CNU Journal of Agricultural Science Vol. 40, No. 2, pp. 147-153, June 2013
DOI: http://dx.doi.org/10.7744/cnujas.2013.40.2.147

한우, 칡소 및 제주 흑우 Calpain-Calpastatin 유전자 다양성

이승환[1]* · 김승창[2] · 조수현[3] · 최봉환[2] · Aditi Sharma[1] · 임다정[1] · 당창권[1] · 장선식[1] · 김재환[4] · 고문석[5] · 양보석[1] · 강희설[1]

[1]국립축산과학원 한우시험장, [2]국립축산과학원 동물 유전체과, [3]국립축산과학원 축산물이용과, [4]국립축산과학원 유전자원시험장, [5]국립축산과학원 난지축산시험장

Diversity of Calpain-Calpastatin gene frequencies in Brown, Brindle and Jeju Black Hanwoo

Seung-Hwan Lee[1]*, Seung-Chang Kim[2], Soo-Hyun Cho[3], Bong-Hwan Choi[2], A. Sharma[1], Dajeong Lim[1], Chang-Gwan Dang[1], Sun-Sik Chang[1], Jae-Hwan Kim[4], Moon Suk Ko[5], Boh-Suck Yang[1], Hee-Sul Kang[1]

[1]Hanwoo Experiment Station, NIAS, RDA, Pyungchang 232-950, Korea, [2]Animal Genome and Bioinformatics Division, NIAS, RDA, Suwon 441-760, Korea, [3]Animal Products Research and Development Division, NIAS, RDA, Suwon 441-760, Korea, [4]Animal Genetic and Resource Station, NIAS, RDA, Namwon 590-832, Korea, [5]Jeju Tropical Research Station, NIAS, RDA, Jeju 690-150, Korea

Received on 13 May 2013, revised on 12 June 2013, accepted on 12 June 2013

Abstract : The aim of study was to investigate genetic diversity for the calpain/calpastatin gene in three Hanwoo breeds [(Brown (n=62), Brindle (n=81) and Jeju Black (n=30)]. Random samples from three breeds of Hanwoo were selected and genotyped for the 7 SNPs of calpain/calpastatin using TaqMan method. Allele frequencies were investigated for CAPN1/CAST gene. Allele frequency of CAST2 SNP was 0.75, 0.59 and 0.22 for Brown, Brindle and Jeju black, respectively. The CAST3 revealed allele frequency of 0.59 and 0.57 in Brown and Jeju Black, while it showed very low allele frequency (0.07) in Brindle. In particular, favorable allele (G allele) for the CAPN1-2 SNP which was shown a strong association with tenderness in Taurine and Indicine cattle revealed 16% and 17% higher allele frequency in Brown Hanwoo (0.82) comparing Brindle (0.66) and Jeju Black Hanwoo (0.65). AMOVA demonstrated that among population variance occupied only 10% of total variance and among individual variance was 0%, while within individual variance was 90% of total variance. This result showed that population effect contributed very small portion of genetic to these three Hanwoo breeds, while within individual variance contributed large portion of genetic diversity within these Hanwoo breeds. In conclusion, three Hanwoo breeds (Brown, Brindle and Jeju black) showed a genetically homogeneous based on the 7 SNPs of CAPN1/CAST gene and it came from same ancestor to form modern Hanwoo breed.

