

닭의 육질 개량을 위한 육색 관련 양적형질좌위 및 연관마커에 관한 고찰: 총설

서 동 원 · 이 준 현[†]

충남대학교 동물자원과학부

Quantitative Trait Locus and Association Studies affecting Meat Colors in Chicken : Review

Dongwon Seo and Jun Heon Lee[†]

Division of Animal and Dairy Science, Chungnam National University, Daejeon 34134, Korea

ABSTRACT Recently, livestock breeding is more focused on the meat quality rather than meat quantity, mainly due to the improvement of consumers' income. Among the meat quality traits, meat color is one of very important traits because meat color is the first selection criterion from the consumers in the market. Most of the economically important traits have continuous variations and these are called quantitative traits. the genomic locations affecting these traits are called quantitative trait locus (QTL), which is mostly controlled by many genes having small effects. In this study, the recent QTL and candidate gene studies were reviewed in order to meet the consumers' demand for the future market. In the chicken QTL database, three traits are related with meat colors, namely breast color (Bco), meat color (Mco), drip loss (DL) and pH. The identified number of QTLs is 33 from 13 chromosomal regions. In these QTL regions, 14 candidate genes were identified; Eight for meat color (*APP*, *BCMO1*, *COL1A2*, *FTO*, *KPNA2*, *PSMD12*, *GOS2*, *FTSJ3*), two for drip loss (*AGRP*, *FTO*) and four for pH (*GALNT1*, *PCDH19*, *DIAPH1*, *SPP2*). These QTLs and candidate genes need to be confirmed and fine mapping is ultimately needed for identification of causative variations. The recently developed chicken resource population using Korean native chicken can be used for the improvement of meat quality traits, which increase the value that needed in the chicken industry.

(Key Word: quantitative trait loci, candidate gene, meat color, Korean native chicken)

서 론

과거 가축개량의 목적은 늘어가는 육제품의 수요를 충족시키고, 생산단가를 낮추기 위해 단시간에 빠른 성장으로 많은 양의 고기를 생산하는데 그 목적이 있었다. 그러나 최근에는 소비자들의 소득수준이 향상되고, 육제품에 대한 다원화 성향이 늘어나면서 점차 양적 개량보다 식육의 맛이나 질감과 같은 품질을 개선하는 질적 개량으로 그 중심이 이동하고 있어, 식육의 품질개선은 매우 중요한 개량 목표가 되어가고 있다(Andersen et al., 2005).

식육의 색은 육제품으로써 소비자의 선택을 받을 때 가장 먼저 선택의 기준이 되는 관능 형질의 하나이기 때문에, 육색은 제품의 상품성과 판매에 직결되어 경제적으로 매우 중요한 형질이라고 볼 수 있다(Mancini and Hunt, 2005). 기존의 육색에 대한 연구는 식육의 수분이 포함된 정도인 보수

력에 영향을 받고, 이러한 보수력의 차이는 사후강직시에 일어나는 pH 변화와도 밀접한 관련이 있는 것으로 보고된 바 있다(Fletcher, 1999; Qiao et al., 2001; Huff-Lonergan and Lonergan, 2005). 또한, 이러한 결과는 수분이 많고 창백한 색깔의 PSE 육이나, 수분이 적고 어두운 색깔의 DFD 육과의 association이 보고되기도 하였다(Fletcher, 1999; Barbut et al., 2008). 이러한 연구는 오래전부터 닭을 포함한 소와 돼지의 연구에서 식육의 품질을 개선하기 위해 형질간의 관련성을 확인하기도 하였고, 최근에는 많은 수의 마커를 이용한 genome-wide mapping 연구가 발전하면서 육색의 원인 유전자를 탐색하는 연구가 수행되기 시작했다(Groenen et al., 2009; Gu et al., 2011).

Genome-wide QTL mapping(GWL)과 Genome-wide association(GWA) 연구는 질적 표현형질이 아닌 양적 표현형질에 대해서 유전체 전반에 걸쳐 고루 분포되어 있는 유전자

[†] To whom correspondence should be addressed : junheon@cnu.ac.kr

마커의 위치를 탐색하여 형질과 관련된 원인변이 및 후보유전자의 위치를 추정하는 연구방법이다. 이러한 위치기반의 유전자 마커 개발 연구는 양적 형질과 관련된 원인유전자 및 변이를 탐색하는데 효율적인 접근 방법이라고 볼 수 있으며, 실제로 이러한 연구방법을 이용해서 닭을 포함한 여러 가축의 형질관련 QTL 및 association 결과들이 animal QTL db(<http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/GG/index>)에 공유되고 있다. 현재까지 닭은 총 4,676개의 QTL이 224개의 논문으로 보고되고 있고, 이렇게 확보된 QTL들은 Production, Health, Physiology, Exterior 그룹으로 총 319개의 형질에 대한 보고가 되어 있다. 이 중에서 육색은 Production 그룹의 meat quality 부분에 속해 있으며, 21개의 논문에서 10 가지 육질관련 형질에 대한 58개의 QTL 정보가 공유되고 있다.

닭은 세대간격이 짧고, 사육이 용이하며, 유전체 길이가 포유류에 비해 1/3 크기로 짧기 때문에 유전연구의 모델동물로서 매우 유용한 장점을 가지고 있다(Hillier et al., 2004). 또한, 이러한 특성은 타 가축의 연구집단보다 실험집단을 구성하고 유지하는데 비용이 적고, 전체 유전체 영역에 대한 효율적인 접근이 가능하기 때문에 닭을 이용해서 형질과 관련된 원인 유전자 및 변이를 탐색하는 방법을 정립한다면 타 가축으로의 적용범위를 넓히는데 있어 중요한 기초정보를 제공할 수 있을 것이다. 이와 같은 이유로 닭은 2004년에 인간게놈프로젝트 이후에 가축으로써는 가장 먼저 draft genome sequence가 발표되었고, 최근에는 많은 re-sequencing 데이터를 기반으로 유전체 전체 영역에 대해 많은 수의 SNP 변이를 발굴하였으며, 이를 이용한 High-density(HD) SNP chip 플랫폼도 개발되어 활발한 유전체 연구 수행이 가능해졌다(Wallis et al., 2004; Groenen et al., 2011; Kranis et al., 2013).

한국재래닭은 한국의 고유 닭 품종으로써 가치를 지니고 있지만, 상업용 브로일러에 비해 성장률이 떨어지기 때문에 사육 및 개발이 미진한 실정이었다. 하지만, 재래닭의 육질은 고유한 특성을 지니고, 우수한 식감과 풍미를 가지고 있기 때문에, 현대의 질적 성장의 관점에서 성장 속도 개선 이후에 가장 중요한 장점들을 지니고 있는 품종이라고 할 수 있다(Choe et al., 2010; Jeon et al., 2010). 특히, 재래닭이 소비자의 선택을 받고 산업의 지속적인 성장을 위해서 육색은 재래닭이 가지고 있는 특성 또는 품종을 소비자에게 알리는 하나의 기준으로 부각시킬 필요가 있다. 따라서 본 연구에서는 한국재래닭의 장점을 부각시키고, 소비자의 선택을 이끌어 내기 위해 양적 표현형질인 닭의 육색 원인유전자 및

QTL에 대한 현재까지의 연구 결과 고찰을 통해 재래닭 개발의 방향을 설정하는데 의의가 있다.

