

최 종
연구보고서

돼지의 유용유전자 발굴을 위한
유전자 지도 작성 연구

Genetic Mapping of QTL for Major
Economical genes in pig

축산기술연구소

농 립 부

제 출 문

농림부 장관 귀하

본 보고서를 “돼지의 유용유전자 발굴을 위한 유전자 지도 작성 연구에 관한 연구” 과제 (제1세부과제 “집단조성 및 표현형적 특성 연구”, 제2세부과제 “집단의 유전적 특성 및 유전자형 분석 연구”, 제3세부과제 “QTL 연관지도 작성 연구”)의 최종보고서로 제출합니다.

2003년 10월 17일

주관연구기관명 : 축산기술연구소

총괄연구책임자 : 정 일 정

세부연구책임자 : 오 성 중

연 구 원 : 김 태 헌

연 구 원 : 윤 두 학

연 구 원 : 박 응 우

연 구 원 : 정 호 영

연 구 원 : 최 봉 환

연 구 원 : 이 지 응

연 구 원 : 조 용 민

협동연구기관명 : 연암전문대

협동연구책임자 : 정 흥 우

연 구 원 : 이 학 교

연 구 원 : 최 연 호

요 약 문

I. 제 목

돼지의 유용유전자 발굴을 위한 유전자 지도 작성 연구

1. 집단조성 및 표현형적 특성 연구
2. 집단의 유전적 특성 및 유전자형 분석 연구
3. QTL 연관지도 작성 연구

II. 연구개발의 목적 및 필요성

가축을 개량하기 위한 전통적인 접근방법은 선발과 교배체계를 이용하여 가축의 경제형질의 대부분인 양적형질을 개량하는데 표현형적인 기록에 근거한 통계적인 방법에만 주로 의존해왔으며, 이와 같은 방법은 지금까지 성공적으로 수행되어왔다. 그러나 만약 양적 형질에 관여하는 유전자를 발굴하지 못한다면 선발과 교배체계를 통한 전통적인 육종방법만으로는 보다 많은 유전적인 개량을 하는데 있어 한계에 도달하게 될 것이다. QTL은 포유동물의 게놈 전체에 걸쳐 퍼져있으며, 환경요인과 상관관계를 가지므로 유전자 자체만의 탐색으로서는 육종에의 이용이 불가능하기 때문에 QTL 자체에 대한 접근보다는 QTL과 근접한 단일 유전자인 표지인자(marker)를 이용한 육종(Marker assisted selection) 기술의 개발이 필요하다. 발견된 marker와 QTL과의 관계는 통계학적인 기술을 통하여 조명될 수 있으며 정확한 marker의 설정은 육종 계획의 성과와도 밀접히 연관되어 있다. 효율적인 교배계획의 수립 및 통계분석 방법의 확립은 marker의 개발에 있어 보다 적은 동물의 이용과 보다 적은 실험만 요구하므로 시간 및 자원을 절약할 수 있다. Marker 탐색을 위한 통계적 방법은 computer programming 되어 향후의 QTL mapping 연구와 교육에 이용되어 질 수 있다.

III. 연구개발 내용 및 범위

[제1세부과제] 집단조성 및 표현형적 특성 연구

- 기준집단 조성 및 사양관리
- 기초축의 표현형적 형질의 특성 연구
 1. 일반능력 및 도체형질 조사
 2. 육색, pH, 근내지방함량, 조성분 조사
- 기초축의 교배 및 F1, F2의 생산
 1. F2 1산차, 2산차, 3산차 생산
- 기초축의 특성조사에 의한 집단조성용 기본축의 선발
- F2 집단의 요인별 표현형적 특성 분석
 1. 체중, 일당증체량, 도체형질, 육색, 육질별 분석

[제2세부과제] 집단의 유전적 특성 및 유전자형 분석 연구

- RAPD 분석에 의한 품종간 유전특성 분석
 1. Polymorphic primers를 이용한 품종간 특성 분석
 2. 품종간 band-sharing coefficient의 산출
- 초위성체 (microsatellites)를 이용한 기초집단의 유전특성 파악
 1. Isolation of Genomic DNA 및 PCR에 의한 DNA 증폭
 2. Microsatellite typing 및 유전자형 분석
 3. 품종별 유전적 특성 및 품종간 유전적 관련성 분석
- 후보유전자의 다형성 분석에 의한 품종간 유전특성 분석
 1. Leptin 유전자의 PCR 및 다형성 탐색 및 유전자 빈도 및 유전적 거리 분석
 2. Melanocortin 1 receptor(MC1R)의 다형성 분석

3. Heart fatty acid binding protein(hFABP) 유전자의 다형성 분석
4. Myogenin(MYOG) 유전자의 다형성 분석

[제3세부과제] QTL 연관지도 작성 연구

■ 돼지 염색체에 대한 MS 유전자형 분석과 연관지도 작성

1. 일반연관지도 작성 연구
2. 미세연관지도 작성 연구 (염색체 6번, 7번, 8번)

■ QTL 지도 작성 및 QTL Express Genetic Model 설정 및 활용

1. Simulation에 대한 상가적 효과와 우성편자를 고려한 QTL 효과 모의 추정
2. QTL Mapping 분석 및 모니터링 설정
3. Marker를 이용한 선발 지수 설정

IV. 연구개발 결과 및 활용에 대한 건의

■ QTL mapping를 통한 유용유전자 발굴 연구는 외국에서도 많이 연구되어지는 분야로서 더욱 광범위하고 세밀한 연구가 요구되고 있다.

■ MAS(marker assisted selection) 기술의 개발을 통한 우수 종축의 조기선발에 활용함으로써 종축의 능력개량 가속화하기 위해서 경제형질과 관련된 DNA 표지인자의 발굴에 대한 추가 연구가 필요하다.

■ 현재 5차년까지 발표한 국내논문은 2편, SCI 논문 2편이고, 국내학술대회에 발표한 초록은 8편, 국외학술대회 초록은 4편이다. 또한 연구결과를 이용해 석사과정 학위논문 2편, 박사과정 학위논문 2편을 발표하였다. 이러한 결과를 토대로 산업화가 될 수 있도록 정기적인 투자가 필요하다.

SUMMARY

A conventional method for improvement of livestock is usually selection and mating system. This method is commonly used to improve the quantitative traits and is required phenotypic records of the animal to analyze statistically. If a gene relating to quantitative traits were found, we could save time and enthusiasm for improvement of livestock using conventional method.

QTL is spread over whole genome in a mammal and related to environmental factor. Therefore MAS(Marker Assisted Selection) would be one of the best technology to improvement of livestock currently. Establishment of the effective breeding scheme and statistical method for QTL detection is important. The statistical method for QTL detection will be used for QTL mapping research and education by computer programming.

Least squares means of dominantly black pigs were significantly lower than the other three colored pigs in final weight around 195 days of age and in ADG from the start of performance test and final weight measure

Carcass characteristics of 240 crossbred pigs were analyzed to examine variations in fasted body weight (FASTWT), carcass weight (CARCWT), slaughter rate (SLRATE), back fat thickness (BFT) and rib eye sample weight (REAWT), and to estimate genetic and phenotypic parameters using three different slaughter-end points as covariates in the least squares full sib model - slaughter age, fasted body weight and back fat thickness of the carcass

The linkage map was developed by analyzing F2 intercross between Korean native boars and Landrace sows. Initially, a total of 510 genetic markers was screened to determine whether or not they showed polymorphism in the parents of this resource population. Eighty polymorphic markers ranged from average approximately 20 cM on chromosome 1 to 10 were selected to genotype a resource population generated for this study. The average number of informative meiosis per marker was estimated to be 272. The average number of allele was 4.6. The map order of markers was consistent with the USDA-MARC pig map

(Rohrer et al. 1996). Estimates of the distance between identical markers, however, were a little different compared to USDA-MARC map (Rohrer et al. 1996). The total length of linkage map estimated in this study 2,562.6 cM from chromosome 1 to chromosome 18. This distance between identical markers was longer than 14.6% on average in the USDA-MARC map (Rohrer et al. 1996). The average distance in this study between adjacent markers was 19.0 cM. This map provides the basis for identification of quantitative trait loci (QTL) affecting economically important traits in pigs.

Molecular genetic markers were used to detect chromosomal regions which contain economically important traits such as growth, carcass, and meat quality traits in pigs. Three generation resource population was constructed from a cross between Korean native boars and Landrace sows. A total of 240 F2 animals from intercross of F1 was produced. Phenotypic data on 17 traits, birth weight, body weight at 3, 5, 12, and 30 weeks of age, teat number, carcass weight, backfat thickness, body fat, backbone number, muscle pH, meat color, drip loss, cooking loss, water holding capacity, shear force, and intramuscular fat content were collected in F2 animals. Animals including grandparents (F0), parents (F1), offspring (F2) were genotyped for 160 microsatellite markers covering from chromosome 1 to chromosome 18. Least squares regression interval mapping was used for quantitative trait loci (QTL) identification. Significance thresholds were determined by permutation tests. A total of 25 QTL was detected at 5% chromosome-wide significance level for growth traits on SSC2, 4, 5, 6 and 8, for carcass traits on SSC6 and 7, and for meat quality traits on SSC1, 2, 5, 6, 7, and 8. Of them, four QTL were significant at the 1% chromosome-wide level for intramuscular fat content on SSC6, for meat pH on SSC7, for body fat on SSC7, and Hunter-a representing redness on SSC7

CONTENTS

Chapter 1. Outline of the research project	9
1. Necessity of research project	9
2. Objectives or Contents of the research project	12
Chapter 2. Current status of technical developments at home and abroad ...	20
Chapter 3. Research topics and results	24
1. Reference family & phenotypic traits	24
2. Genotypical property & genotype analysis in animal population	109
3. QTL mapping	142
Chapter 4. Goal achievement and impacts on related fields	197
Chapter 5. Application scheme of research projects	200
Chapter 6. Research information from abroad in researching	201
Chapter 7. References	209

목 차

제 1 장	연구개발과제의 개요	9
제 1절	연구개발의 필요성	9
제 2절	연구개발의 목표 및 내용	12
제 2 장	국내의 기술개발 현황	20
제 3 장	연구개발수행 내용 및 결과	24
제1절	집단조성 및 표현형적 특성 분석 연구	24
제2절	집단의 유전적 특성 및 유전자형 분석 연구	109
제3절	QTL 연관지도 작성 연구	142
제 4 장	목표달성도 및 관련분야에의 기여도	197
제 5 장	연구개발결과의 활용계획	200
제 6 장	연구개발과정에서 수집한 해외과학기술정보	201
제 7 장	참고문헌	209

제 1 장 연구개발과제의 개요

제 1 절 연구개발의 필요성

1. 연구개발의 필요성

가. 연구개발의 필요성

1) 기술적 측면

가축을 개량하기 위한 전통적인 접근방법은 선발과 교배체계를 이용하여 가축의 경제형질의 대부분인 양적형질을 개량하는데 표현형적인 기록에 근거한 통계적인 방법에만 주로 의존해왔으며, 이와 같은 방법은 지금까지 성공적으로 수행되어왔다. 그러나 만약 양적 형질에 관여하는 유전자를 발굴하지 못한다면 선발과 교배체계를 통한 전통적인 육종방법만으로는 보다 많은 유전적인 개량을 하는데 있어 한계에 도달하게 될 것이다. 분자생물학적·분자유전학적인 기술들이 급속하게 진보되어지고 있으며, 사람 유전자 지도 작성프로젝트가 원만하게 진행되고 있으며 1996년부터 large-scale sequencing의 도입으로 급속히 진전되고 있는데 2001년도에는 1차적인 DNA 염기서열결정이 완료될 전망이며 이와 더불어 가축의 유전자 지도작성도 급진전 될 전망이다.

PiGMap이라고 하는 국제적인 돼지유전자지도작성에 관한 연구가 1991년부터 유럽, 미국 등 선진국들이 중심이 되어 활발하게 진행되고 있으며 현재까지 약 1,700여개의 유전자 또는 microsatellites에 대한 지도가 작성되었으며, 염색체상의 유전자들이나 표지인자의 위치를 밝히려는 노력에 대한 결과로 벌써 성장, 등지방 두께 및 번식능력과 같은 형질에 대한 표지인자를 찾는 데 지표로 이용되고 있다.

돼지의 복당 산자수와 관계된 연구에서 복당 산자수를 조절하는 특이한 유전자가 밝혀진 반면, 성장, 등지방두께 및 도체형질에 대한 양적 유전자좌위(quantitative trait locus: QTL)를 찾기 위한 연구에서는 4번 염색체와 7번 염색체에 주요한 유전자가 존재한다는 것이 밝혀졌다. 즉, 성장률, 등지방두께, 육질과 관련된 QTL이 4번 염색체에 존재하는 것으로 연관지도 작성결과 밝혀졌으나 QTL에 대한 주요 유전자는 아직까지 밝히지 못한 상태에 있다. 한편 돼지의 게놈 중에서 가장 많이 알려져 있는 것이 7번 염색체인데, 여기에는 SLA complex로 알려진 MHC(major histocompatibility complex)가 위치하고 있으며, 여러 연구자들이 SLA complex는

성장과 도체형질을 조절하는것과 분명히 연관이 있는 유전자라는 것을 밝혔다.

돼지고기의 육질과 관련된 두 가지 주요 유전자가 밝혀졌는데, 돼지 스트레스증후군(porcine stress syndrome:PSS)에 관여하는 유전자인 HAL gene으로 알려진 Calcium Release Channel 유전자의 point mutation에서 기인된다고 밝혀져 산업에 직접 이용되고 있으며 그 특허권을 캐나다가 가지고 있으며, 햄프셔 품종에서 발생하는 RN 변이는 white muscle에서 glycogen 함량에 주요한 영향을 미치는 것으로 최근에 염색체 15번에 위치하고 있는 것으로 밝혀져 현재 스웨덴 대학교의 Andersson 교수 연구실 등에서 positional cloning을 시도하고 있는 상태이다.

가축게놈해석 연구의 성과는 RFLP(restriction fragment length polymorphism) probe, PCR(polymerase chain reaction) primer와 가축의 성장, 번식, 내병, 육질 등의 경제형질 유전자와의 연관관계를 밝힘으로서 신속하고 정확하게 경제형질의 선발이 가능하게 한다. 즉, 육종가의 과학적 경험을 바탕으로 전통적인 육종기술과 게놈해석연구의 결과를 조합함으로써 종래의 육종기술을 획기적으로 발전시켜 가축의 유전적 개량을 급속히 높일 수 있는 새로운 육종기술을 개발할 수 있을 것이다.

QTL은 포유동물의 게놈 전체에 걸쳐 퍼져있으며, 환경요인과 상관관계를 가지므로 유전자 자체만의 탐색으로서는 육종에의 이용이 불가능하기 때문에 QTL 자체에 대한 접근보다는 QTL과 근접한 단일 유전자인 표지인자(marker)를 이용한 육종(Marker assisted selection) 기술의 개발이 필요하다.