Key words **:** Hanwoo, CAPN1 and CAST, Genetic diversity

I. 서 론

Calpain 효소는 대부분의 포유동물의 골격근 및 조직에 존재하며 칼슘에 의하여 그 활성도가 결정되는 칼슘의존단백질(calcium dependent proteinase)로서 calpain 1(μ-calpain)과 calpain 2(m-calpain) 두가지 형태로 존재한다(Murachi et al., 1989). Calpain 단백질 복합체는 CAPN1에 의하여 만들어지는 70 KDa의 large subunit와 CAPN2에 의해 만들어지는 30 KDa의 small subunit로 구성되어져 있고, 이들 calpain 효소의 작용을 억제하는 calpastatin 효소와 함께 calpain-calpastatin 효소계를 형성한다. 이들 calpain-calpastatin 효소계의 활성 조절은 고기내의 pH 등과 같은 다양한 요인에 의하여 조절되며 고기의 연도와 매우 밀접한 상관을 가지고 있다(Geesink and Koohmaraie, 1999). 소에 있어서 calpain 유전자는 염색체 29번(Smith et al., 2000)에 맵핑 되어져 있으며 근원섬유단백질을 분해함으로 고기의 연도에 매우 밀접하게 작용하고 있다(Wheeler et al., 2000) 그와 반대로, calpastatin 유전자는 염색체 7번에 맵핑 되어져 있으며 두 calpain (CAPN1과 CAPN2)의 작용을 억제하여 도체의 사후강직(postmortem)시 단백질분해를 억제시킨다. 생물학적으로

***Corresponding author:** Tel: +82-33-330-0717
E-mail address: slee46@korea.kr

사후 도체의 calpastatin활성이 증가하면 고기의 연도가 감소하게 된다(Pringle et al., 1997). 이러한 생물학적 지식을 근간으로 가축조기선발을 위한 DNA마커개발이 진행되었다. Page 등(2002)은 소 CAPN1의 유전자의 22개의 엑손과 21개의 인트론 영역에서 다수의 단일염기변이(SNP)를 발견하였으며, 대다수의 단일염기변이(SNP)는 인트론에서 검출되었거나 아미노산의 변화에 영양을 미치지 않는 silence mutation이었다. 그러나 엑손 9번(SNP316C/G)과 14번(SNP530G/A) 영역에서 발견한 2개의 SNP은 아미노산의 변화를 일으키는 non-synonymous SNP이었다. CAPN1유전자의 엑손 9번에서 발견된 SNP 316(C/G)은 아미노산 알라닌(Ala)이 글리신(Gly)으로 바꾸고, 엑손 14번에서 발견된 SNP 530(G/A)는 아미노산 이소루이신(Ile)을 발린(Val)으로 치환하는 단일염기변이로 알려졌다. 또한 이들 두 개의 SNP는 유러피언 B*os taurus*품종의 연도와 통계적 연관성이 있음이 보고 되었다(Page et al., 2004). White 등(2005)은 CAPN1에서 발견된 두 개의 SNP에 대하여 Bos taurus × Bos indicus 교잡종에서 그 효과를 검증하였다. 현재까지, CAPN1과 CAST에서 발견된 SNP과 고기의 연도와 연관성 분석이 B*os taurus*를 대표하는 앵거스, 샤로레, 리무진, 헤어포드, 머레이그레이 및 쇼트혼 등에서 검증되었고, 또한 B*os indicus*를 대표하는 브라만에서 검증되었다(Jonston and Graser, 2010). 최근 이 등(2013, submission)은 calpain-calpastatin 유전자로부터 총 7개 SNP에 대한 정보를 GenBank로부터 얻어 한우 집단에 있어서 연도, 다즙 및 풍미등과 연관성분석을 수행한 결과, CAPN1 유전자의 SNP 530(G/A)가 연도와 매우 연관성이 있었고, calpastatin 유전자의 2개의 SNP가 다즙과 매우 연관성이 있음을 입증하였다. 따라서, 본 연구는 적갈색 한우, 제주 흑우 및 칡소 집단에서 calpain-calpastatin유전자의 7개 SNP의 유전자형 빈도(allele frequency), 일배체형빈도(haplotype frequency) 및 연관불평형(linkage disequilibrium) 구조를 분석하였고, AMOVA (Analysis of Molecular Variance)분석을 통하여 세 한우 집단에 대한 유전적 다양성을 분석하였다.

II. 재료 및 방법

1. 공시재료

한우집단(황갈색 한우, 제주 흑우 및 칡소)에서 calpain-calpastatin유전자의 7개의 SNP 유전자형결정을 위한

Table 1. Information on the genotyped SNPs of CAPN1 and CAST.