고찰

1. 닭의 육색과 관련된 QTL

식육의 색은 소비자가 육제품을 구매할 때 품질을 판단하는 기준으로 사용되고 있기 때문에, 육색을 개량하는 일은 경제적인 이점이 크다고 볼 수 있다. 식육의 색에 영향을 미치는 요인들은 pH, 보수력이 주요하게 보고되고 있고, 이는 식육의 질감에도 영향을 줄 수 있는 인자들로서 그 관련성을 함께 관찰할 필요가 있다(Fletcher, 1999). 이전의 식육 연구에서도 품질을 개선하기 위해 소 및 돼지, 닭 등에서 육색, pH, 보수력 등에 대한 상관관계 및 association을 연구한 바가 있으며, 이를 통해 수분이 적고 단단한 특성의 DFD(dark firm dry)와 수분이 많고 창백한 특징을 가진 PSE(pale soft exudative) 육을 정의하기도 하였다(Joo et al., 1995; Abril et al., 2001; Harford et al., 2014). 일반적으로 식육의 보수력이 증가하면 pH는 감소하는 경향을 보이며, 식육의 색이 밝은 색을 나타내게 되고, 보수력이 감소하면 pH는 증가하는 경향을 보이고, 식육의 색이 어두운 색을 나타내는 연구결과가 보고된 바 있다(Fletcher, 1999; Harford et al., 2014). 또한 돼지에서는 PSE 육이 생성되는 원인인 PSS(Porcine Stress Syndrome) 유전자를 발견하여 식육의 개량에 활용된 바가 있다(Ritter et al., 2008; Nonneman et al., 2012). 현재까지 Chicken QTLdb에 보고되어 있는 닭의 육색과 관련된 형질인 육색(meat color; Mco), 가슴육색(breast color; Bco), 수소이온농도(pH), 가습감량(drip loss; DL)이 유전체 영역에서 mapping된 QTL 영역은 총 13개 염색체(GGA1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 12, 14, 20, 24) 영역에서 33개로 확인되었다. 이 중에서 Mco 형질은 GGA1(2), GGA2(3), GGA3(3), GGA7(1), GGA24(3)로 총 12개의 QTL 영역이 확인되었다. Bco 형질은 GGA1(1), GGA5(1), GGA8(1), GGA10(1), GGA11(5)로 총 9개의 QTL이 확인되었다. pH 형질은 GGA1(2), GGA2(2), GGA4(2), GGA7(1), GGA12(1), GGA20(1)으로 총 9개의 QTL이 확인되었으며, DL 형질은 GGA1(2), GGA14(1)로 세 개의 QTL 영역이 확인되었다(Table 1). 기존의 연구결과를 토대로 닭의 연구에서도 식육의 색 및 pH, 보수력 등과 관련한 후보 유전자를 확보한다면 개량되는 닭 품종의 식육품질 개선 및 개발에 유용하게 활용될 수 있을 것이라 사료된다.

2. 육색과 관련된 QTL 및 Association

Table 1. The reported genome-wide QTL mapping results in chicken QTLdb

QTL ID	Trait	Description	Chr	Position (cM)	Flanking marker		Candidate gene	Publication
6832	BCo	Breast color b*	1	199.2**	<i>ADL0188</i>	<i>ADL0150</i>	-	Nadaf et al., 2007
2074	BCo	Breast color score	5	64**	<i>MCW0090</i>	<i>MCW0038</i>	-	Rabie et al., 2005
2198	BCo	Breast color score	8	80**	<i>ADL0301</i>		<i>APP</i>	Rabie et al., 2005
6673	BCo	Breast color b*	10	38.6 ^s	-		-	Wright et al., 2006
17057	BCo	Breast color b*	11	67.3**	-		<i>BCMOI</i>	Bihan-Duval et al., 2011
6842	BCo	Breast color a*	11	83**	<i>ADL0210</i>	<i>ADL0308</i>	-	Nadaf et al., 2007
17056	BCo	Breast color a*	11	55.7~69.8**	-		<i>BCMOI</i>	Bihan-Duval et al., 2011
6841	BCo	Breast color a*	11	54-69**	<i>ADL0210</i>	<i>ADL0308</i>	-	Nadaf et al., 2007
6840	BCo	Breast color b*	11	54-69**	<i>ADL0210</i>	<i>ADL0308</i>	-	Nadaf et al., 2007
25061	Mco	Breast color a*	1	55.9**	<i>ABR0528</i>	<i>ABR0007</i>	-	Yoshida et al., 2013
25055	Mco	Thigh color b*	1	471.8**	<i>MCW0107</i>		-	Yoshida et al., 2013
25056	Mco	Thigh color b*	2	115.2**	<i>ADL0176</i>	<i>ADL0257</i>	-	Yoshida et al., 2013
25058	Mco	Breast color a*	2	182**	<i>MCW0062</i>	<i>LEI0096</i>	-	Yoshida et al., 2013
1925	Mco	Breast color score	2	322**	<i>MCW0185</i>	<i>ADL0164</i>	-	Van Kaam et al., 1999
25065	Mco	Breast color b*	3	95**	<i>MCW0222</i>	<i>ADL0280</i>	-	Yoshida et al., 2013
25062	Mco	Breast color b*	3	113.9**	<i>MCW0222</i>	<i>ADL0280</i>	-	Yoshida et al., 2013
25059	Mco	Breast color b*	3	122.9**	<i>MCW0222</i>	<i>ADL0280</i>	-	Yoshida et al., 2013
25064	Mco	Breast color a*	7	6**	<i>ABR0041</i>	<i>ABR0397</i>	-	Yoshida et al., 2013
25057	Mco	Breast color a*	24	13**	<i>ROS0302</i>	<i>MCW0301</i>	-	Yoshida et al., 2013
25060	Mco	Breast color a*	24	18**	<i>MCW0301</i>		-	Yoshida et al., 2013
25063	Mco	Breast color b*	24	18**	<i>MCW0301</i>		-	Yoshida et al., 2013
6836	pH	Breast pH	1	395.6**	<i>LEI0139</i>	<i>MCW0283</i>	-	Nadaf et al., 2007
6835	pH	Breast pH	1	386~414**	<i>LEI0139</i>	<i>MCW0283</i>	-	Nadaf et al., 2007
6671	pH	Breast pH	2	380.3 ^s	-		-	Wright et al., 2006
6837	pH	Breast pH	2	119~153**	<i>MCW0063</i>	<i>ADL0257</i>	-	Nadaf et al., 2007
6838	pH	Breast pH	4	201**	<i>ADL0331</i>	<i>MCW0240</i>	-	Nadaf et al., 2007
6839	pH	Breast pH	4	203**	<i>ADL0331</i>	<i>MCW0240</i>	-	Nadaf et al., 2007
6665	pH	Breast pH	7	77~109**	<i>MCW0133</i>	<i>MCW0236</i>	-	Wright et al., 2006
6843	pH	Breast pH	12	24.4**	<i>ADL0372</i>	<i>ADL0044</i>	-	Nadaf et al., 2007
6666	pH	Breast pH	20	26~109**	<i>ADL0034</i>		-	Wright et al., 2006
6833	DL	Breast Drip loss	1	383.5**	<i>MCW0200</i>	<i>LEI0139</i>	-	Nadaf et al., 2007
6834	DL	Breast Drip loss	1	587.9**	<i>MCW0200</i>	<i>LEI0139</i>	-	Nadaf et al., 2007
6844	DL	Breast Drip loss	14	44**	<i>ADL0118</i>	<i>MCW0123</i>	-	Nadaf et al., 2007

*suggestive QTL, **significant QTL, ^ssex-specific QTL.