2) 경제·산업적 측면

현재 우리나라의 축산업은 무역자유화, 품질고급화, 안정성 및 비용절감 등에 대한 체질강화가 요구되고 있어 고품질 등의 차별화 축산물 개발을 위한 가축개량이 시급히 요구되고 있는 실정이며, 가축게놈해석연구는 전통적인 육종방법을 보완하여 금후 가축육종을 획기적으로 발전시킬 수 있는 새로운 방법으로 전망되고 있고, 이와 같은 연구를 수행하기 위해서는 많은 예산, 인력 및 시간이 소요되므로 장기적인 안목을 가지고 범국가적인 차원에서 수행되어야 할 중요한 과제이다.

가축의 게놈해석연구의 중요성은 국제적으로 인식되고 있어 많은 나라가 연구를 추진하고 있다. 돼지의 경우는 영국, 스웨덴, 프랑스, 덴마크, 네덜란드, 이탈리아, 벨기에, 독일, 노르웨이가 EU의 PiGMaP이라 부르는 국제 프로젝트에 참가하고 있다. 2003년에는 미국과 프랑스가 주도적으로 연구를 추진하고 있는데 미국은 USDA, 일리노이주립대, 오하이오주립대 그리고 프랑스의 INLA, 영국 로슬린연구소, 덴마크, 캐나다를 비롯하여 한국, 일본과 중국까지 포함하는 돼지 유전체 염기서열해독을 위

한 국제콘소시엄 구성을 추진하고 있다. 일본의 경우 EU등의 유전자 지도작성 프로젝트에 자극을 받아 국가차원에서 막대한 지원으로 1991년부터 프로젝트를 수립하여 현재 EU, 미국 등과 공동으로 데이터베이스를 구축하였다.

21세기에는 축산분야 등에서 유전자 전쟁의 시대가 도래할 것으로 예상되며 가축의 유전자 지도 작성 연구와 유용유전자의 발굴을 위한 연구수행 등을 통한 기술개발을 하지 않으면 많은 외화를 특허 사용료로 지불할 수밖에 없는 현실에 직면하게 될지도 모른다.

우리나라의 축산 중에서 양돈은 국제경쟁력을 확보할 수 있는 여력을 가지고 있는 산업인데 지금까지 종돈의 생산을 주로 외국으로부터 도입된 품종에 의존하고 있어 생산비가 높아지는 문제점이 있다. 이와 같은 문제점을 해결하기 위해서는 무엇보다 체계적이고 효율적인 개량이 요구되는데, 경제형질과 관련된 유용유전자의 발굴을 통한 신속하고 정확한 종돈의 능력을 평가할 수 있는 방법을 개발함으로써 종돈의 능력개량에 획기적으로 기여할 수 있을 것이며 이를 통한 외화절약을 도모할 수 있고 한편으로 생산비를 낮춤으로서 양돈산업을 수출 작목으로 육성하여 농가소득에 크게 이바지 할 수 있을 것이다.

돼지 스트레스증후군(porcine stress syndrome:PSS)에 관여하는 주요 유전자를 발굴(HAL gene)하여 산업화에 활용하고 있으나 우리 나라에서 산업에 이용할 경우 기술사용료로 막대한 외화를 지불해야만 된다. 이와 같이 형질과 관련된 유전자 또는 표지인자의 발굴은 산업화에 미치는 효과는 무한하며, 만약 새로운 유용 유전자의 발굴을 통한 특허를 획득한다면 기술 이전료도 받을 수 있으며, 선진축산기술의 확보차원에서 수행하지 않으면 안될 시급하고 중요한 과제이다.

Marker에 의해 돼지의 도체형질에 대한 조기 선발을 통해 고급육 생산을 위한 토대로 삼을 수 있어 축산물의 국제 경쟁력 확보를 도모할 수 있으며, 후대검정과 같은 고 비용 육종방법을 배제할 수 있다.

가축은 인간에게 유익한 단백질 공급원으로써 국가 식량 전략 차원상 절대적으로 필요하며 우리의 재래돼지를 활용한다면 장래의 식량정책 수립 및 시행에 있어 소요비용을 절약할 수 있을 것이다.

3) 사회·문화적 측면

21세기에는 선진국의 축산물이 고품질, 안전 축산물 지향으로 급격한 변화가 예상되며, 개발도상국은 경제성장으로 식생활 수준 향상이 수반되어 축산물 수요 급증으로 축산물의 품질 고급화 및 생산성 향상이 강력히 요구되며, 무한 경쟁시대에 수입

축산물과의 경쟁에서 이길 수 있는 양돈 산업으로의 발전을 위해서는 돈육의 생산성을 높이고 육질을 개선하여야 하는데 이를 위해서는 무엇보다 종돈의 능력을 개량하여 생산비를 낮추고 품질을 개선하여야 하는데 재래돼지는 우리 민족과 함께 살아온 우리나라 고유의 유전자원으로 이를 바탕으로 한 능력개량은 무엇보다 중요하다고 판단된다. 일반적으로 특정지역 또는 나라의 토종가축은 그 지역 주민의 선호도와 부합하는 경향을 보인다고 보고되고 있으며 재래돼지는 식육의 양적 생산에서는 외국돼지에 비하여 떨어지지만 우리 국민의 음식문화에 알맞는 고급육질의 돼지고기를 생산하기 위해 재래돼지의 유전적 특성을 비교분석을 통한 소비자들이 선호하는 고품질의 돈육을 생산할 수 있을 것으로 기대된다.

또한 최근 심각하게 대두되는 지구환경문제로서 가축계놈해석연구의 성과 활용이 기대되는데 다양한 환경 하에서도 견딜 수 있는 가축의 작출로 가축사양 가능지역 확대, 토양환원 등 가축분뇨의 적절한 이용을 통해 환경보전에 공헌할 수 있을 것이며, 생산성이 높은 가축의 작출로 가축의 과잉사육을 피할 수 있어 가축분뇨, 메탄가스 등의 환경부하물질의 발생량을 절감하여 지구환경오염을 최소화할 수 있는 축산업으로 발전할 수 있다. 따라서 가축의 계놈해석은 가축, 야생동물의 유전자원의 효율적인 보존이 가능하고 풍부한 생태계의 보존을 통한 지구환경의 보존에 크게 공헌할 수 있을 것으로 기대된다.

재래돼지는 우리나라 고유의 유전자원일 뿐만 아니라 국민 정서상 필요하며 순수하게 유지하여 우리의 후손에게 물려주어야 할 유형 문화재라 할 수 있다. 이러한 재래돼지의 유전정보를 밝히기 위한 계놈해석연구를 생물다양성 등의 협약에 따른 당면과제라 할 수 있겠다.

제 2 절 연구개발의 목표 및 내용

1. 연구개발 목표와 내용

돼지의 계놈해석연구를 위해 표현형적으로 상이한 두 집단인 재래돼지와 랜드레이스간의 교잡으로 적절한 집단을 조성하고 그 집단에 대하여 성장, 번식 및 도체형질에 대하여 정확한 기록을 작성하고 microsatellite marker, RAPD 및 SSCP 등의 분석방법을 이용하여 유전자형을 조사하여 각 형질이 후대에 어떻게 분리되는지를 조사하여 QTL에 대한 연관지도를 작성하고 DNA 표지인자와의 연관분석을 통한

유용유전자의 염색체상의 위치를 밝히고, 아울러 인접한 DNA 표지인자를 이용하여 유용유전자의 선발방법 개발을 통하여 상세한 유전자 지도를 작성하여 목적으로 하는 유용유전자를 분리하고 염기서열을 결정하여 구조를 밝히고 한편으로 경제형질 유전자와 연관된 DNA 표지인자를 이용하여 그 형질을 지닌 돼지를 신속·정확하게 선발하는 방법을 개발코자한다.

2. 연차별 연구개발 목표와 내용


















































구분	연구개발 목표	연구개발 내용 및 범위
1차년도 (1998-1999) 계속	<ul style="list-style-type: none"> ■ 집단조성용 기본축의 선발 ■ 기초집단의 유전특성 파악 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 특성조사에 의한 집단조성용 기본축의 선발 <ul style="list-style-type: none"> - 조사대상축 <ul style="list-style-type: none"> · 재래돼지 : 축산기술연구소, 제주축산진흥원 · 랜드레이스 : 축산기술연구소 계통조성돈 - 조사항목 <ul style="list-style-type: none"> · 근교계수, 검정성적, 도체성적 등 주요경제형질, 유전특성, 유전자형 등 - 선발두수 : 재래돼지 <u>6두</u>, 랜드레이스 <u>12두</u> - 품종간 형질 비교 및 조사형질 선정 : 10개 내외 · 산육, 도체, 육질, 번식 등 ■ 기초집단의 유전특성분석 <ul style="list-style-type: none"> - KNP, Duroc, Landrace, Large White, Berkshire (5개품종) 각 40두 : 200두 - 분석방법 <ul style="list-style-type: none"> · Microsatellites typing : 15 좌위(3,000시료) · RAPD : 15좌위 · SSCP 또는 PCR-RFLP : 5좌위

구분	연구 개발 목표	연구개발 내용 및 범위
1차년도 (1998 -1999)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 기본축 교배 및 F1 생산 ■ QTL 발견을 위한 교배 실험 계획 개발 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 기본축의 교배 및 F1생산 <ul style="list-style-type: none"> - 공시축 선발 : 2, 3산차 생산돈 - 기본축의 교배계획 <ul style="list-style-type: none"> · 재래돼지(♂) 3두×랜드레이스(♀) 6두 : 3산차까지 생산 · 세부 교배 체계도 : <별지 1> · 교배 및 공시축 생산일정 : <별지 3> · 교배 및 공시두수 : <별지 3> - F1 1산차 생산 : 번식능력조사 - F1 2산차 생산 : 48두(♀24, ♂24) - F1 3산차 교배 <ul style="list-style-type: none"> ■ 최적 교배 두수 및 F₁ F₂ 두수의 결정 <ul style="list-style-type: none"> - 근교계통을 위한 근교집단 구성 연구 - 비근교 계통에서의 QTL 탐색에 관한 연구 - QTL 탐색을 위한 Experimental Design 개발
2차년도 (1999 - 2000)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 기초집단의 유전특성 파악 ■ F1 1산차의 선발 및 교배 ■ F2집단에 대한 유전자형 파악(1단계) 	<ul style="list-style-type: none"> ■ 기초집단의 유전특성분석 계속 <ul style="list-style-type: none"> - KNP, Duroc, Landrace, Large White, Birkshire(5개 품종) 각 40두 : 200두 - 분석방법 <ul style="list-style-type: none"> · Microsatellites : 5 좌위(1,000시료) ■ F1 선발 및 교배 <ul style="list-style-type: none"> - F1 2, 3산차 선발 : 60두(♀48, ♂12) - F1 1산차 교배 및 분만 : 번식능력조사 - F1 2산차 교배 : 24(♀) × 6(♂) - 세부 교배 체계도 : <별지 1> - 교배 및 공시축 생산일정 : <별지 2> - 교배 및 공시두수 : <별지 3> ■ F2에 대한 유전자형 파악 (1단계: 전체 유전체 150 좌위 20cM간격 검색) <ul style="list-style-type: none"> - 분석방법 <ul style="list-style-type: none"> · Microsatellites:150좌위×100두 (15,000시료)

구분	연구개발 목표	연구개발 내용 및 범위
2차년도 (1999 - 2000)	<ul style="list-style-type: none"> ■ QTL Mapping 방법 개발 ■ QTL Mapping을 위한 Programming 	<ul style="list-style-type: none"> ■ ML, Regression, Baysian 방법의 적용 <ul style="list-style-type: none"> - 개발된 Algorithm에 의한 Computer Programming - 외국 program과의 효율성 및 정확성 비교검토
3차년도 (2000 - 2001)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 2차 F2의 생산, 도축 및 선발 ■ F2집단에 대한 유전자형 파악(2단계) ■ Computer simulation에 의한 QTL Mapping 방법간의 효율 비교 	<ul style="list-style-type: none"> ■ F2 생산, 능력검정, 도축 및 선발 <ul style="list-style-type: none"> - F1 2,3산차분만 및 F2 생산 : 48복 384두(♀192, ♂192) <ul style="list-style-type: none"> · 세부 교배 체계도 : <별지 1> · 교배 및 공시축 생산일정 : <별지 2> · 교배 및 공시두수 : <별지 3> - F2 검정 384두(♀192, ♂192) <ul style="list-style-type: none"> · 검정소 능력검정 기준에 의하여 수행 · 주요조사형질 : 별지 - F2 도축 및 육질분석 288두(♀144, ♂144) <ul style="list-style-type: none"> · 도축일령 : 생후 180일령 · 주요조사형질 : 별지 - F2 선발 96두(♀48, ♂48) <ul style="list-style-type: none"> · F2 변식형질 조사목적 ■ F2에 대한 유전자형 파악 (2단계: 일부염색체 100 좌위 3-5cM간격 검색) <ul style="list-style-type: none"> - 분석방법 <ul style="list-style-type: none"> · Microsatellites : 50 좌위 × 384두 (19,200시료) ■ Computer simulation에 의한 모의 집단 발생 <ul style="list-style-type: none"> - Simulation에 의한 분석 방법의 효율성 검토 - simulation 결과에 의한 분석 방법의 결정

구분	연구 개발 목표	연구개발 내용 및 범위
4차년도 (2001 - 2002)	<ul style="list-style-type: none"> ■ F2 1, 2 산차 교배 및 분만 ■ Interval mapping을 위한 marker 확보 ■ 자료의 분석 <ul style="list-style-type: none"> - QTL의 확인 - QTL 유전자 지도 작성 	<ul style="list-style-type: none"> ■ F2 1,2산차 교배 <ul style="list-style-type: none"> - 교배두수 : 24(♀) × 24(♂) · 세부 교배 체계도 : <별지 1> · 교배 및 공시축 생산일정 : <별지 2> · 교배 및 공시두수 : <별지 3> - F2 1산차 분만 : 번식능력만 조사 ■ Interval mapping을 위한 표지인자 확보 <ul style="list-style-type: none"> - Microsatellite marker의 확보 · Microsatellite enriched library작성 · 염기서열결정 · 적정 primer선정 및 다형성검증 ■ 자료입력 및 교정 <ul style="list-style-type: none"> - 결정된 방법에 의한 자료의 분석 및 결과 검토 - QTL 탐색시의 검정력 검토 - QTL에 연관된 Marker의 결정 - 여러개의 Marker를 동시에 이용하기 위한 선발지수의 개발
5차년도 (2002 - 2003)	<ul style="list-style-type: none"> ■ F2에 대한 번식형질 조사 ■ Interval mapping을 위한 F2집단에 대한 유전자형 파악 (3단계) ■ MAS를 이용한 육종 계획 개발 	<ul style="list-style-type: none"> ■ F2에 대한 번식형질의 조사 <ul style="list-style-type: none"> - F2 2산차분만 : 24복 · 번식형질조사 : <별지> - F2 3산차 교배 : 24(♀) × 13(♂) - F2 3산차 분만 : 24복 · 번식형질조사 : <별지> ■ Interval mapping을 위한 F2집단에 대한 유전자형 결정(3단계: 대상 염색체의 미세 유전자지도 작성) <ul style="list-style-type: none"> - 분석방법 · Microsatellites : 50 좌위 × 384두 (19,200시료) ■ MAS 이용할 경우의 최적 육종계획의 개발 <ul style="list-style-type: none"> - marker 이용과 전통적 육종 방법 이용의 경제적 효율성 검토