Gene	BTA	SNP	Position (Btau4.0)	SNP	AA substitution	Recoding	Key reference
CAST	7	CAST1 (rs109727850)	97350808	A/G	Asp/Gly	AA=0 AG=1 GG=2	-
		CAST2 (rs109384915)	97420163	T/C	Val/Ala	CC=0 CT=1 TT=2	-
		CAST3 (rs110914810)	97432440	G/C	Ser/Thr	GG=0 GC=1 CC=2	-
CAPN1	29	CAPN1-3 (rs17872079)	45330760	A/G	-	GG=0 GA=1 AA=2	-
		CAPN1-4 (rs17872093)	45330924	C/T	-	CC=0 CT=1 TT=2	-
		CAPN1-1 (rs17872000)	45332752	G/C	Gly/Ala	CC=0 CG=1 GG=2	Page et al., 2004
		CAPN1-2 (rs17871051)	45349336	G/A	Val/Ile	AA=0 AG=1 GG=2	Page et al., 2004

DNA는 한우시험장 황갈색 한우 보유축 중 63두에 대하여 채혈하여 DNA를 추출하였으며, 칡소 시료는 국립축산과학원 동물유전체과에서 보유중인 칡소 DNA 시료 88두를 공시하였다. 마지막으로 제주 흑우의 DNA 시료는 제주 난지축산시험장에서 보유중인 흑우 30두의 혈액에서 추출하여 공시하였다.

2. TaqMan 대립유전자 식별 분석을 통한 유전자형 결정

본 연구에서는 Taq polymerase의 5′→3′exonuclease 기능을 이용한 TaqMan assay(Shi et al., 1999)로 유전형을 결정하였다. TaqMan probe는 calpain 및 calpastatin 특정 다형성 부위를 제외한 나머지 염기서열은 동일하며 VIC과 FAM이 reporter dye로서 5′말단에 표지되어 있고 3′말단은 TAMRA가 quencher로 표지되어 있는데, 이들은 중합효소연쇄반응(polymerase chain reaction, PCR)이 진행되는 동안 5′의 reporter가 quencher로부터 이탈하여 형광을 나타내게 되고 CAPN1유전자의 SNP과 calpastatin 유전자의 SNP을 특이적으로 검출할 수 있도록 고안된 probe이다. TaqMan assay에 이용한 probe와 primer의 oligonucleotide 염기서열은 Table 2에 제시하였다. 반응 혼합물은 전체 부피 10 μl로 하였는데, 2X TaqMan PCR Master Mix 5 μl, 각 primer 900 nM, 각 probe 100 nM, DNA template 10 ng이 포함되도록 하였고 96-well plate를 이용하여 GeneAmp PCR System 9500(Applied Biosystems, Foster City, CA, USA)에서 PCR을 시행하였다. Thermal cycling 조건은 50℃에서 2분, 95℃에서 10분 실시 후 95℃ 15초, 60℃ 1분을 40회 시행하도록 하였다. 반응 후 발생하는 형광 신호의 측정은 ABI PRISM Sequence Detection System 7500(Applied Biosystems)를 이용하였고, Sequence Detector Software Version 2.0(Applied Biosystems)를 이용하여 calpain 및 calpastatin의 유전형을 분석하였다.

3. 통계분석

(1) calpain 및 calpastatin 유전자내 7개 SNP의 빈도분석

공시재료로부터 얻는 calpain(NM174259.2) 및 calpastatin (NM174003.2) 단일염기변이들의 유전자형 대한 빈도는 R-statistical package(CRAN)를 이용하여 작성한 스크립트를 이용하여 계산하였으며, 집단간의 유전적 평형상태(Hardy-Weinberg equilibrium; p-value〉0.001)를 알아보기 위하여 χ^2-test로 유의성을 검증하였다.

(2) 일배체형 분석 및 연관 불평형 분석

calpain 및 calpastatin의 총 7개의 단일염기변이(c.-780C〉G, c-135C〉T, c.175C 〉T-Leu59Leu, c.707A〉G-Arg236His, c.892A〉G-Asp298Asn, c.430A〉T) 간의 연관불평형(lnkage disequilibrium) 정도와 각 유전자내 일배체형을 추정하기위해 HaploView software package (Barrett et al., 2005)를 이용하여 분석을 수행하였으며

Table 2. Sequences of the Taqman probes used for SNP genotyping.