Mco: meat color; Bco: breast color; DL: drip loss.

육색 형질의 측정은 주로 색차계(color-difference meter)를 이용하여 측정하고, 측정된 결과치는 명도에 따라 Lightness (L*), 적녹색 정도에 따라 Redness(a*), 황색도에 따라 Yellowness(b*)로 나누어 측정을 한다. 이는 L* 값에 따라서는 밝은색 육색과 어두운색 육색, a*에 따라 적색도, b*에 따라 황색도를 각각 수치로 측정함으로써 표현형 형질과 유전자 형에 대한 association을 분석하는데 활용할 수 있다.

이전의 닭 연구에서 육색에 관련된 QTL 또는 association 결과는 총 28개 영역에서 확인되었으며, 이 중에서 가슴육

의 육색과 관련한 결과는 다리육의 육색과 관련된 5개 영역의 결과를 제외한 23개 영역에서 확보되었다. 이 결과에서 명도(L*)와 연관성을 나타낸 영역은 가슴육의 연구결과에서만 확인이 되었는데, GGA2 75.69 cM 영역의 *rs3133586674*에서 GWA 결과로 Beijing You와 Cobb broiler의 F₂의 association 결과에서 확인하였고, GGA18 11.31 cM 영역의 *rs312492526*, 12.01 cM 영역의 *rs314603035* 두 영역에서도 유의성이 있는 GWA 결과를 확인하기도 하였다(Sun et al., 2013) (Table 2).

Table 2. The reported genome-wide association results in chicken QTLdb

QTL ID	Trait	Description	Chr	Position (cM)	Marker information	P-values	Candidate gene	Publication
24485	Mco	Breast color L*	2	75.69	rs313358674	7.04E-05	<i>COLIA2</i>	Sun et al., 2013
17030	Mco	Thigh color score	11	19	C4938390T	0.024	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
24486	Mco	Breast color L*	18	11.31	rs312494526	8.96E-05	<i>KPNA2</i>	Sun et al., 2013
24487	Mco	Breast color L*	18	12.01	rs314603035	7.19E-05	<i>PSMD12</i>	Sun et al., 2013
15699	Mco	Thigh color score	26	39.9	c.G102A	0.0072	<i>GOS2</i>	Zeng et al., 2011
15705	Mco	Thigh color score	26	39.9	c.G255A	0.0061	<i>GOS2</i>	Zeng et al., 2011
24488	Mco	Breast color b*	27	27.54	rs15237721	4.85E-05	<i>FSTSJ3</i>	Sun et al., 2013
24465	pH	Breast pH	2	261.29	rs316188658	4.92E-06	-	Liu et al., 2013
24466	pH	Breast pH	2	261.39	rs313523532	4.92E-06	-	Liu et al., 2013
24467	pH	Breast pH	2	270.81	rs15121008	1.38E-05	-	Liu et al., 2013
24468	pH	Breast pH	2	271.21	rs15121015	1.38E-05	-	Liu et al., 2013
24469	pH	Breast pH	2	271.69	rs15121029	1.38E-05	-	Liu et al., 2013
24470	pH	Breast pH	2	271.96	rs15121036	7.98E-06	-	Liu et al., 2013
24471	pH	Breast pH	2	272.5	rs15121102	1.38E-05	-	Liu et al., 2013
24472	pH	Breast pH	3	275.38	rs16050844	9.80E-06	<i>GALNT1</i>	Liu et al., 2013
24473	pH	Breast pH	4	15.28	rs14422922	4.89E-05	<i>PCDH19</i>	Liu et al., 2013
24474	pH	Breast pH	4	18.21	rs15483905	1.04E-05	<i>DIAPH1</i>	Liu et al., 2013
24475	pH	Breast pH	7	27.68	rs14603569	3.54E-05	<i>SPP2</i>	Liu et al., 2013
16641	DL	Breast Drip loss	11	6.5	c.C9T	0.025	<i>AGRP</i>	Bai et al., 2012
17034	DL	Breast Drip loss	11	19	T4938170A	0.009	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
17035	DL	Breast Drip loss	11	19	A4938150C	0.024	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
17040	DL	Breast Drip loss	11	19	G4938082A	0.043	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
17042	DL	Breast Drip loss	11	19	C4937926T	0.018	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
17043	DL	Breast Drip loss	11	19	T4937918C	0.044	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012
17045	DL	Breast Drip loss	11	19	C4937901T	0.01	<i>FTO</i>	Jia et al., 2012

Mco: meat color; Bco: breast color; DL: drip loss.

적색도(a*)와 연관성을 나타낸 영역은 GGA1 55.9 cM 영역에서, GGA2 182 cM 영역, GGA7 6 cM 영역, GGA24 13 cM, 18 cM 위치에서 닭의 가슴육과 연관성이 있는 QTL을 확인하였다(Yoshida et al., 2013)(Table 1). Le Bihan-Duval et al.(2011)은 GGA11 55.7~69.8 cM 영역, Nadaf et al.(2007)은 54~87 cM영역에서 각각 가슴육과 적색도와 연관성 있는 QTL을 확인하였다(Table 1). 특히 Le Bihan-Duval et al.(2011)은 Nadaf et al.(2007)의 연구결과를 토대로 닭가슴육 적색도와 유의적인 association을 보이는 *BCMO1*(Beta-Carotene 15,15-Monooxygenase 1)의 비타민 대사에 주요한 역할을 하는 후보유전자를 확보하기도 하였다(Table 2).

황색도(b*)와의 연관성을 나타낸 영역은 GGA1 199.2 cM 영역에서 가슴육의 황색도와 유의적인 연관성이 나타난 QTL을 확보하였고(Nadaf et al., 2007), 471.8 cM의 *MCW0107* 영역에서 다리육의 황색도와 유의적인 연관성을 나타낸 QTL을 확인하였다(Yoshida et al., 2013)(Table 1). GGA2 115.2 cM 영역에서도 다리육의 황색도와 유의적인 연관성을 나타내는 QTL을 확인하였고, GGA3 95, 113.9, 122.9 cM,에서 닭가슴육의 황색도와 유의적인 연관성을 나타내는 QTL을 확인하였다(Yoshida et al., 2013)(Table 1). GGA 10 38.6 cM, GGA11 67.3 cM, 54~59 cM, GGA24 18 cM 영역에서도 각각 가슴육의 황색도와 유의적인 연관성을 나타내는 QTL을 확보한 바 있다(Wright et al., 2006; Nadaf et al., 2007; Le Bihan-Duval et al., 2011; Yoshida et al., 2013)(Table 1). GGA27 27.54 cM 위치의 rs15237721 위치에서는 가슴육 황색도에 대한 GWA를 조사한 바 있다(Sun et al., 2013) (Table 2).