<별지 1> 유전자 지도 작성을 위한 reference family 조성계획

P	재래종(♂) : 3두 × Landrace(♀) : 6두																																																								
교배계획	Landrace(♀) × 재래종(♂) × Landrace(♀) : 3반복																																																								
																																																									
F₁ : 2산차	① ② ③ ④ : ⑤ ⑥ ⑦ ⑧ ⑨ : ⑩																																																								
3산차	⑪ ⑫ ⑬ ⑭ : ⑮ ⑯ ⑰ ⑱ ⑲ : ⑳																																																								
	♀ : ♂ ♀ : ♂																																																								
F₂ :	<table style="width: 100%; text-align: center;"> <tr> <td>① × ⑤</td><td>② × ⑤</td><td>③ × ⑤</td><td>④ × ⑤</td><td>⑥ × ⑩</td><td>⑦ × ⑩</td><td>⑧ × ⑩</td><td>⑨ × ⑩</td> </tr> <tr> <td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td> </tr> <tr> <td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td> </tr> <tr><td colspan="8"> </td></tr> <tr> <td>⑪ × ⑮</td><td>⑫ × ⑮</td><td>⑬ × ⑮</td><td>⑭ × ⑮</td><td>⑯ × ⑳</td><td>⑰ × ⑳</td><td>⑱ × ⑳</td><td>⑲ × ⑳</td> </tr> <tr> <td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td> </tr> <tr> <td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td><td>8두</td> </tr> </table>	① × ⑤	② × ⑤	③ × ⑤	④ × ⑤	⑥ × ⑩	⑦ × ⑩	⑧ × ⑩	⑨ × ⑩									8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두									⑪ × ⑮	⑫ × ⑮	⑬ × ⑮	⑭ × ⑮	⑯ × ⑳	⑰ × ⑳	⑱ × ⑳	⑲ × ⑳									8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두
① × ⑤	② × ⑤	③ × ⑤	④ × ⑤	⑥ × ⑩	⑦ × ⑩	⑧ × ⑩	⑨ × ⑩																																																		
																																																									
8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두																																																		
⑪ × ⑮	⑫ × ⑮	⑬ × ⑮	⑭ × ⑮	⑯ × ⑳	⑰ × ⑳	⑱ × ⑳	⑲ × ⑳																																																		
																																																									
8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두	8두																																																		
(F ₁ 의 각 교배시 교배당 약 8두의 자손 생산 ⇨ F ₂ 의 자손수 16×8두=128두)																																																									
<div style="border: 1px solid black; display: inline-block; padding: 5px;"> ∴ 총 F₂ 두수 : 128 × 3 = 384두 </div>																																																									

<별지 2> 교배 및 공시축 생산 및 활용일정

구 분	교 배	분 만	검정개시	검정종료 도축·선발	비 고
기초축 (1산) (2산) (3산)	'98.11중순 '98. 3중순 '99.7중순	'99.3상순 '99.7상순 '99.11상순			번식능력조사 및 공시축선발 F1 생산, 검정, 선발 "
F1 (1산) (2산) (3산)	'00.3상순 '00.7상순 '00.11상순	'00.6하순 '00.10하순 '01.2하순	- '01.1상순 '01.5상순	- '01.4상순 '01.8하순	번식능력조사 및 공시축선발 F1 생산, 검정, 선발 "
F2 (1산) (2산) (3산)	'01.2상순 '02.6하순 '02.10하순	'02.10중순 '02.10중순 '03.2중순	- - -	- - -	번식능력조사 " "

<별지 3> 교배 및 공시두수(우 : ♂)

구 분	교 배	분 만	검정개시	검정종료 · 도축	선 발	비 고
기초축 (1산) (2산) (3산)	6 : 3 6 : 3 6 : 3	6 : 0 6 : 0 6 : 0	- 24 : 24 24 : 24	- - -	- 24 : 6 24 : 6	번식능력조사 F1선발 "
F1 (1산) (2산) (3산)	24 : 6 24 : 6 24 : 6	24 : 6 24 : 6 24 : 6	- 96 : 96 96 : 96	- 72 : 72 72 : 72	- 24 : 24 24 : 24	번식능력조사 F2도축·선발 "
F2 (1산) (2산) (3산)	24 : 24 24 : 24 24 : 24	24 : 24 24 : 24 24 : 24	- - -	- - -	- - -	번식능력조사 " "

<별지 4> F2에 대한 주요 조사 형질

구 분	조 사 형 질
번식형질	산자수
성장형질	3주령체중 90-180일령까지 성장율
도체형질	적육율 등지방두께 육색 marbling
육질형질	전단력 지방경도 근섬유의 형태 및 구성

제 2 장 국내외 기술개발 현황

게놈해석분석을 통한 연관지도작성은 돼지 등 가축에서 육질 등의 경제형질에 영향을 미치는 유전자를 발굴하기 위한 강력한 수단이 된다는 것은 여러 연구자들의 연구결과에 의하여 증명되었고, 그 중요성이 국제적으로 인식되고 있어 많은 나라가 연구를 추진하고 있다. 돼지의 경우는 2003년에는 미국과 프랑스가 2004년도부터 사업을 착수하기 위해 주도적으로 연구를 추진하고 있는데 미국은 USDA, 일리노이주립대, 오하이오주립대 그리고 프랑스의 INLA, 영국 로슬린연구소, 덴마크, 캐나다를 비롯하여 한국, 일본과 중국까지 포함하는 돼지 유전체 염기서열해독을 위한 국제콘소시엄 구성을 추진하고 있다. 일본의 경우 EU등의 유전자 지도작성 프로젝트에 자극을 받아 국가차원에서 막대한 지원으로 1991년부터 프로젝트를 수립하여 현재 EU, 미국 등과 공동으로 데이터베이스를 구축하고 있는 실정이다.

PSS 돼지를 탐색할 수 있는 표지인자 발굴(Fuji 등, 1991), 돼지의 모색관련 표지인자 발굴(Johanson 등, 1996), 햄프셔종에서 육질에 영향을 미치는 RN 유전자의 좌위가 염색체의 15번에 존재(Mariani 등, 1996; Milan 등, 1995), 1번 염색체에 존재하는 것으로 확인된 유전자들은 APOB, FSA, ALOX12, PEPN 및 RLN(Ellegren 등, 1993), α -interferon(IFNA)(Sarmiento 등, 1993), leucocyte interferon(Yerle 등, 1986) 등이 보고되었음, 2번 염색체에 존재하는 것으로 확인된 유전자들은 hormone sensitive lipase(LIPE), insulin receptor (INSR)(GU 등, 1992), follicle stimulating hormone (FSHB) (Rohre 등, 1994) 등이 보고되었음, 3번 염색체에 존재하는 것으로 확인된 유전자들은 IGHG, PRKACB 및 transition protein 2(TNP2) (Gu 등, 1994), cAMP-dependent protein kinase와 interleukin 1 alpha 및 beta(Mellink 등, 1994), TNP2 및 protamine 1 (PRM 1) (Rettenberger 등, 1994)이 보고되었음, 4번 염색체에는 돼지의 성장과 지방축적과 관련된 QTL이 존재하는 것으로 보고하였음 (Andersson, 1994), 5번 염색체에는 돼지 acrosin 유전자(ACR)이 존재하며 (Rettenberger 등, 1995), 돼지 insulin-like growth factor 1 (IGF 1) 유전자가 존재하는 것으로 보고 (Winteroe 등, 1994), 6번 염색체는 IGHG, PRKACB 및 TNP2 유전자가 존재하며 (Gu 등, 1994), cAMP-dependent protein kinase와 interleukin 1 alpha 및 beta(Mellink 등, 1994), TNP2 및 protamine 1(PRM 1) 유전자가 위치하고 있는 것으로 보고하였음 (Mellink 등, 1994), 염색체 7번에는 돼지 tumour necrosis factor alpha와 beta 유전자가 존재하고 있다고 보고하였음(Solinas 등, 1992), 염색

체 8번에는 돼지의 우성 흰색 유전자가 ALB와 PDGFRA와 아주 가깝게 연관되어 있다고 보고하였음(Johansson 등, 1992), 염색체 12번에는 Ellegren 등(1993)이 APOB, FSA, ALOX12, PEPN 및 RLN 좌위에 대한 연관지도를 작성하였고, tumor protein인 TP53이 위치하고 있으며 (Rettenberger 등, 1990), 돼지 성장호르몬 유전자가 있다고 보고하였음 (Thomsen 등, 1990; Yerle 등, 1993), Andersson 등(1994)에 의하면 염색체 13번에도 성장과 지방축적에 관련된 QTL이 존재하다고 보고하였음, Chowdhary 등(1994)이 성장호르몬 receptor 유전자가 염색체의 16번에 있다고 보고 하였음, Sax (1923)는 최초로 QTLs 분석의 통계적 기초를 표현형 사이의 연관을 기초로 밝혔음, 돼지에 있어 지방 축적에 대한 mapping이 이루어짐 (Andersson 등, 1994), multiple marker에 대한 회귀 분석 방법이 Zeng (1993), Knott 등 (1994) 및 Spelman 등 (1996)에 의해 제안됨, Uimari 등 (1996)은 Half-sib 집단에서 QTL 효과를 고정효과로 하는 최소자승법을 제안함, Whittaker 등 (1996)은 flanking marker 쌍에 대한 퇴교배 또는 잡종 제2세대에 대한 회귀가 더욱 효과적이라고 보고하였다. Bootstrapping 방법을 통한 QTL 좌위에 대한 신뢰한계를 추정하는 방법이 제안됨 (Visscher 등, 1996), 식물과 동물의 실험 계통에 대한 composite interval mapping (Zeng, 1994)과 multiple QTL mapping (Jansen, 1993; Jansen and Stam, 1994) 방법이 고안되어졌다. half-sib 비근교 가족에 대한 최대우도법의 이용이 제안됨 (Weller, 1996; Mackinnon and Weller, 1995; Knott and Haley, 1992). Haseman과 Elston (1972)은 full-sib 집단에서 친척간의 표현형가의 차이의 자승합을 이용하여 QTL의 위치를 찾을 수 있는 방법을 고안하였다. Goza와 Ollivier (1994)는 돼지 집단에 있어 Haseman과 Elston 방법이 최소자승법 만큼의 효과를 가진다고 보고하였다. Grignola 등 (1997) 연관된 multiple marker를 이용한 half-sib 구조에서의 QTL mapping에 이용할 수 있는 제한최대우도법 (restricted maximum likelihood)을 개발하였다. likelihood를 최대화하는 대신에 관측된 변량이 주어진 상황에서 알려지지 않은 모든 변량의 결합 사후 분포에 기초하여 추정하는 Bayesian 방법이 제안되었다. (Hoeschele and Van Raden 1993). 유전자 지도작성의 성공의 전제 조건은 무엇보다 적절한 분석 집단의 구성과 정확한 표현형 기록이 요구되는데 특히 육질 등의 대부분의 경제형질은 다수의 유전자가 복합적으로 작용하기 때문에 표현형의 정확한 기록이 무엇보다 중요한 요건이다.

영국, 프랑스, 네덜란드의 경우에는 표현형적으로 차이가 큰 중국 재래종인 매산돈과 유럽계 돼지인 라지화이트를 기본축으로 하여 F2를 조성하였고, 스웨덴과 독일의 경우에는 유럽 야생종과 라지화이트를 교배하여 reference family를 조성하였

는데, F2의 두수는 스웨덴의 경우 약 200두, 프랑스의 경우는 약 1,000두, 독일의 경우는 약 300두, 네덜란드의 경우는 약 1,300두를 생산하여 여러 가지 QTL에 대한 연관지도를 작성하고 있다.

현재까지 MS marker를 이용해서 5-10cM 단위 간격의 유전자 지도 작성이 이용되고 있는데 해상도가 낮은 초기의 유전자 지도 작성을 위해서는 가능하지만, 보다 높은 해상도를 가진 유전자 지도 작성을 위해서는 1cM 단위정도의 고 해상도의 유전자 지도 작성이 필요하다. 최근의 유전자 지도에 의하면 RN 유전자는 15번 염색체 상에 존재한다는 것을 밝혔으나 그것의 정확한 위치와 클로닝 및 MAS에 이용하기 위해서는 1cM 단위 간격의 세밀한 유전자 지도 작성을 위한 추가적인 MS marker이 요구된다고 할 수 있겠다.

한편 비교유전자 지도 작성이 미래에는 더 중요하고 더 강력한 도구가 될 것이다. 사람의 게놈에 대한 대규모 염기서열결정(large-scale sequencing)이 1996년에 착수되었고, 1차적인 염기서열결정은 2001년도에 완결될 전망이다 이를 이용한 가축의 게놈해석도 급속하게 발전될 전망이다. 돼지에 있어서 복당산자수와 관계된 연구에서 복당산자수를 조절하는 특이한 유전자가 밝혀진 반면, 성장, 등지방두께 및 도체형질에 대한 QTL을 찾기 위한 연구에서는 4번 염색체와 7번 염색체 상에 주요한 유전자가 존재한다는 것이 밝혀졌다. 4번 염색체 상에는 염색체의 여러 지역에 QTL이 위치하고 있다는 것이 잠정적으로 확인되었으나 QTL과 매우 가깝게 위치하고 있는 microsatellites marker는 아직까지 밝혀지 못한 상태에 있다. 돼지의 게놈 중에서 가장 많이 알려져 있는 것이 7번 염색체인데, 여기에는 SLA complex로 알려진 MHC(major histocompatibility complex)가 위치하고 있으며, 여러 연구자들이 SLA complex는 성장과 도체형질을 조절하는 것과 분명히 연관이 있는 유전자라는 것을 밝혔다.

사람의 게놈에 대한 DNA 염기서열 결정이 2001년도에 완료될 것으로 전망되므로 이를 참고로한 비교유전자 지도 등의 가축의 유전자지도 작성이 활발하게 진행됨에 따라 육질 등 중요한 경제형질과 관련된 유전자들의 구조 및 특성이 밝혀질 것이고 이것을 이용한 육종기술의 개발 등의 산업화에 활용하기 위한 기술들이 급속도로 발전할 것이고 만약 이와 같은 연구사업이 수행되지 않는다면 많은 외화를 지불하고 기술을 도입할 수밖에 없는 상황에 처하게 될 것으로 판단된다. 따라서 비록 시기적으로 늦었지만 지금부터라도 국가차원에서 적극적인 지원 하에 관계되는 여러 기관이 공동으로 연구사업을 전개한다면 외화를 절약한다는 차원과 아울러 국내 축산기반의 안정화를 위해서 많은 기여가 있을 것으로 사료된다. 한편 유전자 지

도작성을 통하여 우리가 추구하는 경제형질과 관련된 유전자를 밝힘으로서 돼지육
종분야에서 새로운 기틀을 마련하게 될 것이고, 아울러 다른 축산분야에도 많은 과
급효과를 가져올 것으로 기대된다.