SNP name	Forward primer (5'->3')	Reverse primer (5'->3')	Probe 1 (VIC)	Probe 2 (FAM)
CAPN1-3 (rs17872079)	GCCCAAGGCAACGAGTTCT	GTGGCCTGGAGCTGTCC	TTGGCATAGGCTTTCT	TTGGCATAGGCCTTCT
CAPN1-1 (rs17872000)	AGCTGCTCCCGCATGTAAG	GGCTGGGCAGGTCAGT	TCCACGCCGTTCCA	CCACGGCGTTCCA
CAPN1-2 (rs17871051)	CCCCACCCTCTGCAGAGA	GGCAGGGCACGTACCT	CCTGGATCTGGTCATC	CTGGACCTGGTCATC
CAPN1-4 (rs17872093)	GCACGTCTGAGGGCTTTGA	TTGCGCAGCTCGTACCA	CACCGGCGGAGTCA	TTCACCGGTGGAGTCA
CAST1 (rs109727850)	CAAGCCTTGGGAGCAGTCA	CATGTCCAGGAAATGACTGACCTT	ACTCAGGCTGATGAAAA	CTCAGGCTGGTGAAAA
CAST2 (rs109384915)	GCTCCGCCCACAGCA	GAACACTGCTTTCTCAAGACATTTCC	CACTCACCGCTGGAGC	CACTCACCACTGGAGC
CAST3 (rs110914810)	ACGATGCCCTGGATCAACTTT	TCTCATCTGGATCAGGCTGTCTT	TGCCCGAGAGTGTCAG	TGCCCGAGACTGTCAG

Stephens 등(2003)의 phase 프로그램을 이용하여 일배체형 및 그 일배체형의 빈도를 계산 하였다.

(3) 황갈색 한우, 칡소 및 제주 흑우의 유연관계 및 집단의 AMOVA 분석

한우 품종내 아종인 황갈색 한우(n=63), 칡소(n=88) 및 제주흑우(n=30) 집단의 유전적 유연관계분석을 위하여 Arlequin 4.0 프로그램(Excoffier et al., 2005)을 이용하여 Analysis of Molecular Variance(AMOVA)분석을 수행하였다. 또한 calpain, calpastatin 유전자의 7개 SNP을 이용하여 집단의 Fst 분석을 수행한 후, *Fst* 값을 기초로 집단간 유연관계를 neighbor-joining method(Saitou and Nei, 1987)으로 계통수 분석을 하였다. Arlequin의 AMOVA 분석을 통하여, 황갈색 한우, 칡소 및 제주 흑우의 집단의 분산성분(among populations)과, 각 집단내 개체간 분산성분(within individual variance) 및 전체 개체간 분산성분(among individual variance)을 분석하여 집단의 유사성 및 유연관계를 분석하였다.

III. 결과 및 고찰

황갈색 한우, 칡소 및 제주 흑우에 있어서 염색체 7번에 위치하고 있는 calpain 1(CAPN1)유전자에서 3개의 SNP와, 염색체 29번에 위치하고 있는 calpastatin(CAST)유전자에서 4개의 SNP를 선정하였다(Table 1). 이 중, CAPN1 유전자의 CAPN1-1(rs17872000)와 CAPN1-2 (rs17871051) SNP는 여러 소 품종(유럽형 타우린종 및 브라만) 뿐만 아니라, 최근 한우에 있어서도 연도와 연관성이 있음이 보고되었다(Allais et al., 2011; Johnston and Graser, 2010). CAPN1 과 CAST 유전자의 7개 SNP에 대하여 황갈색 한우(n=62), 칡소(n=81) 및 제주 흑우(n=30)를 각각 공시하여 유전자형을 결정하였으며, 그 빈도는 Table 3과 같다. 황갈색 한우에 있어서 CAST2 SNP의 빈도는 0.75, 칡소에 있어서는 0.59였으나, 제주 흑우에 있어서는 0.22로 매우 낮았

Table 3. Numbers of animal genotypes and allelic frequencies for the seven markers and the three types of cattle.