이밖에도 육색에 대한 특별한 측정방법을 확인할 수 없는 연관성 결과도 QTLdb에 보고되었는데, Rabie et al.(2005)은 육색에 대해 scoring 방법으로 육색의 정도를 나누어 GWL을 확인한 결과, GGA5 64 cM, GGA8 80 cM 영역에서 각각 측정된 표현형에 대한 QTL을 확보하였다(Table 1). 또한 Jia et al.(2012)는 다리육의 색깔에 대해서 GWA 분석을 수행한 결과, C4938390T에서 association 결과를 확인하였으며, Zeng et al.(2011)은 GGA26의 *G0S2* 유전자의 G102A, G255A에서 각각 다리육의 육색에 대한 유의적인 association 결과를 확인하였다(Table 2).

육색과 연관성을 나타내는 GWL 및 GWA에 대한 연구는 경제적으로 닭고기의 색이 소비자의 선택을 받는 중요한 형질임과 동시에, 다른 형질의 영향을 받거나 주는 형질이기 때문에 다른 육질형질에 비해 비교적 많은 연구가 이루어져 왔다. 닭의 전체 유전체 영역에서 육색에 대한 연구는 주로 닭가슴살을 이용한 연구가 주를 이루었고, 일부 연구에서는

다리살을 나누어 형질을 측정된 결과를 보고하기도 하였다. 닭고기의 육색 형질은 닭의 유전체 전체 영역에서 12개 염색체의 다양한 영역에서 유의적인 연관성이 있는 QTL 및 association 결과들이 확인되는 것으로 미루어 육색에 영향을 주는 원인 유전자들이 매우 다양하거나 혹은 각각의 형질관련 후보유전자의 효과가 작을 것으로 추측해 볼 수 있다. 하지만 이러한 연관성 분석을 수행한 집단이 닭의 어느 한 품종에서 이루어진 결과들이 아니라 다양한 품종에서 서로 다른 계통을 교잡하여 얻어진 집단에서 도출한 결과들이기 때문에 QTL 위치에 대해서 fine mapping 또는 검증 실험을 통해 정확하게 후보유전자를 선별하여 비교해 볼 필요가 있을 것으로 사료된다.

닭의 육색과 관련된 후보유전자로는 QTL 연구에서 2개, association 연구에서 6개가 보고되었다. Rabie et al.(2005)은 420개 MS 마커를 이용한 full-sib QTL 연구와 interval mapping을 통해 *APP*(amyloid beta(A4) precursor protein) 후보유전자를 확보하였으며, 이 유전자는 세포표면 수용체와 transmembrane 전구 단백질을 인코딩하는 유전자로 이 유전자의 펩타이드 분비물 일부가 알츠하이머 질환과도 관련이 있는 것으로 알려져 있다(Goate et al., 1991)(Table 2). 이 유전자의 연관성 분석에서는 scoring을 통해 측정된 육색 형질과의 연관성을 확인하였는데, 이 유전자가 세포표면의 수용체에 작용하는 기작을 가지고 있기 때문에, 식육을 이루는 세포의 육색에 영향을 미치는 요인이 될 수 있을 것으로 사료된다. Le Bihan-Duval et al.(2011)은 GGA11에 11개의 MS 마커와의 연관성 분석을 통해 닭 가슴육의 적색도와 황색도와 연관성을 보이는 QTL 영역에서 *BCMO1*(beta-carotene 15,15' monooxygenase 1) 후보유전자를 확보하였으며, 이 유전자는 carotenoid의 대사에 관여하는 유전자로 색소침착에 영향을 줄 수 있는 유전자이다(Table 2). 하지만 후속 연구에서 *BCMO1* 유전자의 발현과 가슴육 육색의 상관도를 확인한 결과, *BCMO1* 유전자의 발현이 닭 가슴육에서 직접적으로 비타민 A 및 E의 대사에 영향을 주지 않고, 닭의 혈청 내에서 lutein과 zeaxanthin의 함량의 변화에 영향을 주는 것을 확인하였다. 이러한 함량의 변화는 결과적으로 육색 황색도에 영향을 주는 요인으로 작용할 가능성이 있기 때문에, *BCMO1* 및 pathway에 관련하는 유전자들은 육색의 황색도 및 적색도에 영향을 줄 수 있는 후보 유전자로 한국재래닭 집단에서도 그 관련성을 확인해 볼 필요가 있을 것으로 사료된다.