제 3 장 연구개발수행 내용 및 결과

제 1 절 집단의 표현형적 특성 분석 연구

1. 서 론

유전자지도를 작성하고자 할 때 inbred line과 segregating population이 이용될 수 있다. Inbred line이라는 것은 유전자의 호모화가 상당히 높은 집단을 의미하는 것으로서 자가 수정이 가능한 식물이나, 집단을 실험실 조건하에서 장기간에 걸쳐서 조성하거나 유지하는데 비용이 상대적으로 적게드는 초파리나 마우스 등에서 조성될 수 있다. 이러한 집단에 있어서는 QTL 탐색시 BC(backcross), TC(testcross) 및 F_2 design이 이용될 수 있다.

Segregating population이란 과도한 근교계수 상승시 생기는 경제적인 손실 때문에 근교계수의 상승을 어느 정도 조절하면서 성장, 육질, 산자수 등의 경제형질에 대하여 양의 방향이나 음의 방향으로 일정하게 선발을 실시하여 나가는 집단을 의미하는데 이러한 집단에 있어서는 QTL 탐색시 전형매간교배(full-sib design), 반형매간교배(half-sib design), Grand-daughter design 등이 이용될 수 있다. 따라서 Segregating population은 소, 돼지 등의 가축에서 유전자 지도를 작성하고자 할 때 사용될 수 있다. Segregating population에 속하는 돼지에서 QTL 유전자 지도를 작성하려고 할 때 퇴교배 집단과 F_2 집단이 이용될 수 있는데, 이 경우에 퇴교배 집단은 F_1 을 양친중 어느 한쪽과 교배시켜서 만들며, F_2 집단은 $F_1 \times F_1$ 의 교배에 의해서 만들어진다.

집단의 크기가 클수록 유전자 지도 작성에 유리한 경향이 있지만, 연구에 투자할 수 있는 물리적 또는 경제적 조건을 고려하여 집단의 크기 및 구조를 결정하는 것이 합리적이다. 따라서 본 연구에서는 그림 1에 제시된 것과 같이 재래종 수컷 3두와 Landrace 암컷 6두를 기본 집단으로 하고(수컷 1두당 2마리의 암컷을 교배시킴) 각 교배에서 4두의 암컷과 1두의 수컷을 무작위로 선택하여 교배당 산차별로 9두의 자돈을 생산하여 1산차 및 2산차까지 총 432두($36 \times 2 \times 2 \times 3$)의 F_2 를 생산하는 교배 체계를 이용하였다.

2. 기준집단 조성 및 사양관리

가. 재료 및 방법

기준집단의 조성은 이형접합성이 높은 기준집단을 조성하기 위하여 유전적 특성이 현격히 다른 두 집단 즉, 우리나라 재래돼지와 Landrace를 전형매 교배하였다. 재래돼지의 모색은 흑색이며, 체구는 작으나 허리와 배가 아래로 처지고 전구의 발달이 미약하다. 산자수는 평균 5~8두 정도로 적은 편이고, 발육은 저조하나 체질이 강건하여 질병에 대한 저항성이 개량종에 비해 강한 편이고, 환경변화에 대한 적응력이 좋다. 반면에 Landrace의 모색은 백색이며, 귀는 앞으로 늘어져 있고, 얼굴과 코는 직선이며 허리는 길고 몸은 유선형이다. 산자수는 평균 10~13두 정도이고, 정상적인 경우 유두수는 12개 정도이며 피부가 얇아서 피부병에 걸리기 쉽고, 다리가 짧고 사지나 비질이 약하여 바깥쪽으로 구부러지는 경우가 많은 특징이 있다.

축산기술연구소가 제주도 축산진흥원과 충북축산기술연구센터로부터 수집하여 번식시켜 폐쇄돈군으로 유지해온 재래돼지 수컷 5마리와 재래돼지와 유전적 혈연관계가 없는 국내 5개 종돈장으로부터 7세대를 유지해온 Landrace 암컷 9마리를 임의적으로 선발하여 자연교미시켰다. 이로부터 생산된 F1의 동북 자손별로 수컷 1두를 임의적으로 선발하여 같은 배에서 태어난 암컷 2두 이상과 전형매 교배시켜 F₂ 432두를 생산하였다(Fig. 1).

공시된 동물의 사양관리는 F1은 이유 35일령에 자돈사로 옮겨져, F2생산을 위해서 8~9개월령에 전형매 교배시켰다. 임신돈은 조단백 함유량이 13%인 사료를 급여했고, 분만 7일전에 분만돈사로 옮겨져 분만을 준비하였다. 태어난 F2자돈은 35일령에 이유시켜 실내돈사로 옮겨져 12주령까지 사육되었다. 이유자돈은 30kg 도달일령까지 24% 조단백질이 함유된 사료를 자유급여하였고, 이후 120일령까지는 16% 조단백질이 함유된 사료를 자유급여하였다. 모든 사료는 돼지의 연령에 맞게 비타민과 미네랄을 보충급여하였으며, 물은 전기간 자유급여 하였다. 능력검정은 12주령에 개시하여 30주령에 종료하였으며, 시험기간중에는 1마리당 1m²의 면적이 되도록 돈방 배치하였고, 도체 후에 도체형질과 육질관련 형질을 측정하였다

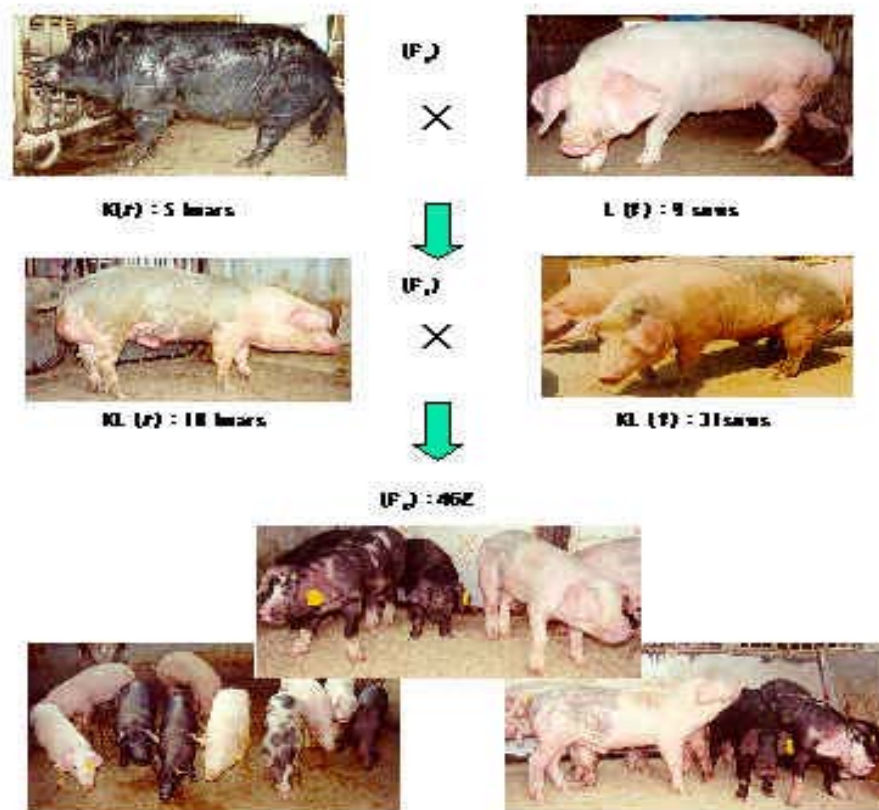


Figure 1. Design of the crossing experiment to produce F2 crossbreds between Korean native boars and Landrace sows.

K : Korean native boar

L : Landrace sow

KL : Korean native boar × Landrace sow

나. 결과 및 고찰

1) 특성조사에 의한 집단조성용 기본축의 선발

가) 조사대상축

- 재래돼지 : 1988년 축산기술연구소가 제주도축산진흥원과 충북축산기술연구센터로 부터 수집한 8두(암5, 수3)를 번식시켜 현재까지 폐쇄돈군으로 유지한 집단으로 연속적 세대로 구성되어 있다.

- 란드레이스 : 축산기술연구소가 1988년에 폐쇄적 계통 조성돈군을 조성하기 위

하여 유전적 혈연이 이루어지지 않은 국내 5개 종돈으로부터 기초축 46두를 확보 산육형질에 대하여 1산차만을 선발하여 세대를 불연속적으로 7세대동안 유지하고 있다.

나) 기초축군의 평균 능력비교

Table 1. General performances of Landrace and KNP

구 분	랜드레이스(♀)	재래돼지(♂)
총산자수(두)	9.2	7.2
생존자수(두)	8.6	6.5
3주 육성율(%)	91.4	97.3
일당증체량(g)	779	466
사료요구율	2.95	3.74
110kg 도달일령	197	-
등지방 두께(cm)	1.25	1.87
도체율(%)	74.4	70.5
정육율(%)	63.0	59.8
등심단면적	15.9	17.0

※ 재래돼지(♂)의 경우 95일령체중이 23kg, 200일령 체중이 72kg 수준임.

다) 기초축 선발

폐쇄군으로 유지해온 재래돼지와 7세대 동안 계통조성된 랜드레이스 돼지를 각각 6두와 12두를 선발하여 본 연구의 집단조성을 위한 기초축으로 사용하고자 개체별 능력에 근거하여 선발하였다.

2) 기초축의 교배 및 F₁생산

가) 기초축의 1산차 교배 및 F₁ 1산차 생산

(1) 교배일 : '98. 10. 20 - 10. 30

(2) 교배두수 : 재래돼지(♂) 3두×랜드레이스(♀) 9두

(3) 분만복수 : 2복

(4) 1산차에서 발정동기화 및 인공수정가능성을 알아보기 위하여 재래돼지 3두에서 각각 정액을 채취하여 희석정액으로 만들어 축산기술연구소에서 사용하고 있는

발정동기화 프로그램에 따라 발정 동기화시킨 9두의 랜드레이스에 인공수정을 실시한 결과 2두에서만 분만한 결과를 얻었다. 따라서 2산차부터는 자연교배를 실시하기로 하였다. 분만복수가 2복에 불과하나 당초계획에서처럼 1산차는 연구에 사용하지 않도록 되어있어 연구의 추진에는 문제점이 없음.

나) 기초축의 2산차 교배 및 F1 2산차 생산

(1) 교배일 : 1. 28 - 2. 19

(2) 교배두수 : 재래돼지(♂) 3두×랜드레이스(♀) 12두

(3) 분만복수 10복

(4) 2산차에서는 3두의 재래돼지(♂) 랜드레이스(♀) 각 4두씩 총 12두를 교배시켰는데 이 중 총10두가 분만하여 약 83%의 분만율을 나타내었고, 표에서 보는 것과 같이 복당평균 산자수 8.9두, 생존 산자수 7.8두, 생시체중 1.24kg 그리고 35일령 체중은 약 7.7kg으로 랜드레이스와 재래돼지의 평균 능력을 보이는 것 같았다.

다) 기초축의 3산차 교배완료 : '99. 6-7(12두)

3산차도 재래돼지 3두에 랜드레이스 각 4두씩을 자연종부 시켰다.

3) 기초축의 표현형적 형질의 특성

재래돼지집단은 Landrace 집단과 비교해 성장형질의 측정값이 두드러지게 낮았으며, 도체형질에 있어서도 개량종인 Landrace집단이 재래돼지집단보다 우수하였으며, 살코기형으로 개량해온 Landrace집단의 등지방두께와 체지방함량은 재래돼지보다 낮았으며, 도체중과 부분육 등도 역시 개량종인 Landrace 집단이 우수하였다(Table 2). 육질형질은 두 집단간의 큰 차이는 없는 것으로 보여지나 육색에 있어서 재래돼지집단이 Landrace집단에 비하여 적색도를 나타내는 CIE-a가 높았고 황색도를 나타내는 CIE-b와 명도를 나타내는 CIE-L은 수치가 낮았으며, 전단력과 가열감량에 있어서 재래돼지 집단이 Landrace 집단보다 약간 우수한 것으로 나타났다.

선정된 부계와 모계 각 품종간의 유전적 상이성을 의미하는 것으로서 이들 형질과 연관성이 있는 QTL을 밝힐 수 있는 기준집단으로서의 가능성을 암시하는 것으로 사료되었다.

Table 2. Means and standard deviations of traits measured on founders and 183 F₂ animals.

Traits	K(n=5)		L(n=9)	
	Mean	S.D	Mean	S.D
Growth traits				
-Body weight at Birth day(kg)	1.12	0.01	1.37	0.01
-Body weight at 3 weeks of age(kg)	3.79	0.05	5.52	0.11
-Body weight at 5 weeks of age(kg)	5.64	0.07	8.73	0.17
-Body weight at 12 weeks of age(kg)	22.17	6.08	33.01	0.24
-Body weight at 30 weeks of age(kg)	70.87	9.02	109.20	1.32
Carcass traits				
-Carcass weight(kg)	53.09	6.90	77.10	3.12
-Backfat thickness(mm)	22.4	3.4	12.3	0.8
-Total body fat content(kg)	12.27	2.80	17.20	-
-Retailed cut meat(kg)	32.47	4.70	49.10	2.00
Meat quality traits				
-pH at 24 hours after slaughtering	5.56	0.20	5.29	0.44
-Meat color				
· CIE-a	8.06	1.24	6.04	0.26
· CIE-b	3.62	0.69	4.21	0.19
· CIE-L	39.63	1.83	45.80	1.82
-Driploss(%)	39.93	4.80	39.40	-
-Cooking loss(%)	34.87	1.53	43.20	0.18
-Shear force(kg/0.5inch)	3.65	0.61	4.52	0.14

K : Korean native boar

L : Landrace sow

4) F₂ 집단의 표현형적 형질의 특성

가) 기준집단 일반능력 특성

(1) 체중형질

실험을 위해 조성된 F₂ 집단 전체의 주령별 체중을 생시, 3주령, 5주령, 20주령 및 30주령으로 구분하여 산출된 평균체중 및 표준편차, 표준오차 및 변이계수를 Table 3에 제시하였다. 주령별 체중의 경우 3주령과 5주령 체중에서 집단내 변동이 24% 정도로 생시와 20주령 및 30주령 체중에 비해 다소 크게 나타났으며 이는 이유시기를 전후하여 모돈의 포유능력에 따른 개체간 변이가 반영된 것으로 사료된다 (Table 3).

Table 3. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for body weight(kg) measurements of F₂ population.

Body Weight	No of records	Mean	SD	SE	CV
Birth	532	1.25	0.20	0.01	15.74
3 weeks	509	4.88	1.21	0.05	24.91
5 weeks	507	7.05	1.74	0.08	24.67
20 weeks	271	60.56	11.26	0.68	18.59
30 weeks	524	91.07	15.91	0.69	17.47

F₂집단의 산차별 주령 평균체중의 일반능력 조사 결과를 Table 4에 제시하였다. 산차 구분없이 집단 전체의 체중형질에 대한 평균의 결과와 마찬가지로 산차별 분석에서도 이유시기 직후인 3주령과 5주령 체중에서 다른 주령의 체중에 비해 개체별 변이가 다소 크게 나타났으며, 초산차 성적의 변이가 2산차와 3산차의 성적에 비해 변이 정도가 더욱 크게 나타났다.