SNP	Favorable allele[1)]	Breed	n	Genotype			Allele frequency	
				0	1	2	p	q
CAST1	-	Brown	62	19	30	13	0.55	0.45
		Brindle	82	19	43	20	0.49	0.49
		Black	30	8	15	7	0.52	0.48
CAST2	-	Brown	62	34	25	3	0.75	0.25
		Brindle	81	31	34	16	0.59	0.41
		Black	30	0	13	17	0.22	0.78
CAST3	-	Brown	62	5	57	0	0.54	0.46
		Brindle	84	0	12	72	0.07	0.93
		Black	30	4	26	0	0.57	0.43
CAPN1-3	-	Brown	62	18	28	16	0.52	0.48
		Brindle	84	26	39	19	0.54	0.46
		Black	30	7	17	6	0.52	0.48
CAPN1-4	-	Brown	62	33	25	4	0.73	0.27
		Brindle	83	56	26	1	0.83	0.17
		Black	30	11	14	5	0.6	0.4
CAPN1-1	C recode=0	Brown	62	36	22	4	0.76	0.24
		Brindle	74	39	29	6	0.72	0.28
		Black	30	23	7	0	0.88	0.12
CAPN1-2	G recode=2	Brown	62	2	19	41	0.18	0.82
		Brindle	83	8	40	35	0.34	0.66
		Black	30	5	11	14	0.35	0.65

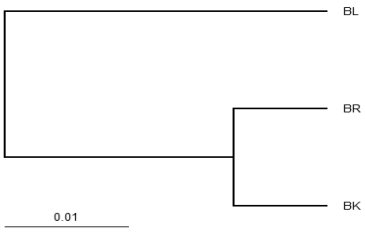
[1)]Favorable allele indicate to have significant effects on the tenderness score in cattle.

Table 4. Table for analysis of molecular variance (AMOVA) in Hanwoo.

Source	df	SS	MS	Est. Var.	%
Among Pops	2	29.225	14.613	0.162	10
Among Indiv	173	256.161	1.481	0.000	0
Within Indiv	176	266.000	1.511	1.511	90
Total	351	551.386		1.674	100

Table 5. Pairwise Fst analysis for two candidate genes (CAPN1-CAST) in Hanwoo.

Brindle	Brown	Black	
0.000			Brindle
0.056	0.000		Brown
0.048	0.015	0.000	Black



다. 또한 CAST3에 있어서는 황갈색 한우 및 제주 흑우에 있어서는 각각 0.54 및 0.57로 비슷한 빈도를 보였으나, 칡소에 있어서는 0.07로 매우 낮은 빈도를 보였다. 특히, 유럽형 타우린, 브라만 및 한우에 있어서 연도와 연관성을 보인 CAPN1-2 SNP에 대해서 연도증진효과를 보인 favorable allele(CAPN1-2, G allele)의 유전자형 빈도를 비교한 결과 CAPN1-2의 G allele은 황갈색 한우가 칡소 및 제주 흑우 보다 각각 0.16, 0.17 높은 빈도를 보였다. 세 개의 다른 한우 품종간 CAPN1과 CAST유전자의 SNP를 비교 분석한 결과, 연도증진효과를 보인 CAPN1-2의 G allele의 유전자형 빈도가 칡소(0.66) 및 제주흑우(0.65)에 비해 황갈색 한우(0.82)에 있어서 그 빈도가 높은 이유는 근내지방 위주의 한우개량의 효과일 가능성이 있다. 특히, 한우에 있어서 연도증진은 근내지방 함량과 매우 연관이 있음이 보고 되었고(Kim et al., 2008), 1982년 한우개량이 시작된 이후 근내지방 함량을 증진하기 위하여 개량이 진행되어 왔으며, 현재 그 개량의 효과가 크게 나타나고 있다(Park et al., 2013).

