长肌样本, 结果发现了一些差异表达基因, 并且有一个与嫩度呈高度的负相关^[62]. Marty 等在夏洛来公牛背最长肌中发现 *DNAJA1* 基因与嫩度有很大关联^[63].

文力正等^[64] 的一项研究表明, Heart Fatty acid-binding proteins (*H-FABP*) 可以作为改良草原红牛决定嫩度的候选基因或肉质性状的 QTL. 文力正等的另一项研究结果表明, *H-FABP* 基因对草原红牛嫩度有显著影响, *H-FABP* 基因可以作为影响草原红牛肉质嫩度的一个主效基因^[65]. 周国利等^[66] 研究了鲁西黄牛 *H-FABP* 基因与大理石纹和嫩度等性状的关系, 结果表明 BB 纯合基因型对牛肉嫩度有较大的影响而对大理石花纹差异不显著.

3.5 其他与牛肉肉质性状相关的基因研究进展

杨彦杰等的研究表明脂联素基因与秦川牛胸围、眼肌面积、背膘厚、胴体腿臀围方面密切相关,可以将脂联素基因作为秦川牛产肉性状的候选基因^[67]。

韩瑞华等的研究表明, Independent Games Festival 2 (*IGF 2*) 基因单核苷酸变异影响秦川牛及其杂种牛的肉牛肉质性状,可以用该多态性位点 (*IGF 2-exon2*) 对肉牛的肉质性状进行分子标记辅助选择,并对指导肉牛的育种工作具有重要的实践意义^[68]。

4 小结与展望

功能基因组学的研究为牛肉质性状的改良开辟了广阔前景,将产生巨大的经济效益。QTL 定位是新兴的研究领域,有巨大的应用前景。利用遗传标记对牛数量性状进行标记辅助选择和育种,从而在分子水平上对目标性状进行选择,可实现对遗传性能及肉质性状改良。伴随着分子生物学研究方法的不断发展,人们将得到更高档的牛肉。

参考文献:

- [1] 陶彦彬,蒋建雄,易自力,等. 功能基因组学及其研究方法 [J]. 生物技术通报, 2007(5): 61-64
- [2] 杨荣武,郑伟娟,张敏跃. 分子生物学 [M]. 南京: 南京大学出版社, 2007: 57
- [3] 常洪. 动物遗传资源学 [M]. 北京: 科学出版, 2009 345-357
- [4] 狄江, Cynthia D K B, Zbigniew A K 几个牛肉品质性状的 QTL 分析 [J]. 西北农业学报, 2005 14(4): 174-176
- [5] 田万强,张道义,林清,等. 分子遗传标记与家畜育种进展 [J]. 中国牛业科学, 2008 34(5): 40-43.
- [6] 苏光华. 牛基因组学新进展 [J]. 现代畜牧兽医, 2005(12): 44-46
- [7] Page B T, Casas E, Heaton M P, et al *Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in CAPN 1 for association with meat tenderness in cattle* [J]. Journal of Animal Science (S0021-8812), 2002, 80 (12): 3077-3085.
- [8] Barendse W. *DNA markers for meat tenderness* [P]. WO02064820 2002.
- [9] Barendse W, Harrison B E, Bunch R J et al *Variation at the calpain 3 gene is associated with meat tenderness in zebu and composite breeds of cattle* [J]. BMC Genet(S1471-2156), 2008(9): 41
- [10] Stone R T, Casas E, Smith T P, et al *Identification of genetic markers for fat deposition and meat tenderness on bovine chromosome 5: development of a low-density single nucleotide polymorphism map* [J]. Journal of Animal Science(S0021-8812), 2005, 83(10): 2280-2288
- [11] Casas E, Shackelford S D, Keele JW, et al *Detection of quantitative trait loci for growth and carcass composition in cattle* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 2003 81(12): 2976-2983.
- [12] Casas E, Keele JW, Shackelford SD, et al *Identification of quantitative trait loci for growth and carcass composition in cattle* [J]. Anim Genet (S0268-9146), 2004 35(1): 2-6
- [13] Killefer J, Koolmaria M. *Bovine skeletal muscle calpastatin: cloning, sequence analysis and steady-state mRNA expression* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 1994 72(3): 606-614
- [14] Mizushima K, Takano A, Watanabe T, et al *Identification of a 1.1-Mb region for a carcass weight QTL on bovine chromosome 14* [J]. Mamm Genome(S0938-8990), 2005, 16(7): 532-537.
- [15] Charlier C, Coppeters W, Famir F, et al *The mh gene causing double-muscling in cattle maps to bovine Chromosome 2* [J]. Mamm Genome (S0938-8990), 1995 6(11): 788-792
- [16] Baile C A, DellaFera M A, Martin R J *Regulation of metabolism and body fat mass by leptin* [J]. Annu Rev Nutr(S0199-9885), 2000, 20: 105-127
- [17] 周国利,李桢,金海国,等. 几种候选基因在牛育种中的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2006 34(1): 49-50.
- [18] 李武峰,许尚忠,曹红鹤,等. 3个杂交牛种 *H-FABP* 基因第二内含子的遗传变异与肉品质的相关分析 [J]. 畜牧兽医学报, 2004, 35(3): 252-255.
- [19] 文思远,王升启. 单核苷酸多态性基因分型技术原理与进展 [J]. 生物技术通讯, 2003 14(3): 218-221
- [20] 邱大伟. 西南地区本地黄牛及其杂交牛 *CAST/H-FABP/Myd1* 基因部分编码区多态性分析 [D]. 重庆: 西南大学, 2009.
- [21] Mathieu R, Angeliqne N, Lione IF, et al *Characterization of the bovine PRKAG3 gene structure polymorphism, and alternative transcripts* [J]. Mamm Genome(S0938-8990), 2006, 17(1): 83-92
- [22] Yu S L, Kin J E, Chung H J et al *Molecular cloning and characterization of bovine PRKAG3 gene structure, expression and single nucleotide polymorphism detection* [J]. J Anim Breed Genet(S0931-2668), 2005, 122(5): 294-301
- [23] 李武峰,杨润军,甘乾福,等. 肉牛 *PRKAG3* 基因多态性及其与胴体和肉质性状的关联分析 [J]. 畜牧兽医学报, 2009, 40(7): 1106-1111
- [24] 孙永巧,刘庆友. 牛基因组研究进展 [J]. 中国牛业科学, 2007, 33(2): 14-19.