Table 4. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for body weight(kg) measurements of F2 population by parity.

Parity	Body Weight	No of records	Mean	SD	SE	CV
1st	Birth	240	1.25	0.18	0.01	14.69
	3 weeks	219	4.91	1.01	0.07	20.51
	5 weeks	232	7.14	1.61	0.11	22.51
	30 weeks	241	87.02	16.31	1.05	18.74
2nd	Birth	200	1.26	0.22	0.02	17.29
	3 weeks	200	4.73	1.30	0.09	27.53
	5 weeks	198	7.02	1.87	0.13	26.61
	20 weeks	182	61.06	11.57	0.86	18.95
	30 weeks	195	92.66	14.15	1.01	15.27
3rd	Birth	92	1.24	0.19	0.02	14.96
	3 weeks	90	5.14	1.43	0.15	27.76
	5 weeks	77	6.89	1.79	0.20	26.06
	20 weeks	89	59.53	10.58	1.12	17.77
	30 weeks	88	98.68	15.21	1.62	15.41

성별 각 주령 체중 평균과 변이계수를 Table 5에 표시하였다. 집단 전체에 대한 분석결과와 산차별로 구분한 분석결과와 마찬가지로 3주와 5주령 측정체중에서 암수 공히 변이계수가 높게 나타나서 다른 주령에 비해 개체간 변이가 다소 큰 것으로 나타났으며 암컷의 21.98%와 23.22%에 비해 수컷의 경우 해당 주령에 26.55%와 25.60%로 약간 변이의 정도가 더 큰 것으로 나타났다. 그리고 각 주령의 평균체중 모두가 암컷에 비해 수컷 집단이 약간 무거운 것으로 나타났다.

Table 5. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for body weight(kg) measurements of F2 population by sex.

Parity	Body Weight	No of records	Mean	SD	SE	CV
Male	Birth	319	1.26	0.19	0.01	15.46
	3 weeks	306	4.93	1.31	0.07	26.55
	5 weeks	297	7.12	1.82	0.11	25.60
	20 weeks	178	60.89	11.20	0.84	18.39
	30 weeks	311	92.61	16.28	0.92	17.58
Female	Birth	213	1.24	0.20	0.01	16.15
	3 weeks	203	4.79	1.05	0.07	21.98
	5 weeks	210	6.96	1.62	0.11	23.22
	20 weeks	93	59.92	11.41	1.18	19.04
	30 weeks	213	88.83	15.10	1.03	17.00

조사된 생시체중과 각 주령별 체중 일반능력의 집단 전체, 산차별 및 성별에 따른 결과를 볼 때, 집단내 각 체중 형질들이 일반적인 분포의 성격을 보이고 있으며, 이후 분석에 고려될 수 있는 환경 요인들에 따라 구분한 그룹들에서도 적절한 분포와 일반적인 형질 특성을 보이고 있으므로 해당 형질에 분석 기준집단으로서 적절할 것으로 사료되었다.

(2) 일당증체량

실험을 위해 조성된 F2 집단 전체의 일당증체량(ADG)을 생시부터 체중 측정이 이뤄진 주령의 각 구간별로 분석한 결과를 Table 6에 표시하였다. 생시부터 3주령 까지 모돈에 의한 포유기간 중의 일당증체량은 $177.1 \pm 57.4 \text{g/day}$ 으로 3~5주령 기간의 $158.8 \pm 104.6 \text{g/day}$ 에 다소 변이의 정도는 크지만 약간 높게 나타났으며 이는 자돈 성장기간 중 이유 직후에 일시적으로 나타나는 능력저하인 것으로 보인다. 그리고 이유전과 이유후 기간의 일당증체량은 각각의 변이계수가 32.4%와 15.5%로 체중 형질의 결과와 마찬가지로 이유전 기간중 개체별 변이가 큰 것으로 나타났다. 또

한 3~5주령과 5~12주령 기간중 일당증체량의 변이가 각각 65.9%와 61.8%로 다른 기간에 비해 2배 이상의 변이정도를 보인 것으로 나타났다.

Table 6. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for average daily gain (g/day) of F2 population.

ADG	No of records	Mean	SD	SE	CV
Birth ~ 3weeks	508	177.1	57.4	2.5	32.4
3 ~ 5weeks	483	158.8	104.6	4.8	65.9
5 ~ 12weeks	503	376.8	232.9	10.4	61.8
12 ~ 20weeks	270	552.6	133.0	8.1	24.1
20 ~ 30weeks	263	531.6	154.2	9.5	29.0
Pre-weaning	508	177.1	57.4	2.5	32.4
Post-weaning	501	472.2	73.4	3.3	15.5

조사된 F2집단의 산차별 일당증체량을 Table 7에 표시하였다. 집단전체에 대한 일당증체량의 결과와 마찬가지로 각 산차별 결과에서도 3~5주령의 일당증체량이 이유전 증체량에 비해 다소 낮아지는 결과를 보였으며 변이계수도 높게 추정되었다.

Table 7. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for average daily gain (g/day) of F2 population by parity.

Parity	ADG	No of records	Mean	SD	SE	CV
1st	Birth ~ 3weeks	218	181.6	49.0	3.3	27.0
	3 ~ 5weeks	210	163.6	83.4	5.8	51.0
	5 ~ 12weeks	231	336.9	90.9	6.0	27.0
	Pre-weaning	218	181.6	49.0	3.3	27.0
	Post-weaning	219	474.4	72.6	4.9	15.3
2nd	Birth ~ 3weeks	200	173.5	62.1	4.4	35.8
	3 ~ 5weeks	198	162.6	112.9	8.0	69.4
	5 ~ 12weeks	196	369.2	83.0	5.9	22.5
	12 ~ 20weeks	181	540.0	134.8	10.0	25.0
	20 ~ 30weeks	177	511.8	155.5	11.7	30.4
	Pre-weaning	200	173.5	62.1	4.4	35.8
	Post-weaning	195	457.5	69.2	5.0	15.1
3rd	Birth ~ 3weeks	90	174.6	64.9	6.8	37.2
	3 ~ 5weeks	75	135.2	130.5	15.1	96.5
	5 ~ 12weeks	76	517.4	542.9	62.3	104.9
	12 ~ 20weeks	89	578.3	125.9	13.3	21.8
	20 ~ 30weeks	86	572.3	144.0	15.5	25.2
	Pre-weaning	90	174.6	64.9	6.8	37.2
	Post-weaning	87	499.5	76.9	8.2	15.4

시험에 공시된 돼지의 성별 일당증체량을 Table 8에 표시하였다. 체중 측정시기에 따른 각 구간별 일당증체량은 집단 전체 자료와 산차별 자료에서 보인 결과와 유사하게 추정되었으며, 5주령 이전까지는 암컷과 수컷의 일당증체량이 유사한 것으로 나타났다. 구간별 일당증체량에서 5~12주령 성장기간 중에 수컷 집단내 개체간

일당증체량의 변이정도가 73.2%까지 높게 나타났으나 반면에 암컷 집단인 경우 구간별 일당증체량의 변이 정도 중 가장 낮은 24.9%로 나타났다.

Table 8. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for average daily gain (g/day) of F2 population by sex.

Parity	ADG	No of records	Mean	SD	SE	CV
Male	Birth ~ 3weeks	305	177.1	61.3	3.5	34.6
	3 ~ 5weeks	283	160.6	110.8	6.6	69.0
	5 ~ 12weeks	296	400.3	293.0	17.0	73.2
	12 ~ 20weeks	178	562.4	129.3	9.7	23.0
	20 ~ 30weeks	170	550.8	143.8	11.0	26.1
	Pre-weaning	305	177.1	61.3	3.5	34.6
	Post-weaning	298	479.5	76.8	4.5	16.0
Female	Birth ~ 3weeks	203	177.2	51.0	3.6	28.8
	3 ~ 5weeks	200	156.2	95.4	6.7	61.1
	5 ~ 12weeks	207	343.2	85.5	5.9	24.9
	12 ~ 20weeks	92	533.6	138.6	14.4	26.0
	20 ~ 30weeks	93	496.6	166.8	17.3	33.6
	Pre-weaning	203	177.2	51.0	3.6	28.8
	Post-weaning	203	461.5	66.8	4.7	14.5

(3) 도체 형질

조사된 F2 집단 전체자료에 대한 도축일령과 도체중을 비롯한 도체 형질들의 일반 평균능력을 Table 9에 표시하였다. 평균 도축일령은 215.4±7.7일령으로 집단의 도체형질 분석의 정확성을 높이기 위해 거의 유사한 시기에 도축을 실시하였다. 도체형질들 가운데 지방관련 형질은 등지방두께와 체지방율의 경우 변이계수가 각각 33.49%와 44.82%로 다른 도체 형질들에 비해 변이 정도가 높게 나타났다. 이는 집단내 개체간의 지방대사관련 능력에서의 변이 요인이 있음을 추측할 수 있는 결과이다.

Table 9. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for slaughter measurements of F2 population.

Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
Age of slaughter (days)	432	215.38	7.69	0.37	3.57
Carcass Weight (kg)	549	71.61	12.01	0.51	16.77
Eye Muscle Area (cm ²)	342	27.21	7.27	0.39	26.73
Backfat Thickness (mm)	548	23.65	7.90	0.34	33.39
Loin Muscle (kg)	457	3.59	0.75	0.04	21.03
Body Fat (%)	457	11.06	4.96	0.23	44.82
Bone (kg)	457	9.53	1.20	0.06	12.55
Intestine (kg)	435	9.49	1.31	0.06	13.76

산차별 도축일령과 도체중을 비롯한 도체형질에 관한 결과를 Table 10에 제시하였다. 집단전체 자료의 결과와 유사하게 지방관련 형질인 등지방두께와 체지방율의 변이 계수가 초산차와 2,3산차에서 각각 35.74% 및 48.02%, 30.03% 및 38.70% 그리고 29.31%로 다른 도체형질들의 변이계수이 비해 높게 추정되었다.

Table 10. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for average daily gain (g/day) of F2 population by parity.

Parity	Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
1st	Age of slaughter (days)	127	218.1	6.0	0.5	2.8
	Carcass Weight (kg)	241	70.40	12.10	0.78	17.19
	Eye Muscle Area (cm ²)	35	28.47	6.51	1.10	22.88
	Backfat Thickness (mm)	241	21.30	7.61	0.49	35.74
	Loin Muscle (kg)	241	3.48	0.78	0.05	22.37
	Body Fat (%)	241	9.73	4.67	0.30	48.02
	Bone (kg)	241	9.53	1.11	0.07	11.60
2nd	Age of slaughter (days)	215	214.1	9.2	0.6	4.3
	Carcass Weight (kg)	216	72.26	11.81	0.80	16.34
	Eye Muscle Area (cm ²)	215	30.16	6.45	0.44	21.39
	Backfat Thickness (mm)	216	24.94	7.49	0.51	30.02
	Loin Muscle (kg)	216	3.71	0.71	0.05	19.10
	Body Fat (%)	216	12.54	4.85	0.33	38.70
	Bone (kg)	216	9.53	1.29	0.09	13.56
3rd	Age of slaughter (days)	90	214.6	3.9	0.4	1.8
	Carcass Weight (kg)	92	73.23	12.03	1.25	16.43
	Eye Muscle Area (cm ²)	92	19.84	2.92	0.30	14.71
	Backfat Thickness (mm)	91	26.79	7.85	0.82	29.31

성별 도축일령과 도체중을 비롯한 도체형질에 관한 결과를 Table 11에 제시하였다. 배장근단면적의 경우 수컷과 암컷집단에서 각각 $26.47 \pm 7.97 \text{ cm}^2$ 와 $28.59 \pm 5.53 \text{ cm}^2$ 로 암컷집단이 약간 높게 나타났으나 해당 형질의 변이계수는 30.12%와 19.36%로 수컷 집단에서의 개체간 변이가 더욱 심한 것으로 나타났다. 등지방 두께의 경우도 수컷 집단이 암컷집단에 비해 평균은 낮았으나 변이계수는 수컷과 암컷집단 각각 36.05%

와 28.82%로 수컷집단내의 개체간 변이정도가 높은 것으로 나타났으며 체지방율의 경우도 평균과 변이계수가 유사한 결과를 보였다.

Table 11. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for average daily gain (g/day) of F2 population by sex.

Parity	ADG	No of records	Mean	SD	SE	CV
Male	Age of slaughter (days)	265	214.93	7.02	0.43	3.27
	Carcass Weight (kg)	330	71.95	12.32	0.68	17.12
	Eye Muscle Area (cm ²)	222	26.47	7.97	0.54	30.12
	Backfat Thickness (mm)	329	22.69	8.18	0.45	36.05
	Loin Muscle (kg)	240	3.68	0.79	0.05	21.51
	Body Fat (%)	240	9.66	4.41	0.28	45.63
	Bone (kg)	240	9.95	1.19	0.08	12.01
Female	Age of slaughter (days)	167	216.09	8.63	0.67	3.99
	Carcass Weight (kg)	219	71.10	11.53	0.78	16.22
	Eye Muscle Area (cm ²)	120	28.59	5.53	0.51	19.36
	Backfat Thickness (mm)	219	25.10	7.23	0.49	28.82
	Loin Muscle (kg)	217	3.49	0.70	0.05	20.05
	Body Fat (%)	217	12.60	5.08	0.34	40.29
	Bone (kg)	217	9.08	1.02	0.07	11.28

(4) 육색 및 pH

조사된 집단전체 자료에 대한 도축 후 24시간 후의 육내 pH와 육색 관련 측정치의 평균 및 변이계수를 Table 12에 제시하였다. pH의 경우 평균 5.89 ± 0.41 이었으며 변이계수는 6.90%로 비교적 균일한 산도를 보이는 것으로 나타났다. 육색관련 측정치의 경우 CIE-A와 CIE-B 그리고 HUNTER-A와 HUNTER-B의 변이계수가 각각 25.33% 및 41.76% 그리고 26.53% 및 41.64%로 변이가 크게 나타났다.

Table 12. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat color measurements of F2 population.

Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
pH24	549	5.89	0.41	0.02	6.90
CIE-L	549	50.79	4.43	0.19	8.73
CIE-A	549	9.72	2.46	0.11	25.33
CIE-B	549	5.22	2.18	0.09	41.76
HUNTER-L	549	43.76	4.35	0.19	9.93
HUNTER-A	549	8.04	2.13	0.09	26.53
HUNTER-B	549	3.97	1.65	0.07	41.64

도축후 24시간 경과시 육내 pH와 육색관련 측정치의 결과를 산차별로 Table 13에 표시하였다. 측정 항목별로 집단전체자료의 결과와 유사한 경향을 보였으며 pH의 경우 초산차의 육질에서는 6.23으로 2산차와 3산차의 5.63과 5.62에 비해 다소 높은 수치를 보였다.