CAPN1과 CAST유전자의 총 7개의 SNP의 유전자형결과를 이용하여 한우 세 품종간 유전적 차이(Among Pops), 품종내 개체간 유전적 차이(Among indiv) 그리고 전체 개체간 유전적 차이(Within Indiv)를 분자 분산분석(Analysis of Molecular Variance)를 통하여 분석하였다. Table 4에서 보는 바와 같이, 전체 유전자정보의 분산성분 중, 집단간 분산성분은 약 10%를 차지하고 있었고, 품종내 개체간 분산은 0% 로 품종 내 개체간 유전적 다양성은 분산성분을 설명하지 못했다. 그러나, 전체 개체간 유전적 차이가 90%로 매우 큰 유전적 다양성을 보였다. Fig. 2에서 보여주는 것과 같이 세 품종의 한우에 있어서 품종간 유전적 차이는 약 10%로 매우 작고, 개체간 유전적 차이가 90%로 큰 것은, 세 품종(황갈색 한우, 칡소 및 제주 흑우)이 유전적으로 매우 동질성을 가지고 있고, 모색이 다른 아종의 품종으로 생각할 수 있을 것이다. 세 개의 품종을 각각 하나의 품종으로 지정하고, 품종간 유전적 차이를 F-statistics(F_{st})통계량을 이용하여 품종의 유전적 분산을 추정하였다. Table 5에서 보는바와 같이, 세 품종간 유전적 다양성은 0.015-0.056으로 무시할 정도의 유전적 분화가 있음을 알 수 있다(Ryu et al., 2006).

CAPN1과 CAST유전자의 7개 SNP정보를 이용하여, 한우 세 품종간 연관불평형(linkage disequilibrium) 및 일배체형(Haplotype) 차이를 분석하였다. Fig. 1에서 보는바와 같이, 품종간 연관불평형 구조가 매우 다름을 알 수 있다. 특히, 적갈색 한우에 있어서는 CAPN1-3, CAPN1-4 및 CAPN1-1에서 매우 강한 연관불평형을 관찰 할 수 있었으나, 제주 흑우에서는 CAPN1-3과 CAPN1-4에서 연관불평형이 형성되어 있었고, 칡소에서는 CAPN1-3, CAPN1-4 그리고 CAPN1-1과 CAPN1-2에서 각각 연관불평형이 형성되어 있었다. 또한 일배체형 구조를 살펴보면, 칡소에서 CAPN1유전자의 4개 SNP에 대한 일배체형이 7개 형성되었으나, 황갈색 한우 및 제주 흑우에 있어서는 각 6개 5개의 일배체형이 형성되었다. 이러한 결과는 칡소가 집단내 유전적 다양성이 다양하고, 특히, Table 5의 dendrogram에서