육색에 대한 GWA 결과에서는 Sun et al.(2013)이 닭 가슴육의 명도와 관련하여 GGA2에서는 근섬유의 콜라겐 형성

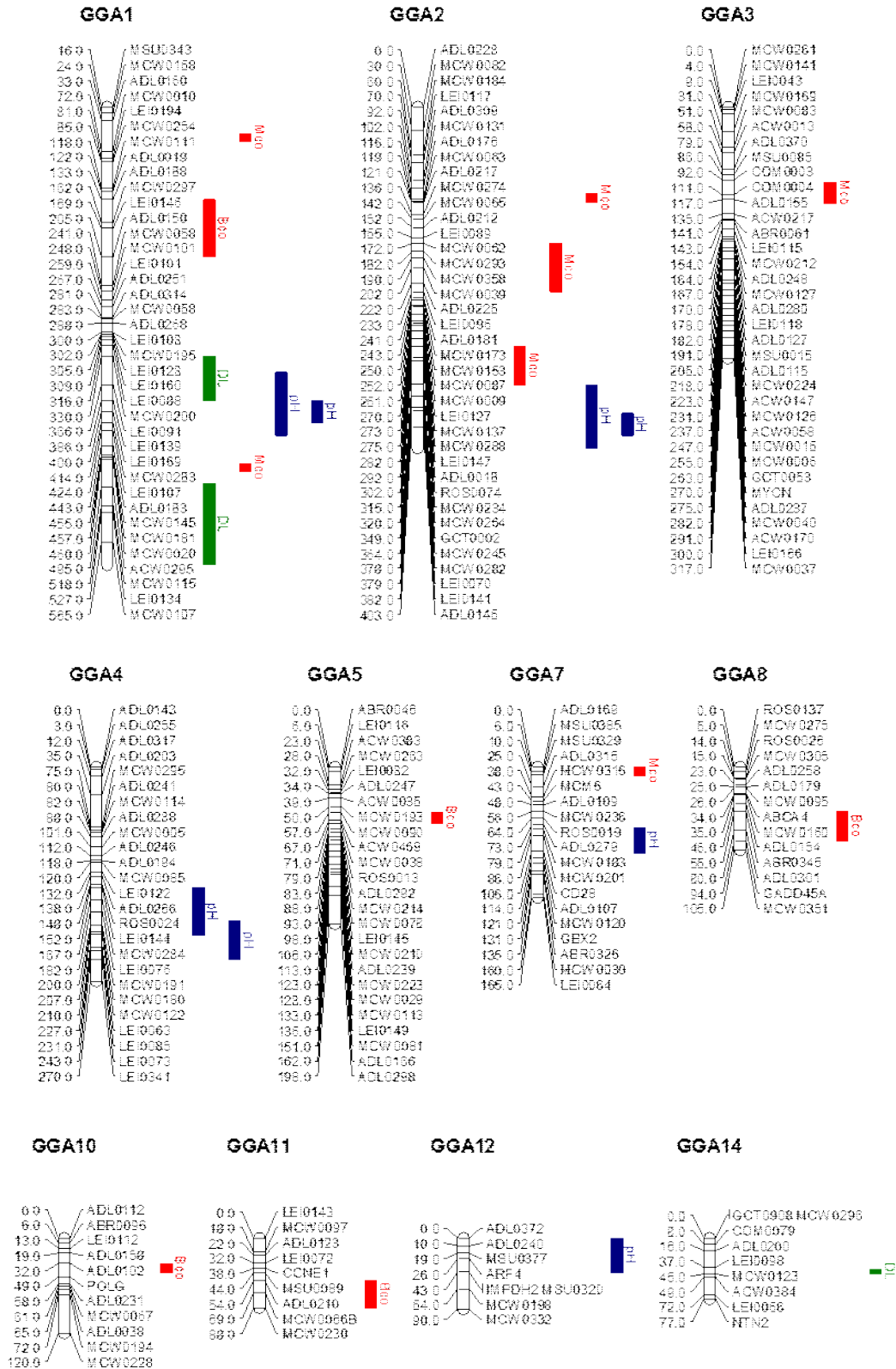


Fig. 1. The identified QTL locations for the pH, meat color (Mco), breast color (Bco) and drip loss (DL) in chicken.

에 관련하는 *COL1A2*(Collagen, Type 1, Alpha 2)와 GGA18에서는 세포내 핵에 단백질을 전달하는 역할을 하는 *KPNA2* (Karyopherin Alpha 2)와, 단백질의 ATP 의존적 분해에 관여하여 26S 프로테아좀의 조절에 관여하는 *PSMD12*(Proteasome 26S Subunit, Non-ATPase, 12)가 확인되었다(Table 2). 또한 가슴육의 황색도에 대해서도 메틸전달효소의 활성화에 관여하는 GGA27의 *FTSJ3*(FtsJ Homolog 3) 유전자를 보고하기도 하였다. *COL1A2* 유전자는 Meishan 돼지의 연구에서 붉은색 혹은 흰색의 근골격 형성에 대해 4배의 발현율의 차이를 나타내며 있으며, *KPNA2* 및 *PSMD12* 유전자는 이전의 연구에서 식육의 색과의 association을 나타낸 결과는 보고되지 않았다(Li et al., 2010). *FTSJ3* 유전자의 경우, 같은 품종인 Beijing You 닭 품종에서 건물함량에 대해서 유의적인 association이 보고된 바 있지만, 다른 연구에서 육색에 대한 association이 보고된 바 없다(Liu et al., 2013). Zeng et al.(2011)은 Xinghua와 Recessive White Leghorn을 교배한 F₂ 집단에서 인간의 van der woude syndrome과 관련이 있는 GGA26 *G0S2* (G0/G1 switch 2) 유전자의 G102A, G255A의 변이가 다리육의 육색과의 association을 보고하기도 하였다. *G0S2* 유전자는 다른 연구에서 소의 지방산 축적과 지방산 대사에 관련성을 보이는 후보유전자로 보고된 바 있다(Zhao et al., 2012; Guo et al., 2014).

3. pH와 관련된 QTL 및 Association

식육의 pH 변화는 사후강직과 이후 일어나는 식육의 연도변화에 밀접한 관련성이 보고되고 있는 형질이다. pH 변화는 이전의 연구에서 식육의 색에 직접적인 영향을 주는 요인으로 높은 pH의 닭가슴살에서는 어두운 육색을 띄고, 낮은 pH에서는 밝은 육색을 나타내는 결과를 확인하였다(Fletcher, 1999). 또한 도축 후 침지과정에서의 pH 변화는 식육의 연도와도 밀접한 관련이 있기 때문에 식육에서의 pH 변화는 육색 및 식육의 품질에 주요한 영향을 줄 수 있는 형질이라 볼 수 있다.

Chicken QTLdb에는 닭의 가슴육 pH 변화와 관련된 20개의 위치정보가 보고되어 있으며, 이 중에서 9개는 GWL, 11개는 GWA로 각각의 위치정보를 확인하였다. GGA1에서는 2개의 350.3~430.8 cM 영역에서 2개의 pH와 관련된 2개의 QTL이 확인되었다(Nadaf et al., 2007)(Table 1). GGA2에서는 119~153, 380.3 cM 영역에서 2개의 QTL이 확인되었고, 이 중에서 380.3 cM 영역의 QTL은 sex-specific한 suggestive QTL로 확인되었다(Wright et al., 2006; Nadaf et al., 2007)(Table 1). 또한 GGA2의 261~275 cM의 영역에 걸쳐 8개의

유의적인 association 결과를 확인하여 *GALNT1*(Polypeptide N-Acetyl galactose aminyl transferase 1) 후보유전자를 보고하기도 하였다(Liu et al., 2013)(Table 2). GGA4에서는 201, 203 cM 영역에서 pH와 관련된 QTL을 각각 확인하였으며, 15.28, 18.21 cM 영역에서 *rs14422922*와 *rs15483905*가 유의적인 association을 나타내어 *PCDH19*(Protocadherin 19)와 *DIAPH1*(Diaphanous-Related Formin 1)의 후보유전자를 보고하였다(Liu et al., 2013; Nadaf et al., 2007)(Table 2). GGA7에서는 22.68 cM 영역에서 *rs14603569*의 유의적인 association 확인을 통해 *SPP2*(Secreted Phosphoprotein 2, 24 kDa) 후보 유전자와, 77~109 cM의 QTL을 확인하였다(Liu et al., 2013; Wright et al., 2006). GGA12 24.4 cM 영역에서 유의적인 연관성이 있는 QTL을 확보하였고, GGA20에서는 26~109 cM의 비교적 넓은 영역의 QTL을 확보하였다(Nadaf et al., 2007; Wright et al., 2006)(Table 1).

닭의 가슴육의 pH 변화에 대해서 연관성을 나타낸 후보 유전자는 QTL 연구결과에서는 도출해내지 못했고, association 결과에서만 후보유전자를 확보하였다. 네 개의 유전자 중에서 *PCDH19* 유전자는 사료효율에 따라 선발된 소의 residual feed intake(RFI) 유전자 발현 연구에서 유의적인 association이 있는 유전자로 확인하였지만, 식육의 pH와의 association은 보고된 바 없고(Chen et al., 2011), *GALNT1*, *DIAPH1*, *SPP2* 유전자 또한 식육의 pH 또는 품질과의 association을 보고한 연구는 확인되지 않았다.

4. 가열감량(Drip Loss: DL)과 관련된 QTL 및 Association

가열감량(DL) 형질은 식육내 보유하고 있는 수분이 조리 중 배출 또는 증발하는 양이며, 식육의 보수력과도 밀접한 관련을 가지고 있다. 또한, 조리시 식육에 유지되는 수분은 다즙성(Juiciness)과 식육의 연도(Tenderness)에도 직접적인 영향을 줄 수 있는 주요한 요인이기 때문에 식육의 품질에 있어 중요한 형질이라 볼 수 있다.