Table 13. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat color measurements of F2 population by parity.

Parity	Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
1st	pH	241	6.23	0.33	0.02	5.35
	CIE-L	241	51.28	4.81	0.31	9.39
	CIE-A	241	10.45	2.56	0.16	24.46
	CIE-B	241	6.65	2.04	0.13	30.65
	HUNTER-L	241	44.24	4.72	0.30	10.68
	HUNTER-A	241	8.69	2.23	0.14	25.68
	HUNTER-B	241	5.02	1.56	0.10	31.04
2nd	pH	216	5.63	0.21	0.01	3.73
	CIE-L	216	50.98	4.08	0.28	8.00
	CIE-A	216	8.78	2.06	0.14	23.49
	CIE-B	216	4.06	1.56	0.11	38.42
	HUNTER-L	216	43.94	4.03	0.27	9.16
	HUNTER-A	216	7.24	1.81	0.12	24.93
	HUNTER-B	216	3.14	1.24	0.08	39.41
3rd	pH	92	5.62	0.26	0.03	4.66
	CIE-L	92	49.07	3.76	0.39	7.67
	CIE-A	92	10.01	2.37	0.25	23.71
	CIE-B	92	4.18	1.46	0.15	35.08
	HUNTER-L	92	42.07	3.60	0.38	8.56
	HUNTER-A	92	8.18	1.98	0.21	24.15
	HUNTER-B	92	3.17	1.11	0.12	35.05

성별에 따른 육내 pH와 육색 관련 측정치들의 결과를 Table 14에 제시하였다. 산차별 성적에서 pH의 변이계수의 평균이 4~5%의 범위였으나, 성별에 따른 성적에서는 수컷의 경우 7.36% 그리고 암컷에서 6.16%로 약간 크게 나타났다.

Table 14. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat color measurements of F2 population by sex.

Parity	Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
Male	pH	330	5.88	0.43	0.02	7.36
	CIE-L	330	50.35	4.33	0.24	8.59
	CIE-A	330	9.98	2.50	0.14	25.05
	CIE-B	330	5.12	2.04	0.11	39.91
	HUNTER-L	330	43.35	4.25	0.23	9.79
	HUNTER-A	330	8.24	2.14	0.12	26.00
	HUNTER-B	330	3.89	1.56	0.09	40.04
Female	pH	219	5.91	0.36	0.02	6.16
	CIE-L	219	51.44	4.52	0.31	8.78
	CIE-A	219	9.32	2.35	0.16	25.22
	CIE-B	219	5.37	2.37	0.16	44.08
	HUNTER-L	219	44.38	4.43	0.30	9.98
	HUNTER-A	219	7.73	2.09	0.14	26.98
	HUNTER-B	219	4.09	1.78	0.12	43.65

(5) 육질 및 조성분

F₂ 집단 전체 자료에 대한 조성분 및 육질 관련 형질의 평균 및 변이계수를 Table 15에 제시하였다. 조성분 가운데 조단백질 성분과 조회분에 비해 조지방의 변이계수는 92.26%로 매우 높게 나타나서 도체형질에서 지방관련 형질인 등지방두께와 체지방율의 변이계수가 높게 추정된 것과 유사한 경향을 보였다. 그리고 육질 관련 형질로서 수분함량, 보수력 및 조리감량에 비해 drip loss의 변이계수가 86.74%로 매우 높게 추정되어 개체간 변이가 큰 것으로 나타났다.

Table 15. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat quality and crude composition of F2 population.

Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
Crude Fat	549	2.12	1.95	0.08	92.26
Crude Protein	549	22.08	1.38	0.06	6.25
Crude Ash	549	1.03	0.12	0.01	11.81
Moisture	549	74.05	1.47	0.06	1.98
Water holding capacity	549	57.74	5.43	0.23	9.41
Drip Loss	547	2.35	2.04	0.09	86.74
Cook Loss	549	33.70	3.65	0.16	10.84
Shear Force	549	3.69	1.22	0.05	32.96

산차별 조성분 및 육질 관련 형질의 성적을 Table 16에 제시하였다. drip loss를 제외한 모든 분석 항목에서 1산차 성적의 변이 정도가 2산차와 3산차에 비해 높은 것으로 나타났다. 특히 조지방의 경우 1산차 성적내의 변이 정도가 2산차와 3산차에 비해 거의 2배에 달하는 것으로 나타났다.

Table 16. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat quality and crude composition of F2 population by parity.

Parity	Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
1st	Crude Fat	241	2.28	2.55	0.16	112.07
	Crude Protein	241	22.48	1.17	0.08	5.21
	Crude Ash	241	1.03	0.13	0.01	12.90
	Moisture	241	73.60	1.78	0.11	2.43
	Water holding capacity	241	61.10	5.03	0.32	8.24
	Drip Loss	241	3.55	2.32	0.15	65.33
	Cook Loss	241	33.24	4.03	0.26	12.12
	Shear Force	241	3.78	1.25	0.08	33.18
2nd	Crude Fat	216	2.03	1.35	0.09	66.27
	Crude Protein	216	22.03	0.90	0.06	4.07
	Crude Ash	216	1.03	0.13	0.01	12.57
	Moisture	216	74.49	1.08	0.07	1.45
	Water holding capacity	216	55.59	3.78	0.26	6.80
	Drip Loss	216	1.22	0.97	0.07	79.93
	Cook Loss	216	33.77	3.04	0.21	8.99
	Shear Force	216	3.28	0.94	0.06	28.76
3rd	Crude Fat	92	1.89	1.15	0.12	61.22
	Crude Protein	92	21.15	2.15	0.22	10.18
	Crude Ash	92	1.06	0.06	0.01	5.27
	Moisture	92	74.21	0.86	0.09	1.16
	Water holding capacity	92	54.01	4.71	0.49	8.73
	Drip Loss	90	1.85	1.19	0.13	64.15
	Cook Loss	92	34.72	3.76	0.39	10.82
	Shear Force	92	4.40	1.31	0.14	29.74

성별 조성분 및 육질관련 성적을 Table 17에 제시하였다. 성별 구분에 의한 각 형질별 변이계수는 거의 비슷한 수준으로 추정되었으며 조회분, 수분 및 조리감량을 제외한 모든 항목에서 암컷의 평균이 수컷에 비해 근소하게 낮게 나타났다.

Table 17. Overall means and their standard deviations, standard errors and coefficient of variations for meat quality and crude composition of F2 population by sex.

Parity	Trait	No of records	Mean	SD	SE	CV
Male	Crude Fat	330	1.96	1.77	0.10	90.52
	Crude Protein	330	21.88	1.46	0.08	6.68
	Crude Ash	330	1.04	0.07	0.00	7.05
	Moisture	330	74.25	1.38	0.08	1.86
	Water holding capacity	330	57.21	5.86	0.32	10.24
	Drip Loss	328	2.20	1.98	0.11	90.00
	Cook Loss	330	34.16	3.83	0.21	11.22
	Shear Force	330	3.83	1.22	0.07	31.88
Female	Crude Fat	219	2.35	2.18	0.15	92.51
	Crude Protein	219	22.39	1.19	0.08	5.30
	Crude Ash	219	1.02	0.17	0.01	16.68
	Moisture	219	73.75	1.54	0.10	2.09
	Water holding capacity	219	58.55	4.62	0.31	7.88
	Drip Loss	219	2.59	2.12	0.14	81.78
	Cook Loss	219	33.01	3.25	0.22	9.84
	Shear Force	219	3.47	1.18	0.08	33.93

나) 요인별 효과 분석

(1) 체중 형질

조사된 F2 집단 의 생시체중 및 각 주령별 체중 형질에 대해 아버, 산차 및 성의 효과를 고정효과로 고려한 분산분석 결과를 Table 18과 19에 제시하였다. 교배된 어미의 경우 실험계획상에 조사된 모든 체중형질들에 대해 아버의 효과는 유의적으로 나타났다($p < .05$). 이는 아버에 따른 유전적 소질의 차이로 인해 F2 산자들의 성장 형태가 구분될 수 있음을 추측할 수 있다. 분산분석에 고려된 나머지 요인인 성의 효과와 산차효과는 각각 12주령과 30주령 체중에서만 유의성을 보였다.

Table 18. Least squares ANOVA for body weight measurements at birth, 3 and 5 weeks of age in F2 population.

Source	Birth		3week		5week	
	df	MS	df	MS	df	MS
sire	20	0.1356 **	19	2.9293 **	20	8.4894 **
parity	2	0.0800	2	0.4890	2	6.3210
sex	1	0.0837	1	0.6196	1	5.7507
Residual	508	0.0350	486	1.4048	483	2.8018

Table 19. Least squares ANOVA for body weight measurements at 12, 20 and 30weeks of age in F2 population.

Source	12week		20week		30week	
	df	MS	df	MS	df	MS
sire	19	101.766 **	19	386.213 *	20	347.5147 **
parity	1	61.653	1	251.744	2	326.1798 **
sex	1	146.633 *	1	107.059	1	446.6617
Residual	267	27.932	249	106.552	500	191.0850

산차별 체중 형질들의 최소제공평균 및 표준오차를 Table 20에 제시하였다. 조사된 체중형질들 가운데 30주령 체중은 3산차가 97.187±1.910kg으로 가장 무겁게 추정되었으며 초산차의 성적이 84.762±1.479kg으로 가장 낮게 나타났다 ($p < .05$). 그 외의 생시체중 및 각 주령별 측정체중들은 산차별로 거의 유사하거나 약간의 순위를 보이긴 하였으나 차이에 통계적 유의성이 없었다 ($p > .05$).

Table 20. Least square means and their standard errors for body weight measurements by parity in F2 population

Parity	1st	2nd	3rd
Birth	1.258 ± 0.020	1.272 ± 0.018	1.210 ± 0.025
3 weeks of age	4.848 ± 0.133	4.788 ± 0.117	4.936 ± 0.163
5 weeks of age	7.154 ± 0.186	7.196 ± 0.168	6.630 ± 0.239
12 weeks of age		27.148 ± 0.539	25.806 ± 0.814
20 weeks of age		61.444 ± 1.071	58.610 ± 1.628
30 weeks of age	84.762 ± 1.479 ^c	90.943 ± 1.358 ^b	97.187 ± 1.910 ^a

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

성별 체중 형질들의 최소제곱평균 및 표준오차를 Table 21에 제시하였다. 조사된 체중형질들은 전체적으로 수컷이 암컷에 비해 무거운 것으로 추정되었으나 12주령 체중만이 그 차이에 통계적 유의성이 있었으며 ($p < .05$), 나머지 주령의 성적에서는 차이에 유의성이 없는 것으로 나타났다 ($p > .05$).

Table 21. Least square means and their standard errors for body weight measurements by sex in F2 population

Sex	Male	Female
Birth	1.260 ± 0.016	1.232 ± 0.019
3 weeks of age	4.896 ± 0.102	4.818 ± 0.123
5 weeks of age	7.110 ± 0.145	6.877 ± 0.175
12 weeks of age	27.339 ± 0.510 ^a	25.615 ± 0.753 ^b
20 weeks of age	60.796 ± 1.008	59.258 ± 1.504
30 weeks of age	91.983 ± 1.152	89.945 ± 1.407

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

(2) 일당증체량

Table 22에는 조사된 F₂ 집단에 대해 체중을 측정한 각 구간별 일당증체량에 대한 분산분석결과를 표시하였다.

Table 22. Least squares ANOVA for periodical average daily gain of F2 population.

Source	3~5week		5~12week		12~20week		20~30week	
	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS
sire	19	24,558.5 **	20	185,628.5 **	19	45,476.8 *	19	25,854.6
parity	2	35,284.1 *	2	869,795.1 **	1	32,149.8	1	123,168.2 *
sex	1	23,500.0	1	60,775.9	1	908.1	1	73,423.9
Residual	460	10,308.6	479	45,079.1	248	15,298.8	241	22,726.3

Table 23에는 이유시기인 3주령을 전후한 이유전 증체량과 이유후 증체량에 대한 분산분석 결과를 표시하였다. 일당증체량 성적에 대한 아버의 효과는 20~30주령 성적을 제외한 모든 측정치에서 통계적 유의성을 보였으며, 산차의 효과는 이유전 증체량과 12~20주령 일당증체량을 제외한 나머지에서 통계적인 유의성을 보였다 (p<.05).

Table 23. Least squares ANOVA for pre-weaning and post-weaning a average daily gain of F2 population.

Source	pre-weaning		post-weaning	
	df	MS	df	MS
sire	19	6,625.65 *	19	23,191.61 **
parity	2	4,354.70	2	34,925.86 **
sex	1	196.76	1	11,179.24
Residual	485	3,166.46	478	4,469.40

Table 25와 Table 26에는 각각 산차별 및 성별 일당증체량의 최소제공평균 및 표준오차를 표시하였다. 산차별로는 3~5주령의 성적에서는 3산차의 성적이 가장 낮게 추정되었으며 12~20주령과 이유진 증체량을 제외한 나머지 성적은 3산차의 성적이 가장 높게 추정되었다 ($p < .05$). 성별 일당증체량은 전 구간에 걸쳐 수컷의 성적이 암컷에 비해 높은 것으로 나타났으나 차이의 통계적 유의성은 없었다 ($p > .05$).

Table 25. Least square means and their standard errors for average daily gain by parity in F2 population

Parity	1st	2nd	3rd
3~ 5 weeks	171.59 ± 11.87 ^a	171.84 ± 10.36 ^a	129.71 ± 14.68 ^b
5~12 weeks	284.44 ± 23.67 ^c	339.47 ± 21.43 ^b	509.44 ± 30.69 ^a
12~20 weeks		547.01 ± 12.87	579.05 ± 19.56
20~30 weeks		501.45 ± 15.77 ^b	565.02 ± 24.03 ^a
Pre-weaning	179.86 ± 6.32	176.76 ± 5.56	164.63 ± 6.32
Post-weaning	464.03 ± 7.52 ^b	454.94 ± 6.65 ^b	496.89 ± 9.27 ^a

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

Table 26. Least square means and their standard errors for average daily gain by sex in F2 population

Sex	Male	Female
3~ 5 weeks	165.34 ± 9.14	150.09 ± 10.88
5~12 weeks	389.80 ± 18.48	365.77 ± 22.38
12~20 weeks	565.27 ± 12.09	560.79 ± 18.09
20~30 weeks	553.67 ± 14.93	512.80 ± 22.11
Pre-weaning	174.44 ± 4.84	173.07 ± 5.86
Post-weaning	477.17 ± 5.77	466.73 ± 6.97

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

(3) 도체형질

Table 27와 28에는 도체형질에 대한 분산분석 결과를 표시하였다. 아버, 산차 및 성의 효과를 고정효과로 포함하고 도축 24시간 후 육내 pH를 제외한 나머지 도체형질들에 대해 도축일령을 공변량으로 분석 모형에 포함시켰다.