- [25] Dornoch U, Gollammer T, Bunner R M, et al *Isolation and characterization of hepatic and intestinal expressed sequence tags potentially involved in trait differentiation between cows of different metabolic type* [J]. *Mammalian Genome* (S0938-8990), 2001, 12(7): 528-537.
- [26] Herath C B, Shiojima S, Ishiwata H, et al *Pregnancy associated changes in genome-wide gene expression profiles in the liver of cow throughout pregnancy* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications* (S0006-291X), 2004, 313(3): 666-680.
- [27] Potts J K, Echtenkamp S E, Smith T P L, et al *Characterization of gene expression in double-muscling and normal-muscling bovine embryos* [J]. *Animal Genetics* (S0268-9146), 2003, 34(6): 438-444.
- [28] Mansour A, Attia N, Sandra O, Aubert J, et al *Endometrium as an early sensor of in vitro embryo manipulation technologies* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* (S0027-8424), 2009, 106(14): 5687-5692.
- [29] Smith T P, Grosse W M, Freking B A, et al *Sequence evaluation of four pooled-tissue normalized bovine DNA libraries and construction of a gene index for cattle* [J]. *Genome Research* (S1088-9051), 2001, 11(4): 626-630.
- [30] Donaldson L, Vuocolo T, Gray C, et al *Construction and validation of a bovine innate immune microarray* [J]. *BMC Genomics* (S1471-2164), 2005(6): 135.
- [31] Jensen K, Talbot R, Paxton E, et al *Development and validation of a bovine macrophage specific DNA microarray* [J]. *BMC Genomics* (S1471-2164), 2006(7): 224.
- [32] Moody D E, Rosa A J, Reecy J M. *Current status of livestock DNA microarrays* [J]. *Ag Bio Tech Net* (S0954-9897), 2003(5): 1-8.
- [33] Lehnert S A, Wang Y H, Byrne K A. *Development and application of a bovine DNA microarray for expression profiling of muscle and adipose tissue* [J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture* (S0816-1089), 2004, 44(11): 1127-1133.
- [34] Suchyta S P, Sipkovsky S, Kniska R, et al *Development and testing of a high-density DNA microarray resource for cattle* [J]. *Physiological Genomics* (S1094-8341), 2003, 15(2): 158-164.
- [35] Sudre K, Leroux C, Piel G, et al *Transcriptome analysis of two bovine muscles during ontogenesis* [J]. *Journal of Biological Chemistry* (S0021-924X), 2003, 278(6): 745-756.
- [36] Sudre K, Cassar M, Alek J, Lestrat A, et al *Biochemical and transcriptomic analyses of two bovine skeletal muscles in charolais bulls divergently selected for muscle growth* [J]. *Meat Science* (S0309-1740), 2005(70): 267-277.
- [37] 彭永德, 张新, 宋怀东, 等. 人甲状腺激素受体相互作用蛋白 15 与甲状腺激素受体的相互作用 [J]. *中国内分泌代谢杂志*, 2003, 19(2): 95-98.
- [38] Reverter A, Byrne K A, Brucet H L, et al *A mixture model-based cluster analysis of DNA microarray gene expression data on brahman and brahman composite steers fed high-, medium-, and low-quality diets* [J]. *J Anim Sci* (S0021-8812), 2003, 81(8): 1900-1910.
- [39] 杜垒, 周光宏. 人工牛肉大理石花纹的生产研究性状 [J]. *现代食品科技* 2008, 24(8): 851-855.
- [40] 金浩, 文生萍, 饶华, 等. 影响牛肉品质的主效基因 [J]. *云南农业大学学报*, 2008, 23(5): 693-697.
- [41] Barendse W. *Assessing lipid metabolism. International patent application* [P]. PCT/AU98/00882.
- [42] Wang Y H, Bower N I, Reverter A, et al *Gene expression patterns during intramuscular fat development in cattle* [J]. *J Anim Sci* (S0021-8812), 2009, 87(1): 119-130.
- [43] Childs K D, Goad D W, Allan M F, et al *Differential expression of NAT1 translational repressor during development of bovine intramuscular adipocytes* [J]. *Physiological Genomics* (S1094-8341), 2002, 10(2): 49-56.
- [44] Oishi M, Taniguchi Y, Nishimura K, et al *Characterisation of gene expression in bovine adipose tissue before and after fattening* [J]. *Animal Genetics* (S0268-9146), 2000, 31(3): 166-170.
- [45] Wang Y H, Byrne K A, Reverter A, et al *Transcriptional profiling of skeletal muscle tissue from two breeds of cattle* [J]. *Mammalian Genome* (S0938-8990), 2005, 16(3): 201-210.
- [46] 周国利, 曹阳, 金海国. 牛肉肉质性状在遗传育种中的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(29): 12696-12698.
- [47] Potts J K, Echtenkamp S E, Smith T P, et al *Characterization of gene expression in double-muscling and normal-muscling bovine embryos* [J]. *Animal Genetics* (S0268-9146), 2003, 34(6): 438-444.
- [48] Bouley J, Chambon C, Picard B. *Mapping of proteins in bovine skeletal muscle using two-dimensional gel electrophoresis and mass spectrometry* [J]. *Proteomics* (S1615-9853), 2004, 4(6): 1811-1824.
- [49] Bouley J, Meunier B, Chambon C, et al *Proteomic analysis of bovine skeletal muscle hypertrophy* [J]. *Proteomics* (S1615-9853), 2005, 5(2): 490-500.
- [50] 王淑辉, 淮亚红, 姬爱国, 等. 牛的生产性状 QTL 和主基因的研究进展 [J]. *中国畜牧兽医*, 2007, 34(8): 26-31.
- [51] Kohn M. *Biochemical factors regulating the toughening and tenderization process of meat* [J]. *Meat Science* (S0309-1740), 1996, 43: 193-201.
- [52] Morgan J B, Wether T L, Kohn M, et al *Meat tenderness and the alpha₁ proteolytic system in longissimus muscle of young bulls and steers* [J]. *J Anim Sci* (S0021-8812), 1993, 71(6): 1471-1476.
- [53] Smith T P, Casas E, Rexroad C E, et al *Bovine CAPN1 maps to a region of BTA 29 containing a quantitative trait locus for meat tenderness* [J]. *J Anim Sci* (S0021-8812), 2000, 78(10): 2589-2594.