Chicken QTLdb에 닭고기의 가열감량에 대해서는 3개의 QTL 결과와 7개의 association 결과가 보고되고 있으며, 육색 및 pH에 비해 비교적 적은 연구가 이루어져 왔다. 가열감량과 관련된 QTL은 GGA1 385.3, 587.9 cM 영역과 GGA14 44 cM 영역에서 각각 확보되었으며(Table 1), association 연구결과는 6.5 cM 영역에서 *AGRP*(Agouti Related Neuropeptide)의 후보유전자를 확인하였고, 19 cM 영역에서 *FTO*(Fat Mass and Obesity Associated) 유전자의 6개 변이(C4937901T, T4937918C, C4937926T, G4938082A, A4938150C, T49381-

70A)와의 유의적인 association 관계를 확인하였다(Bai et al., 2012; Jia et al., 2012).

AGRP 유전자는 육질 및 보수력과 연관된 연구결과는 보고되지 않았으며, 주로 닭과 쥐 실험에서 성장과 지방산의 축적에 관련한 유전자로 보고되고 있다(Dunn et al., 2013; Sun et al., 2013). *FTO* 유전자는 Fan et al.(2010)의 연구에서 돼지의 RFI 및 육질형질의 association을 확인하는 연구에서 p.Ala198Ala의 SNP가 RFI에 유의적인 association이 있는 것을 확인한 바 있으며, *HNF1A* 유전자가 돈육의 지방산 함량 및 다즙성에 association이 있는 결과를 확인하였다. Duroc 돼지의 증체량에 대한 연구에서도 *FTO* 유전자는 근내지방의 축적에 유의적으로 높은 association을 나타낸 바 있다(Fontanesi et al., 2009).

5. 닭의 육색 및 pH, 가열감량의 연관성 분석

닭의 육색과 직접적인 연관성이 있는 형질은 pH 변화로 pH가 높고 낮음에 따라 육색의 어둡고 밝음의 상관관계가 나타나고, 육색이 어둡고 밝음에 따라 식육 내 보유하고 있는 수분의 함량 역시 적거나 많은 상관관계를 가지게 된다. Qiao et al.(2001)은 704마리의 닭을 육색에 따라 light, normal, dark로 나누어, 가슴육의 명도와 적색도, pH, 보수력(water holding capacity; WHC), 유화력(emulsification capacity; EC)에 대한 상관관계를 분석한 결과, 해당 형질들이 서로 유의적으로 높은 상관관계가 있는 것을 확인하였고, Abril et al.(2001)은 쇠고기의 육색이 normal pH 6.1을 기준으로 기준치 이상일 때는 DFD로 판단되고, 그 이하는 정상육으로 판단하는 상관관계를 확인하기도 하였다. 따라서 닭의 육색을 연구하는데 있어 육색의 측정형질인 CIE 값들은 중요한 형질들이지만, pH 변화 및 식육내 수분 변화가 육색에 상호작용하는 형질로 보고되고 있기 때문에, 육색 형질에 관련된 마커를 확보하기 위해서는 pH 및 가열감량, 보수력 등에 대한 연관성도 함께 조사할 필요성이 있다(Sammel et al., 2002; Mancini and Hunt, 2005).

Chicken QTLdb에 확보된 위치 정보 중에서 각기 다른 품종을 이용한 연구에서 같은 위치에 GWL 혹은 GWA 결과가 일치된 정보는 확인할 수 없었다. Nadaf et al.(2007)은 HG(high growth)와 LG(low growth) 계통을 교배한 집단 내에서 GGA1의 가열감량 및 pH 변화량의 경우 330~430 cM 영역에서 세 개의 QTL이 인접한 마커 사이에서 유의적인 연관성을 나타낸 경우가 있는데, 이는 같은 집단을 사용하거나 동일한 결과를 확보한 연구결과가 직접적인 비교나 검증이 어려운 점이 있다. 한가지 흥미로운 점은 위의 연구 결

과를 토대로 Le Bihan-Duval et al.(2011)이 육색에 대해서 Nadaf et al.(2007) 연구에서 육색과 관련하여 GGA1에서 *MCW097*, *ADL210*, *ADL308* 세 개의 MS 마커를 이용하여 QTL 분석을 수행하였지만, 여기에 *SEQALL0528*, *SEQALL0529*, *MCW230* 마커 세 개를 추가하고, 이전의 연구에서 확보한 영역의 후보유전자로의 가능성이 높은 *BCMO1* 유전자의 exon 및 promoter 영역의 변이를 추가 확보하여 QTL을 재분석하였다. 그 결과, *BCMO1*과 유의적인 연관성이 있는 SNP를 QTL mapping을 통해 확보하였고, 유전자 발현의 차이도 확인하였다. 하지만 위의 결과를 제외하고, QTLdb에 보고된 QTL 및 association 결과들 중에서 동일한 품종을 사용한 연구결과 혹은 다른 집단을 사용한 연구결과에서 세 가지 형질 연관성의 위치정보가 일치하는 연구결과는 찾아보기 어려웠다. 아직 QTLdb에 등록되지 않은 한국재래닭의 육색관련 연구 결과에서도 가슴육의 명도(L*)에서는 GGA3 254 cM, GGA5 53 cM, GGA12 59 cM, 다리육의 명도에서는 GGA17 5 cM, 가슴육의 적색도(a*)는 GGA17 4cM, GGA23 6 cM, 황색도(b*)는 GGA2 132 cM 영역에서 QTL을 확인하였고, 가슴육의 pH에서는 GGA27 0, 4 cM, GGA14 0 cM, GGA15 42 cM, 다리육의 pH는 GGA7 38, 103 cM 영역에서, 가슴육의 보수력은 GGA3 27 cM에서 각각 유의적인 연관성의 QTL을 확인하였지만, QTLdb와 마커의 interval이 일치하는 QTL은 확인할 수 없었고, 재래닭 품종내의 형질간에도 QTL 위치가 일치하는 영역은 확인할 수 없었다(Seo et al., 2015).

이와 같이 서로 다른 QTL 연구 및 association 연구에서 각각의 형질에 대해 일치하는 결과를 얻기 힘든 이유 중에는 한 가지는 QTL mapping 및 association에 사용되고 있는 마커에 있다고 볼 수 있다. QTLdb에 보고된 QTL 연구는 대부분 MS 마커를 사용한 결과들인데, 닭 MS 마커 데이터베이스에 제공되고 있는 마커는 대형 염색체(macro-chromosome)의 경우, 최대 415개(GGA1), 소형 염색체(micro-chromosome)의 경우 20개 내외로 무수히 많은 수의 마커가 존재한다(Groenen et al., 2000). 하지만 다양한 마커 유전자형을 확보하기 위해 요구되는 많은 비용과 노동력 때문에 대부분 마커간의 interval을 고려하여 각 염색체에서 많게는 2~30개, 적게는 2개 이상의 마커를 선발하여 연관지도를 작성하고, QTL 영역을 추정하게 된다. 이런 경우, 마커간의 interval이 고려되기는 하지만, 서로 다른 연구집단에서 활용한 마커의 위치가 제각각이고 추정되는 QTL 영역도 경우에 따라 interval이 상당히 넓은 영역을 보여주기 때문에 직접적인 비교 연구가 어려운 결과를 가져오게 된다. 또한, 지금까지 대부분의 QTL 연구가 연구비가 막대하게 소요되기 때문에 확보