조사된 모든 형질들에 대해 아버와 산차의 효과는 고도의 유의성을 보였으며, 성의 효과도 도체중을 제외한 모든 형질들에서 유의성이 인정되었다 ($p < .01$). 공변량으로 설정한 도축일령의 선형효과는 도체중, 등심중량 및 체지방율에 대해 유의성을 가지는 것으로 추정되었다 ($p < .05$).

Table 27. Least squares ANOVA for carcass weight, loin muscle area and loin weight of F2 population.

Source	Carcass weight		Loin Muscle Area		Loin Weight	
	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS
Sire	20	586.153 **	20	74.881 **	17	2.2662 **
Parity	2	650.377 **	2	2,280.553 **	1	11.7111 **
Sex	1	43.565	1	269.842 **	1	4.9501 **
Age of slaughter	1	1,696.964 **	1	0.328	1	2.3475 *
Residual	521	122.196	314	29.002	435	0.4671

Table 28. Least squares ANOVA for backfat thickness, body fat content and pH of F2 population.

Source	Backfat thickness		Body fat content		pH	
	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS
Sire	20	280.700 **	17	94.0901 **	20	0.2651 **
Parity	2	847.096 **	1	792.8690 **	2	18.2374 **
Sex	1	1,745.633 **	1	897.2062 **	1	0.5450 **
Age of slaughter	1	9.947	1	152.1028 **	-	-
Residual	520	46.382	435	17.2535	525	0.0697 **

Table 29와 30에는 산차별 및 성별 도체형질의 최소제곱평균 및 표준오차를 표시하였다. 도체중의 경우 초산차가 가장 작았으며, 등심단면적은 3산차에서 가장 작게 추정되었다. 등지방두께는 3산차에서 가장 두껍고 초산차에서 가장 얇은 것으로 추정되었다 ($p < .05$). 성별에 따른 도체형질의 성적은 육량관련 형질에 대해서는 수컷이 도체중을 제외한 모든 형질에서 높게 추정되었으나, 지방관련 형질인 등지방두께와 체지방율은 암컷이 수컷에 비해 높게 추정되었다 ($p < .05$)

Table 29. Least square means and their standard errors for carcass trait measurements by parity in F2 population

Parity	1st	2nd	3rd
Carcass weight	68.389 ± 1.163 ^b	71.662 ± 1.054 ^a	73.154 ± 1.511 ^a
Loin muscle area	28.60 ± 1.23 ^a	30.51 ± 0.53 ^a	19.26 ± 0.81 ^b
Loin weight	3.277 ± 0.066 ^b	3.648 ± 0.056 ^a	
Backfat thickness	22.19 ± 0.72 ^c	25.33 ± 0.65 ^b	28.37 ± 0.93 ^a
Body fat content	9.624 ± 0.403 ^b	12.682 ± 0.344 ^a	
pH	6.22 ± 0.03 ^a	5.62 ± 0.03 ^b	5.56 ± 0.04 ^b

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

Table 30. Least square means and their standard errors for carcass trait measurements by sex in F2 population

Sex	Male	Female
Carcass weight	71.380 ± 0.897	70.757 ± 1.113
Loin muscle area	27.17 ± 0.56 ^a	25.08 ± 0.72 ^b
Loin weight	3.569 ± 0.058 ^a	3.356 ± 0.061 ^b
Backfat thickness	23.32 ± 0.55 ^b	27.27 ± 0.69 ^a
Body fat content	9.722 ± 0.351 ^b	12.585 ± 0.368 ^a
pH	5.84 ± 0.02 ^a	5.77 ± 0.03 ^b

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

(4) 육색관련 측정치

Table 31과 32에는 육색 측정치인 CIE-L, CIE-A, CIE-B 그리고 HUNTER-L, HUNTER-A 및 HUNTER-B에 대한 분산분석 결과를 표시하였다. 모든 성적들에 대해 아버지의 효과는 유의적인 것으로 추정되었으며, 산차의 효과는 CIE-L과 HUNTER-L을 제외한 나머지에서 유의하였다 ($p < .01$). 성의 효과는 CIE-A와 HUNTER-A에 대해서만 유의하게 영향하는 것으로 추정되었다 ($p < .05$).

Table 31. Least squares ANOVA for meat color measurements of F2 population.

Source	CIE-L		CIE-A		CIE-B	
	df	MS	df	MS	df	MS
Sire	20	77.627 **	20	18.998 **	20	9.291 **
Parity	2	39.959	2	143.281 **	2	286.141 **
Sex	1	53.810	1	35.311 **	1	0.064
Residual	525	16.821	525	4.896	525	2.914

Table 32. Least squares ANOVA for meat color measurements of F2 population.

Source	HUNTER-L		HUNTER-A		HUNTER-B	
	df	MS	df	MS	df	MS
Sire	20	76.580 **	20	13.522 **	20	5.607 **
Parity	2	42.655	2	102.332 **	2	152.665 **
Sex	1	47.271	1	22.210 *	1	0.031
Residual	525	16.101	525	3.718	525	1.738

Table 33과 34에는 육색 측정치의 산차별 및 성별 최소제곱평균 및 표준오차를 표시하였다. 산차의 효과가 유의한 CIE-A, B와 HUNTER-A, B 측정치는 공통적으로 초산차에서 유의하게 가장 높은 값을 보였다 ($p < .05$). 조사된 육색 측정치 가운데 성별 효과가 유일하게 유의성을 보인 CIE-A와 HUNTER-A 값은 모두 암컷에 비해 수컷에서 높게 추정되었다 ($p < .05$).

Table 33. Least square means and their standard errors for meat color measurements by parity in F2 population

Parity	1st	2nd	3rd
CIE-L	50.742 ± 0.431	50.770 ± 0.389	49.454 ± 0.554
CIE-A	10.309 ± 0.232 ^a	8.619 ± 0.210 ^b	10.136 ± 0.299 ^a
CIE-B	6.446 ± 0.179 ^a	3.942 ± 0.162 ^b	4.341 ± 0.231 ^b
HUNTER-L	43.746 ± 0.421	43.735 ± 0.380 ^a	42.391 ± 0.542
HUNTER-A	8.541 ± 0.202 ^a	7.095 ± 0.183 ^b	8.312 ± 0.261 ^a
HUNTER-B	4.863 ± 0.138 ^a	3.041 ± 0.125 ^b	3.276 ± 0.178 ^b

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

Table 34. Least square means and their standard errors for meat color measurements by sex in F2 population

Sex	Male	Female	
CIE-L	49.977 ± 0.332	50.667 ± 0.412	
CIE-A	9.968 ± 0.179 ^a	9.408 ± 0.222 ^b	
CIE-B	4.922 ± 0.138	4.898 ± 0.172	
HUNTER-L	42.967 ± 0.325	43.614 ± 0.403	
HUNTER-A	8.204 ± 0.156 ^a	7.761 ± 0.194 ^b	4
HUNTER-B	3.735 ± 0.107	3.719 ± 0.133	

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

(5) 육질 및 조성분

Table 35, 36 및 37에는 육내 조성분 함량과 수분관련 형질 및 전단력에 대한 분산분석 결과를 표시하였다. 아비 효과는 조사된 형질들 가운데 전단력을 제외한 모든 형질들에 대해 유의적으로 영향하였다. 산차 효과는 조지방 성분과 조회분을 제외한 모든 형질들에 유의적으로 영향하였으며, 성별 효과는 조회분, 전단력 및 보수력을 제외한 나머지 형질들에서 유의성 있는 것으로 추정되었다($p < .01, .05$). 공변량

으로 분석 모형에 포함된 도축일령은 drip loss에서만 유의성 있었지만 ($p < .05$), 그 외에 수분, 전단력, 보수력 및 조리감량에 대해 F -value가 작지 않았기 때문에 분석 시 모형에 포함하는 것이 바람직한 것으로 사료되었다.

Table 35. Least squares ANOVA for crude fat, crude protein and crude ash of F₂ population.

Source	Crude fat		Crude protein		Crude ash	
	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS
Sire	20	16.3811 **	20	3.1564 **	20	0.0236 *
Parity	2	0.9618	2	35.4199 **	2	0.0225
Sex	1	16.7736 *	1	7.1364 *	1	0.0050
Age of slaughter	1	3.7161	1	0.0337	1	0.0024
Residual	521	3.3067	521	1.6348	521	0.0146

Table 36. Least squares ANOVA for moisture and shear force of F₂ population.

Source	Moisture		Shear force	
	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS
Sire	20	5.8924 **	20	1.8046
Parity	2	31.7651 **	2	26.1463 **
Sex	1	29.5878 **	1	2.7178
Age of slaughter	1	3.1930	1	3.4127
Residual	521	1.7878	521	1.3042

Table 37. Least squares ANOVA for WHC, drip loss and cook loss of F₂ population.

Source	Water holding capacity		Drip Loss		Cook Loss	
	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS	<i>df</i>	MS
Sire	20	60.378 **	20	7.9265 **	20	33.3202 **
Parity	2	1,848.079 **	2	196.4121 **	2	35.5017 *
Sex	1	0.824	1	11.5629 *	1	64.6381 *
Age of slaughter	1	34.758	1	13.8244 *	1	42.8291
Residual	521	18.900	521	2.7480	521	12.1262

Table 38와 39에는 조성분과 수분관련 형질 및 전단력의 산차별 및 성별 최소제곱평균 및 표준오차를 표시하였다. 보수력과 drip loss의 경우 초산차에 61.303 ± 0.458 및 3.608 ± 0.174 로 다른 산차에 비해 유의적으로 높았다($p < .05$). 성별 평균간 비교 결과 조지방과 조단백질 성분은 암컷이 수컷에 비해 유의적으로 높았으며, 수분과 조리감량은 암컷에 비해 수컷의 평균이 유의적으로 높았다 ($p < .05$).

Table 38. Least square means and their standard errors for meat color measurements by parity in F2 population

Parity	1st	2nd	3rd
Crude fat	2.110 ± 0.191	2.010 ± 0.173	2.202 ± 0.249
Crude protein	22.589 ± 0.135^a	22.034 ± 0.122^b	21.276 ± 0.175^c
Crude ash	1.017 ± 0.013	1.033 ± 0.012	1.050 ± 0.017
Moisture	73.665 ± 0.141^b	74.497 ± 0.127^a	73.920 ± 0.183^b
Water holding capacity	61.303 ± 0.458^a	55.605 ± 0.414^b	53.595 ± 0.594^c
Drip Loss	3.608 ± 0.174^a	1.526 ± 0.158^b	1.862 ± 0.227^b
Cook Loss	33.198 ± 0.367^b	33.652 ± 0.332^b	34.548 ± 0.476^a
Shear force	3.769 ± 0.120^b	3.265 ± 0.109^c	4.281 ± 0.156^a

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

Table 39. Least square means and their standard errors for meat color measurements by sex in F2 population

Sex	Male	Female
Crude fat	1.914 ± 0.148^b	2.301 ± 0.183^a
Crude protein	21.840 ± 0.104^b	22.093 ± 0.129^a
Crude ash	1.037 ± 0.010	1.030 ± 0.012
Moisture	74.284 ± 0.109^a	73.770 ± 0.135^b
Water holding capacity	56.791 ± 0.353	56.877 ± 0.438
Drip Loss	2.172 ± 0.135^b	2.493 ± 0.170^a
Cook Loss	34.179 ± 0.283^a	33.419 ± 0.351^b
Shear force	3.849 ± 0.093	3.693 ± 0.115

Means in the same row with different superscripts are statistically different ($p < .05$).

제 2 절 집단유전적 특성 및 유전자형 분석 연구

1. 서 론

기존의 가축개량 방법은 반복적인 교배와 선발 작업을 통해 우수한 형질을 가진 개체들을 찾아내고 원치 않는 형질을 가진 개체는 도태시키는 방법이었다. 이러한 방법으로 우수한 형질을 가진 우량 가축을 찾아내는데는 많은 비용과 시간이 소요된다. 따라서 현재와 미래의 유전적 개량은 보다 자세히 작성된 유전자 지도와 경제적으로 유용한 형질과 연관된 유전자들에 대한 구조와 기능을 잘 이해함으로써 보다 우수한 가축을 조기에 개량할 수 있는 기술의 개발이 가능할 것으로 사료된다.

가축에서의 유전자지도 작성은 소, 돼지, 닭 등에서 이루어지고 있다. 특히, 돼지의 유전자지도 작성은 영국, 스웨덴, 프랑스, 덴마크, 네덜란드, 이탈리아, 벨기에, 독일, 노르웨이 등 유럽을 중심으로 한 PiGMaP(Pig Gene Mapping Project ; Archibald 등, 1995)과 스칸디나비아그룹(Ellegren 등, 1994), 그리고 미국의 농무성(USDA; United States Department of Agriculture ; Rohrer 등 1994)의 3그룹을 중심으로 이루어지고 있다. 유럽의 PiGMaP은 영국의 로슬린 연구소, 프랑스, 독일, 네덜란드, 스웨덴 등의 5곳에서 Large White 종과 Pietrain종, 중국의 Meishan종 또는 유럽의 Wild Boar를 교잡하여 기준집단을 조성하고 239개의 표지인자로 구성된 연관지도를 작성하였다. 239개의 표지인자 중 81개는 유전자와 관련된 표지인자이며, 61개는 물리적 지도 작성에 이용된 표지인자이다(Archibald 등, 1995). 스칸디나비아 그룹은 유럽 Wild Boar와 Large White 종을 교잡하여 기준집단을 조성하였다. 이 연관지도는 총 236개의 표지인자로 작성되었으며 전체길이는 2,300cM 정도이다(Ellegren 등, 1994). 미국의 USDA-MARC (Meat Animal Research Center)에 의해서 가장 미세한 돼지의 연관지도가 작성되었는데 연관지도 작성에 사용된 표지인자는 대부분이 초위성체 표지인자였다. 위 세 그룹의 공동연구에 의해 작성된 돼지 연관지도는 1,800여개의 표지인자로 작성되었다.

유전자 지도 작성을 위해서는 실험의 재료가 되는 기준집단이 조성되어야 한다. 일반적으로 QTL 분석을 위한 기준집단은 유전적 특성이 상반되는 두 품종을 교배하여 생산된 F₁ 을 이종교배 (intercross) 또는 퇴교배(backcross)하여 조성된다. 이것은 유전적 특성이 상이한 두 품종을 교배함으로써 이형접합성이 높은 집단을 조성하기 위한 것이다. 특정한 형질이 어떠한 대립유전자와 연관되어 있다고 가정할 때, 집단내 이형접합성이 높다면 대립유전자가 감수분열을 통해 다음세대에 전해질

때 연관되어 있는 형질도 함께 전달되어 유전적 특성과 연관정보 및 QTL의 확인이 용이하다.

따라서 본 실험은 QTL 지도작성을 위해 필요한 기준집단을 조성하는데 활용할 한국재래돼지와 랜드레이스종 등의 돼지의 품종별 특성을 초위성체(microsatellite), RAPD 및 기능성 유전자들의 분석을 통한 품종내 및 품종간 유전적 특성을 알아보기 위하여 실시하였다.