- [54] White S N, Casas E, Wheeler T L, et al. *A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of bos indicus bos taurus and crossbred descent* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 2005, 83(9): 2001-2008.
- [55] Page B T, Casas E, Quaas R L, et al. *Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 2004, 82(12): 3474-3481.
- [56] Casas E, White S N, Riley D G, et al. *Assessment of single nucleotide polymorphisms in genes residing on chromosomes 14 and 29 for association with carcass composition traits in boe indicus cattle* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 2005, 83(1): 13-19.
- [57] Casas E, White S N, Wheeler T L, et al. *Effects of α -pastatin and mircrocapin markers in beef cattle on tenderness traits* [J]. J Anim Sci (S0021-8812), 2006, 84(3): 520-525.
- [58] 郭艳青. 牛 LPL, HSL 基因克隆、SNPs 筛查及其与肉质性状的关联分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
- [59] 侯冠域, 曾鸿普, 王东劲, 等. 钙蛋白酶 3 (CAPN3) 基因多态性与牛胴体性状的关联分析 [J]. 畜牧兽医学报, 2010, 41(4): 398-420.
- [60] 魏伍川, 吴小英, 潘虹. 雷州黄牛肉质性状 2 个候选基因的多态性分析 [J]. 广东农业科学, 2008(11): 86-88.
- [61] 邓桂馨, 张银花, 梁鸿斌. 肉牛 CAST 基因分子多态性与肉品质性状相关性的研究 [J]. 北京农学院学报, 2007, 22(3): 25-27.
- [62] Bernard C, Cassar M, Alek I, Dubreucq H, et al. *New indicators of beef sensory quality revealed by expression of specific genes* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry (S0021-8561), 2007, 55(13): 5229-5237.
- [63] Marty A, Amigues Y, Servin B, et al. *Genetic variability and linkage disequilibrium patterns in the bovine DNAJA1 gene* [J]. Mol Biotechnol (S1073-6085), 2010, 44(3): 190-197.
- [64] 文力正, 赵玉民, 姜昊, 等. 草原红牛改良群体 H-FABP 基因 SNP 及其与肉质性状的相关分析 [J]. 中国畜牧兽医, 2008, 35(7): 66-69.
- [65] 文力正, 赵玉民, 张国梁, 等. 草原红牛 H-FABP 基因单核苷酸多态性及其对肉质的影响 [J]. 中国农学通报, 2008, 24(5): 17-21.
- [66] 周国利, 朱奇, 郭善利, 等. 鲁西黄牛 H-FABP 基因的多态性及其与肉质性状关系的分析 [J]. 西北农业学报, 2005, 14(3): 5-7.
- [67] 杨彦杰, 竺林森, 王洪宝. 秦川牛脂联素基 SNPs 检测及其与胴体、肉质性状的相关性 [J]. 遗传, 2009, 31(10): 1006-1012.
- [68] 韩瑞华, 竺林森, 杨大鹏, 等. 秦川牛 IGF2 基因 SNPs 检测及其与胴体、肉质性状的相关性 [J]. 遗传, 2008, 30(12): 1579-1584.