된 QTL 영역에 대해서 추가적인 interval mapping 연구나 후보유전자를 결정짓는 연구 혹은 후보 유전자의 기능을 규명하는 연구로 이어지지 않았기 때문에 제공되는 데이터가 상당히 제한적이라고 할 수 있다. 최근에는 이러한 단점을 극복할 수 있는 high-density(HD) SNP chip과 같은 high-throughput platform이 많이 개발되어 마커 사이의 간격을 최소화하고, 위치정보 및 유전자 정보가 비교적 정확한 기반이 마련되어 있기 때문에, 이러한 플랫폼을 활용한다면 높은 association을 나타내는 위치의 작은 영역에서 좀 더 효율적으로 형질과의 직접적인 association이 있는 후보 유전자를 선택할 수 있을 것으로 사료된다(Groenen et al., 2009; Groenen et al., 2011; Kranis et al., 2013). 또한 이러한 접근방법으로 QTL 혹은 association 연구가 후보유전자 위치까지 추정하여 서로 다른 집단의 연구결과와 직접적인 비교가 가능하다면 후보유전자 위치의 LD와 haplotype을 고려하여 각각의 표현형 형질에 대해 원인 변이를 찾을 수 있을 것으로 사료된다. 한국에서 최초로 수행된 genome-wide QTL 연구결과도 후속 연구를 통해 현재 확보된 QTL 영역에 대해서 더욱 세밀한 조사를 수행한다면 재래닭의 육색 및 육질에 대한 원인 변이를 찾고, 이를 이용한 마커 도움 선발로 재래닭의 효율적인 품질 개량이 가능할 수 있을 것으로 사료된다.

적 요

최근 소비자의 소득 수준이 향상되고, 육제품의 다원화 성향이 증가하면서 가축개량은 과거 성장 및 육량 중심의 개량에서 품질 중심의 개량으로 중심이 이동하고 있다. 특히, 식육의 품질 중에서 육색은 소비자가 식육을 선택 및 질을 판단하는 기준으로 작용하기 때문에 매우 중요한 형질이라고 볼 수 있다. 경제적으로 유용한 형질은 대부분 측정가능한 연속변이에 해당하고, 이러한 형질은 대부분 여러 유전자가 형질에 영향을 미치는 양적형질 좌위(Quantitative Trait Loci; QTL)에 속한다. Chicken QTL db에 보고된 닭의 육색형질과 관련된 형질들은 육색(Bco, Mco), 가열감량(DL), pH가 보고되어 있으며, 이는 닭의 13개 염색체에서 33개 QTL 및 association 영역이 보고되고 있다. 이 중에서 육색관련 후보 유전자는 *APP*, *BCMO1*, *COLIA2*, *FTO*, *KPNA2*, *PSMD12*, *GOS2*, *FTSJ3*가 있으며, 가열감량관련 후보유전자는 *AGRP*, *FTO*, pH와 관련된 후보유전자는 *GALNT1*, *PCDH19*, *DIA-PHI*, *SPP2* 유전자로 총 14개 유전자가 확인되었다. 이렇게 확인된 후보유전자 및 QTL 연구결과를 한국재래닭에 적용

및 활용 가능성을 확인해 볼 필요가 있으며, 이러한 적용은 낮은 성장속도의 단점을 가진 한국재래닭의 개발에 있어 품질의 개량속도를 높여 산업적 가치를 빠르게 끌어올릴 수 있는 중요한 표지인자가 될 수 있을 것으로 사료된다.

(색인어: 양적형질좌위, 후보유전자, 육색, 한국재래닭)

사 사

본 연구는 골든씨드프로젝트(GSP 과제번호: PJ00992503-2015)의 지원에 의해 이루어진 것임.

REFERENCES

Abril M, Campo MM, Önenç A, Sañudo C, Albertí P, Ne-gueruela AI. 2001 Beef colour evolution as a function of ultimate pH. *Meat Sci.* 58:69-78.

Andersen HJ, Oksbjerg N, Young JF, Therkildsen M 2005 Feeding and meat quality - A future approach. *Meat Sci.* 70:543-554.

Bai Y, Sun G, Kang X, Han R, Tian Y, Li H, Wei Y, Zhu S 2012 Polymorphisms of the pro-opiomelanocortin and agouti-related protein genes and their association with chicken production traits. *Mol Biol Rep.* 39:7533-7539.

Barbut S, Sosnicki AA, Lonergan SM, Knapp T, Ciobanu DC, Gatcliffe LJ, Huff- Lonergan E, Wilson EW 2008 Progress in reducing the pale, soft and exudative (PSE) problem in pork and poultry meat. *Meat Sci.* 79:46-63.

Chen Y, Gondro C, Quinn K, Herd RM, Parnell PF, Vanselow B 2011 Global gene expression profiling reveals genes expressed differentially in cattle with high and low residual feed intake. *Anim Genet.* 42: 475-490.

Choe JH, Jung S, Yun HJ 2010 Article: Differences in the quality characteristics between commercial Korean native chickens and broilers. *Korean J Food Sci Anim Resour.* 30:13-19.

Dunn IC, Meddle SL, Wilson PW, Wardle CA, Law AS, Bishop VR, Hindar C, Robertson GW, Burt DW, Ellison SJH, Morrice DM, Hocking PM 2013 Decreased expression of the satiety signal receptor CCKAR is responsible for increased growth and body weight during the domestication of chickens. *American J Physiol Endocrinol Metab.*