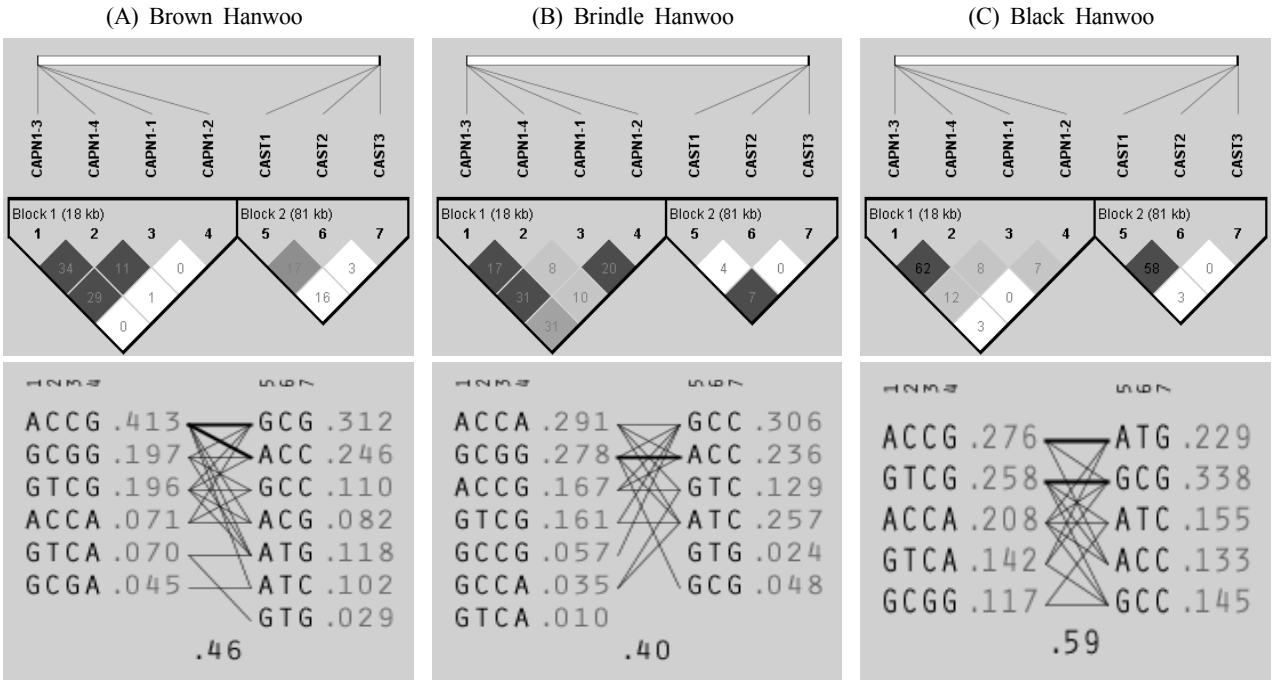


Fig. 1. Structure of linkage disequilibrium for CAPN1-CAST SNPs and its haplotype frequencies among Brown, Brindle and Black Hanwoo.

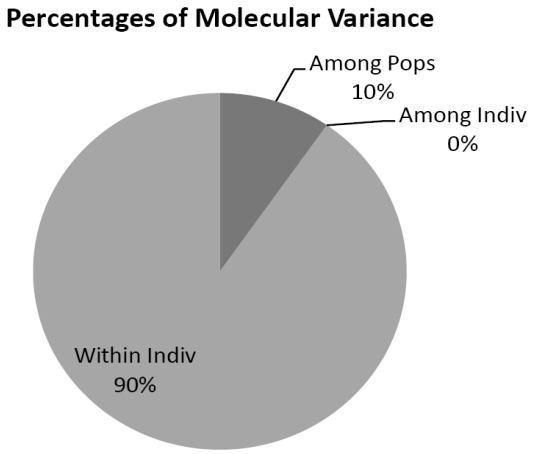


Fig. 2. Contribution of gene effects by population and individual using AMOVA in Hanwoo.

보는 바와 같이, 황갈색 한우 및 제주 흑우보다 유전적으로 다소 차이가 있는 것으로 분석되었다.

IV. 결 론

본 연구의 목적은 CAPN1과 CAST유전자내 7개 SNP 정보를 이용하여 한우에서 연도 증진효과있는 CAPN1-2 SNP의 빈도를 분석하였고, 세 한우 품종의 유전적 다양성을 분석하였다. 분석결과, 연도증진효과를 보인 CAPN1-2의 G allele의 유전자형 빈도가 칡소(0.66) 및 제주흑우(0.65)에 비해 적갈색 한우(0.82)에 있어서 그 빈도가 매우 높았다. 그 이유는 근내지방 위주의 한우개량의 효과일 가능성이 있다. 한우 세품종간 유전적차이(Among Pops), 품종내 개체간 유전적차이(Among indiv) 그리고 전체 개체간 유전적차이(Within Indiv)를 분석한 결과 전체 유전자정보의 분산성분 중, 집단간 분산성분은 약 10%를 차지하고 있었고, 품종내 개체간 분산은 0%로 품종내 개체간 유전적 다양성은 분산성분을 설명하지 못했다. 그러나, 전체 개체간 유전적 차이가 90%로 매우 큰 유전적 다양성을 보였다. 마지막으로 품종간 유전적 차이를 F-statistics(F_{st}) 통계량을 이용하여 분석한 결과, 세 품종간 유전적 다양성은 0.015-0.056으로 무시할 정도의 유전적 분화가 있음을 알 수 있었다.

감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 어젠다 축산업경쟁력제고기술개발 연구사업(PJ907008) 및 차세대 바이오그린 21 동물유전체육종사업단(PJ008188)으로부터 연구비를 지원받아 수행하였으며, 연구비 지원에 감사드립니다.