责任编辑: 任长江

(上接第 512 页)

参考文献:

- [1] Huber P J. *Robust regression* [J]. Ann Statist (S0090-5364), 1973, 1(5): 799-821.
- [2] 陈希孺, 赵林城. 线性模型中的 M 方法 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1996.
- [3] 杨善朝. 线性模型参数 M 估计的强相合性 [J]. 数学学报, 2002, 45(10): 21-28.
- [4] Wu Q Y. *Strong consistency of M estimator in linear model for negatively associated samples* [J]. Journal of Systems Science and Complexity (S1009-6124), 2006, 19: 592-600.
- [5] 吴群英. ρ 混合线性模型的 M 估计强相合性 [J]. 数学物理学报, 2005, 25A(1): 393-397.
- [6] 吴群英. ρ 混合、 φ 混合、 ϕ 混合线性模型的 M 估计强相合性 [J]. 数学学报, 2004, 17(3): 393-397.
- [7] 李强, 吴翊. 混合样本线性模型参数 M 估计的强相合性 [J]. 工程数学学报, 2008, 25(5): 878-886.
- [8] 李国亮, 刘禄勤. 误差为鞅差序列的部分线性模型中估计的强相合性 [J]. 数学物理学报, 2007, 27A(5): 788-801.

责任编辑: 郭红建