- 304:E909-E921.
- Fan B, Lkhagvadorj S, Cai W, Young J, Smith RM, Dekkers JCM, Huff-Lonergan E, Lonergan SM, Rothschild MF 2010 Identification of genetic markers associated with residual feed intake and meat quality traits in the pig. *Meat Sci.* 84:645-650.
- Fletcher DL 1999 Broiler breast meat color variation, pH, and texture. *Poult Sci.* 78:1323-1327.
- Fontanesi L, Scotti E, Buttazzoni L, Davoli R, Russo V 2009 The porcine fat mass and obesity associated (FTO) gene is associated with fat deposition in Italian Duroc pigs. *Anim Genet.* 40:90-93.
- Goate A, Chartier-Harlin MC, Mullan M, Brown J, Crawford F, Fidani L, Giuffra L, Haynes A, Irving N, James L 1991 Segregation of a missense mutation in the amyloid precursor protein gene with familial Alzheimer's disease. *Nature.* 349:704-706.
- Groenen MAM, Cheng HH, Bumstead N, Benkel BF, Briles WE, Burke T, Burt DW, Crittenden LB, Dodgson J, Hillel J, Lamont S, de Leon AP, Soller M, Takahashi H, Vignal A 2000 A consensus linkage map of the chicken genome. *Genome Res.* 10:137-147.
- Groenen MAM, Megens HJ, Zare Y, Warren WC, Hillier LW, Crooijmans RPMA, Vereijken A, Okimoto R, Muir WM, Cheng HH 2011 The development and characterization of a 60K SNP chip for chicken. *BMC Genomics.* 12:274.
- Groenen MAM, Wahlberg P, Foglio M, Cheng HH, Megens HJ, Crooijmans RPMA, Besnier F, Lathrop M, Muir WM, Wong GKS, Gut I, Andersson L 2009 A high-density SNP-based linkage map of the chicken genome reveals sequence features correlated with recombination rate. *Genome Res.* 19:510-519.
- Gu X, Feng C, Ma L, Song C, Wang Y, Da Y, Li H, Chen K, Ye S, Ge C, Hu X, Li N 2011 Genome-wide association study of body weight in chicken F2 resource population. *Plos One.* 6:e21872.
- Guo B, Kongsuwan K, Greenwood PL 2014 A gene expression estimator of intramuscular fat percentage for use in both cattle and sheep. *J Anim Sci Biotechnol.* 16:35.
- Harford ID, Pavlidis HO, Anthony NB 2014 Divergent selection for muscle color in broilers. *Poult Sci.* 93:1059-1066.
- Hillier LW, Miller W, Birney E, Warren W, Hardison RC, Ponting CP, Bork P, Burt DW, Groenen MAM, Delany ME, Dodgson JB, Chinwalla AT, Cliften PF, Clifton SW, Delehaunty KD, Fronick C et al. 2004 Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature.* 432:695-716.
- Huff-Lonergan E, Lonergan SM. 2005. Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Sci.* 71:194-204.
- Jeon HJ, Choe JH, Jung Y, Kruk ZA, Lim DG, Jo C 2010 Comparison of the chemical composition, textural characteristics, and sensory properties of north and south Korean native chickens and commercial broilers. *Korean J Food Sci Anim Resour.* 30:171-178.
- Jia X, Nie Q, Lamont SJ, Zhang X 2012 Variation in sequence and expression of the avian FTO, and association with glucose metabolism, body weight, fatness and body composition in chickens. *Int J Obes.* 36:1054-1061.
- Joo ST, Kauffman RG, Kim BC, KIM CJ 1995 The relationship between color and water holding capacity in postrigor porcine longissimus muscle. *J Muscle Foods.* 6:211-226.
- Kranis A, Gheys AA, Boschiero C, Turner F, Yu L, Smith S, Talbot R, Pirani A, Brew F, Kaiser P, Hocking PM, Fife M, Salmon N, Fulton J, Strom TM, Haberer G, Weigend S, Preisinger R, Gholami M, Qanbari S, Simianer H, Watson KA, Woolliams JA, Burt DW 2013 Development of a high density 600K SNP genotyping array for chicken. *BMC Genomics.* 14:59.
- Le Bihan-Duval E, Nadaf J, Berri C, Pitel F, Graulet B, Godet E, Leroux SY, Demeure O, Lagarrigue S, Duby C 2011 Detection of a cis eQTL controlling BMCO1 gene expression leads to the identification of a QTG for chicken breast meat color. *Plos One.* 6:e14825.
- Li Y, Xu Z, Li H, Xiong Y, Zuo B 2010 Differential transcriptional analysis between red and white skeletal muscle of Chinese Meishan pigs. *Int J Biol Sci.* 27:350-360.
- Liu R, Sun Y, Zhao G, Wang F, Wu D, Zheng M, Chen J, Zhang L, Hu Y, Wen J 2013 Genome-wide association study identifies loci and candidate genes for body composition and meat quality traits in Beijing-You chickens. *Plos One.* 18:e61172.
- Mancini RA, Hunt MC 2005 Current research in meat color.

- Meat Sci. 71:100-121.
- Nadaf J, Gilbert H, Pitel F, Berri CM, Feve K, Beaumont C, Duclos MJ, Vignal A, Porter TE, Simon J 2007 Identification of QTL controlling meat quality traits in an F2 cross between two chicken lines selected for either low or high growth rate. *BMC Genomics*. 8:155.
- Nonneman DJ, Brown-Brandl T, Jones SA, Wiedmann RT, Rohrer GA 2012 A defect in dystrophin causes a novel porcine stress syndrome. *BMC Genomics*. 13:233.
- Qiao M, Fletcher D, Smith D, Northcutt J 2001 The effect of broiler breast meat color on pH, moisture, water-holding capacity, and emulsification capacity. *Poult Sci*. 80:676-680.
- Rabie TSKM, Crooijmans RPMA, Bovenhuis H, Vereijken ALJ, Veenendaal T, van der Poel JJ, Van Arendonk JAM, Pakdel A, Groenen MAM 2005 Genetic mapping of quantitative trait loci affecting susceptibility in chicken to develop pulmonary hypertension syndrome. *Anim Genet*. 36:468-476.
- Ritter MJ, Ellis M, Hollis GR, McKeith FK, Orellana DG, Van Genugten P, Curtis SE, Schlipf JM 2008 Frequency of the HAL-1843 mutation of the ryanodine receptor gene in dead and nonambulatory-noninjured pigs on arrival at the packing plant. *J Anim Sci*. 86:511-514.
- Sammel LM, Hunt MC, Kropf DH, Hachmeister KA, Kastner CL, Johnson DE 2002 Influence of chemical characteristics of beef inside and outside semimembranosus on color traits. *J Food Sci*. 67:1323-1330.
- Seo DW, Park HB, Jung S, Cahyadi M, Choi NR, Jin S, Heo KN, Jo C, Lee JH 2015 QTL analyses of general component, color, and pH traits in breast and thigh muscles in Korean native chicken. *Livestock Sci*. 182:145-150.
- Sun Y, Zhao G, Liu R, Zheng M, Hu Y, Wu D, Zhang L, Li P, Wen J 2013 The identification of 14 new genes for meat quality traits in chicken using a genome-wide association study. *BMC Genomics*. 14:458.
- Wallis JW, Aerts J, Groenen MAM, Crooijmans RPMA, Layman D, Graves TA, Scheer DE, Kremitzki C, Fedele MJ, Mudd NK, Cardenas M, Higginbotham J, Carter J, McGrane R et al. 2004 A physical map of the chicken genome. *Nature*. 432:761-764.
- Wright D, Kerje S, Lundstrom K, Babol J, Schutz K, Jensen P, Andersson L 2006 Quantitative trait loci analysis of egg and meat production traits in a Red Junglefowl × White Leghorn cross. *Anim Genet*. 37:529-534.
- Yoshida M, Ishikawa A, Goto T, Goto N, Nishibori M, Tsudzuki M 2013 QTL mapping for meat color traits using the F2 intercross between the Oh-Shamo (Japanese Large Game) and White Leghorn chickens. *J Poult Sci*. 50:198-205.
- Zeng F, Xie L, Pang X, Liu W, Nie Q, Zhang X 2011 Complementary deoxyribonucleic acid cloning of avian G0/G1 switch gene 2, and its expression and association with production traits in chicken. *Poult Sci*. 90:1548-1554.
- Zhao C, Tian F, Yu Y, Luo J, Mitra A 2012 Functional genomic analysis of variation on beef tenderness induced by acute stress in Angus cattle. *Comp Funct Genomics*. 2012: 756284.

Received Nov. 30, 2015, Revised Dec. 11, 2015, Accepted Dec. 19, 2015