참 고 문 헌

Allais S, Journaux L, Levéziel H, Payet-Duprat N, Raynaud R, Hocquette JH, Lepetit J, Rousset S, Denoyelle C, Bernad-Capel C, Renand G. 2011. Effect of polymorphisms in the calpastatin and μ-calpain genes on meat tenderness in 3 French beef breeds. Journal of Animal Science 89:1-11.

Barrett JC, Fry B, Maller J, Daly MJ. 2005. Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. Bioinformatics 21(2):263-265.

Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population data analysis. Evolutionary Bioinformatics Online 1:47-50.

Geesink GH, Koohmaraie M. 1999. Postmortem proteolysis and Calpain/Calpastatin activity in callipyge and normal lamb biceps femoris during extended postmortem storage. Journal of Animal Science 77:1490-1501.

Johnston DJ, Graser H-U. 2010. Estimated gene frequencies of GeneSTAR markers and their size of effects on meat tenderness, marbling, and feed efficiency in temperate and tropical beef cattle breeds across a range of production systems. Journal of Animal Science 88:1917-1935.

Kim JH, Seong PN, Cho SH, Jeong DW, In TS, Jeong JH, Park BY, Lee JM, Kim DH, Ahn CN. 2008. Tenderness survey of Branded Hanwoo beef-2007. Korean Journal for Food Science of Animal Resources 28:283-288.

Murachi T, Murakami T, Ueda M, Fukui I, Hamakubo T, Adachi Y, Hatanaka M. 1989. The calpain-calpastatin system in hematopoietic cells. Advances in Experimental Medicine and Biology 255:445-454.

Page BT, Casas E, Heaton MP, Cullen NG, Hyndman DL, Morris CA, Crawford AM, Wheeler TL, Koohmaraie M, Keele JW, Smith TPL. 2002. Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in CAPN1 for association with meat tenderness in cattle. Journal of Animal Science 80:3077-3085.

Page BT, Casas E, Quaas RT, Thallman RM, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, White SN, Bennett GL, Keele JW, Dikeman ME, Smith TPL. 2004. Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires. Journal of Animal Science 82:3474-3481.

Park B, Choi T, Kim S, Oh SH. 2013. National genetic evaluation of Hanwoo (Korean Native Cattle). Asian-Australasian Journal of Animal Science 26:151-156.

Pringle TD, Williams SE, Lamb BS, Johnson DD, West RL. 1997. Carcass characteristics, the Calpain proteinase system, and aged tenderness of Angus and Brahman crossbred steer. Journal of Animal Science 75:2955-2961.

Ryu HJ, Jung HY, Kim JJ, Kim HT, Park JS, Koh I et al. 2006. Gene-based SNPs and linkage disequilibrium patterns of 29 asthma candidate genes in the chromosome 5q31-33 region in Koreans. International Archives of Allergy and Immunilogy 139:209-216.

Saitou N, Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution 4:406-425.

Shi MM, Myrand SP, Bleavins MR, de la Iglesia FA. 1999. High throughput genotyping for the detection of a single nucleotide polymorphism in NAD(P)H quinone oxidoreductase (DT diaphorase) using TaqMan probes. Molecular Pathology 52:295-299.

Smith TPL, Casas E, Rexroad CE, Kappes SM, Keele JW. 2000. Bovine CAPN1 maps to a region of BTA29 containing a quantitative trait locus for meat tenderness. Journal of Animal Science 78:2589-2594.

Stephens M, Donnelly P. 2003. A comparison of Bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. American Journal of Human Genetics 73:1162-1169.

Wheeler TL, Koohmaraie M. 1994. Prerigor and postrigor changes in tenderness of ovine longissimus muscle. Journal of Animal Science 72:1232-1238.

Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M. 2000. Variaton in proteolysis, sarcomere length, collagen content, and tenderness among major pork muscles. Journal of Animal Science 78:958-965.

White SN, Casas E, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, Riley DG, Chase Jr CC, Johnson DD, Keele JW, Smith TPL. 2005. A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus, Bos Taurus,* and crossbred descent. Journal of Animal Science 83:2001-2008.