2. 초위성체(microsatellites)를 이용한 기초집단의 유전특성 파악

가. 재료 및 방법

1) 공시재료

공시재료로는 동양품종인 한국 재래돼지 1개 품종, 한국 멧돼지, 중국 재래돼지 (Min pig, Wuzhinshan pig, Xiang pig) 3개 품종과 서양품종(Duroc, Landrace, Large White, Birkshire) 4개 품종 등 9개 품종의 혈액 또는 DNA를 확보하여 본 실험에 공시재료로 이용하는데, 한국재래돼지는 축산기술연구소와 제주축산진흥원에 사육중인 돼지에서 혈액을 채취하여 활용하였고, 한국 멧돼지는 국립수의과학검역원에서 돼지 콜레라 혈청검사를 위해 각시도에서 채취하여 보내온 조직일부를 분양받아 이용하였으며, 중국돼지는 중국농업대학으로부터 DNA를 분양받아 활용하였고, 다른 도입품종들에 대해서는 축산기술연구소 및 일부 종돈장에서 사육하고 있는 돼지에서 혈액을 채취하여 이용하였다.

2) Isolation of Genomic DNA

혈액으로부터 genomic DNA 분리는 Wizard Genomic DNA Purification Kit(Promega Co. USA)를 이용하여 추출하였다. 돼지의 경정맥으로부터 추출한 혈액 10ml을 0.5M EDTA(pH 8.0)가 1ml 첨가된 tube에 넣어 잘 혼합하여 응고되지 않도록 처리한 후 DNA를 추출하였다. 채취된 전혈 10ml에 30ml의 Cell lysis Solution을 첨가한 후 실온에서 10분간 적혈구를 용혈시켰다. 2000 ×g에서 10분간 원심분리하여 백혈구만을 모은 후 pellet을 잘 현탁시킨 후, 10ml의 Nuclei lysis Solution에 용해시켰다. 15분간 37°C 진탕배양기에서 RNase A(20μg/ml)처리를 한 뒤, 3.3ml의 Protein Precipitation Solution을 첨가하고 20초간 강하게 현탁시켰다. 2000×g에서 10분간 원심분리하여 정제하고 isopropanol로 DNA를 침전시킨 다음 70% ethanol로 세척후, 건조시킨 다음 약 500μl의 TE buffer(pH 8.0)에 녹여

spectrophotometer와 agarose gel 전기영동을 통하여 50ng/ μ l 되게 희석한 후 -20℃ 냉동고에 보관하면서 본 실험에 이용하였다.

3) Microsatellite typing

본 연구에 활용된 microsatellite marker들은 미국 USDA-MARC Pig Mapping Coordinator인 Max F. Rothschild 교수로부터 분양받은 509개 마커 중 1차 실험을 통해 얻어진 자료를 근거로 염색체별 대립유전자 수와 분석의 용이함 등을 감안하여 Table 40에서 보는 바와 같이 18개의 microsatellite marker를 선정하였다.

선정된 microsatellites는 1번, 7번, 9번, 16번, 17번, 18번과 X 염색체를 제외한 12개 염색체에 분포되어 있으며 적게는 1개에서 많게는 3개까지 있었다.

Table 40. Lists of microsatellite markers used in this study

Locus	Location of chromosome	Size range (bp)	Annealing temp.(°C)	Reference
S0036	2	114-132	56	Brown et al., 1994
SW1695	2	160-210	58	Alexander et al. 1996
SW902	3	188-210	64	Rohrer et al. 1994
S0301	4	246-258	55	Archibald et al., 1995
SW2409	4	77- 93	51	Alexander et al. 1996
SW445	4	184-208	58	Rohrer et al. 1994
SW2	5	83-119	57	Rohrer et al. 1994
SW71	6	81-121	54	Rohrer et al. 1994
SW205	8	144-160	56	Rohrer et al. 1994
SW61	8	227-259	60	Rohrer et al. 1994
S0070	10	260-294	54	Ellegren et al., 1994
SW1377	11	200-226	57	Rohrer et al. 1994
SW874	12	189-217	54	Rohrer et al. 1994
SW225	13	80-112	56	Rohrer et al. 1994
SW2612	14	150-172	60	Rohrer et al. 1994
SW510	14	148-158	54	Ellegren et al., 1994
SW1119	15	144-184	64	Rohrer et al. 1994
SW936	15	85-133	55	Archibald et al., 1995

4) PCR에 의한 DNA 증폭

PCR 반응액 조성은 PCR reaction buffer (10mM Tris-HCl, pH8.3, 50mM KCl,

1.5mM MgCl₂)와 2.5mM dNTPs, 3pmol fluorescent dye labeling primer pairs, 10ng의 template DNA, 0.5U *Taq* DNA polymerase(TaKaRa Shuzo Co., Shiga, Japan)와 ddH₂O를 사용하여 총 반응액은 10 μ l로 하였다. PCR 반응에는 GeneAmp PCR System 9600(Perkin-Elmer Co., USA)를 사용하였고, PCR 조건은 94 $^{\circ}$ C에서 5분간 pre-denaturation 한 후 94 $^{\circ}$ C에서 30초간 denatruation, Table 40에서 보는 것과 같이 각 marker별로 적정한 annealing 온도에서 40초간 annealing, 그리고 72 $^{\circ}$ C에서 1분간 extention을 35cycles 수행한 후 마지막으로 72 $^{\circ}$ C에서 10분간 최종 extention과정을 수행하였다. PCR증폭 산물은 증폭된 단편의 크기가 예상된 allele size 범위내에 존재하는지, PCR조건의 적정성 여부를 확인하기 위하여 EtBr(ethidium bromide)이 포함된 2% agarose gel에 전기영동하고 UV상에서 관찰하였다.

5) 유전자형 분석

PCR산물은 적정량의 deionized water로 희석하고 DNA : formamide : size standard(Genescan-350 TAMRA)를 1 μ l : 12 μ l : 0.5 μ l 비율로 혼합하여 95 $^{\circ}$ C이상에서 3분간 denaturation시키고, ABI 310 Genetic Analyzer (Appiled Biosystems, USA)로 분석하였다. GeneScan software version 2.1(Perkin-Elmer Co., USA)을 이용하여 PCR 산물인 DNA 절편의 양과 크기에 대한 자료를 모아 수집하였다. 전기영동시 Performance Optimized Polymer 4(POP4) (Appiled Biosystems, USA)와 10 \times Buffer (with EDTA)를 1 \times 로 희석하여 사용하였고, run time은 22분으로 하였다. 유전자형은 Genotyper software version 2.5(Appiled Biosystems, USA)를 이용하여 분석하였다.

6) 품종별 유전적 특성 및 품종간 유전적 관련성 분석

대립유전자의 크기가 microsatellite marker에 따른 입력양식, 관측된 이형접합체 (observed heterozygosity) 및 대립유전자 빈도는 Microsatellite Toolkit software (Park, 2000)를 이용하였으며, 기대된 이형접합체(expected heterozygosity)와 표준오차, 분석된 microsatellite loci별 공시품종에 대한 전체 이형접합체(Ht) 및 품종내 이형접합체(Hs), 유전자 분화정도(G_{ST}), 그리고 집단간 표준 유전적 거리(D_S) 및 표준오차는 Nei(1972, 1978)의 방법으로, Da genetic distances의 추정은 Nei 등(1983)의 방법을 사용하는 집단 유전학 분석 프로그램인 DISPAN (Ota, 1993) package를 이용하여 계산하였으며, 또한 DISPAN을 이용하여 UPGMA (unweighted pair-group

method with arithmetic mean) (Sneath와 Sokal, 1973)와 Neighbor-Joining (N.J) method (Saitou와 Nei, 1987)를 이용하여 각 유전적 거리 (Ds와 Da)에 의한 phylogenetic tree를 작성하였다. Microsat package (<http://hpgl.stanford.edu/projects/microsat/>)를 기준으로 개체별 유전적 거리를 분석하였고, 모든 phylogenetic trees는 Tree View (version 1.6)를 이용하였다.

나. 결과 및 고찰

1) 분석된 돼지의 microsatellite 좌위별 특성

분석된 18개의 microsatellites는 12개 염색체상에 분포되어있으며, 대립유전자의 총 수는 208개가 검출 되었으며 각 좌위별 대립유전자의 전체 평균은 11.6개로 선정된 각 microsatellites는 매우 다형적이었다.

각 microsatellite 좌위별 대립유전자 수는 적게는 6개(S0301, SW510)에서 많게는 17개(SW1695)까지의 범위였으며, 분석된 전체 개체들의 유전적 다양성을 나타내는 microsatellite 좌위별 이형접합체(expected total heterozygosity)는 0.646(SW510)에서 0.859(S0070, SW225)로 평균 0.799였고, 품종간 유전자 변이도(Gst; coefficient of gene differentiation)는 0.199(SW874)에서 0.325(SW510)이 었으며 평균 0.246의 품종간 유전자 변이도를 보였다(Table 41).

품종의 유전적 특성을 비교할 때 어느 한 품종에서 특이적으로 나타나는 대립유전자의 존재는 각 품종간의 유전적 특성을 파악할 수 있는 자료가 된다. 분석된 microsatellite loci의 다양성을 비교하기 위하여 사용된 18개의 microsatellites에 대한 대립유전자 분포를 Table 41에 나타내었다. 품종간 각 loci별 대립유전자의 빈도가 품종간 특이성을 보이고 있다. 즉, 어느 품종에서 높은 빈도의 대립유전자들이 다른 집단에서는 낮게 검출되었고 또는 그 반대의 경우 등이 관찰되었다.

Microsatellite S0036 좌위의 경우 114 bp의 대립유전자는 낮은 빈도지만 한국재래 돼지와 한국 멧돼지에서만 각각 1.61과 4.76%가 관찰되었다. 128 bp의 대립유전자 역시 한국 멧돼지에서만 관찰되었고, 130 bp의 대립유전자는 멧돼지를 제외한 모든 품종에서 관찰되었으나 한국재래돼지에서 70.97%로 다른 품종에 비해서 상당히 높은 빈도로 관찰되었다. S0070 좌위에서는 260 bp의 대립유전자는 Berkshire와 한국 멧돼지에서만 관찰되었으며, 280 bp의 대립유전자는 한국 재래돼지에서는 46.77%로 높은 빈도를 보였으나 Berkshire, Duroc, Wuzhishan pig, Xiang pig에서는 관찰되지 않았으며, Landrace, Min pig, Large White종 및 한국멧돼지에서는 각각 1.61, 4.55,

3.13 및 2.38%로 아주 낮은 비율로 관찰되었다. S0301 좌위에서는 256 bp의 대립유전자가 한국 멧돼지에서만 25.00%의 높은 빈도로 관찰되었으나 다른 품종에서는 관찰되지 않았다. SW1119 좌위에서는 158 bp 및 180 bp 대립유전자는 한국 재래돼지에서만 31.82와 22.73%의 높은 빈도로 관찰되었으며, 184 bp 대립유전자는 Xiang pig에서만 관찰되었다. SW1377 좌위에서는 200 bp의 대립유전자는 Wuxhisan pig와 Xiang pig에서만 각각 11.90과 19.64%의 빈도로 관찰되었으며, 222 bp의 대립유전자는 Xiang pig에서만 14.29%, 224 bp의 대립유전자는 Min pig에서만 18.18%, 그리고 226 bp의 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 16.67% 관찰되었다. SW1695 좌위에서는 204 bp의 대립유전자가 한국 재래돼지와 한국 멧돼지에서만 33.33과 14.29%의 높은 빈도로 관찰되었다. 또한 208 bp 및 210 bp의 대립유전자도 한국 멧돼지에서만 각각 19.05와 11.90%로 관찰되었다. SW2 좌위에서는 83 bp 및 95 bp의 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 각각 18.18% 관찰되었으며, 97 bp와 119 bp의 대립유전자는 Duroc종에서만 각각 26.56과 10.94%의 높은 빈도를 보였고, 117 bp의 대립유전자는 중국재래돼지인 Wuzhisan pig와 Xiang pig에서만 각각 2.50과 10.71%의 빈도가 나타났다. SW205 좌위에서는 54 bp의 대립유전자는 Xiang pig에서만, 158 bp와 160 bp의 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 11.90과 16.67%의 빈도를 보였다. SW225 좌위에서는 92 bp의 대립유전자가 한국 멧돼지에서만 22.73%의 빈도로 나타났다. SW2409 좌위에서는 77 bp의 대립유전자는 Xiang pig에서만 관찰되었고, 89 bp의 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 관찰되었다. SW2612 좌위의 경우는 156 bp의 대립유전자는 한국 재래돼지에서 43.75%를 나타냈으며, Duroc과 Xiang pig에서 3.13과 7.14의 낮은 빈도로 관찰되었고 나머지 분석된 품종에서는 관찰되어지지 않았고, 158 bp 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 11.36% 관찰되었고, 172 bp의 대립유전자는 Xiang pig에서만 관찰되었다. SW445 좌위의 경우는 190 bp의 대립유전자는 Wuzhisan pig와 Xiang pig에서만 각각 47.62와 67.86%의 높은 빈도로 관찰되었으나 다른 품종에서는 전혀 관찰되어지지 않았다. 또한 208 bp의 대립유전자는 Duroc종에서만 관찰되었다. SW510 좌위에서는 Duroc종에서 152 bp의 낮은 빈도를 제외하고는 다른 좌위에 비해서 품종간 특이성을 보이는 대립유전자의 수가 적었다. SW61 좌위의 경우는 227 bp의 대립유전자가 Landrace종에서 특이성을 보였고, 229 bp와 231 bp 대립유전자는 한국 멧돼지에서만 각각 47.73과 6.82%의 빈도로 관찰되었고 다른 품종에서는 전혀 관찰되어지지 않았다. SW71 좌위의 경우는 81 bp 대립유전자는 동양계 품종인 한국 재래돼지, Min pig, Wuzhisan pig 및 한국 멧돼지에서는 각각 37.10, 12.50, 93.18 및 22.73%의 비교적 높은 빈도를 보였으나 서양계 품

중에서는 전혀 관찰되어지지 않았고, 109 bp, 111 bp, 113 bp, 115 bp 등도 사양계 품종에서는 관찰되지 않았고 동양계 품종에서만 관찰되어진 대립유전자들이다. SW874 좌위의 한국 재래돼지의 경우 단지 2개의 대립유전자만이 관찰된 반면 다른 품종에서는 4개에서 7개까지의 대립유전자가 관찰되었다. SW902 좌위의 경우도 동양계 품종과 사양계 품종 사이에 많은 특이성을 보이는 대립유전들이 관찰되었다. SW936 좌위의 경우 품종간 특이성을 나타내는 대립유전자들이 많이 관찰되었다. 예를들면 85 bp 대립유전자는 Wuzhisan pig에서만 35.00%의 높은 빈도를 나타내었고, 91 bp의 대립유전자는 Berkshire 종에서만 특이적으로 관찰되었고, 97 bp의 대립유전자는 Wuzhisan pig에서는 12.50%의 비교적 높은 빈도가 관찰되었으나 다른 품종에서는 관찰되어지지 않았다. 한편 대립유전자의 수도 한국 재래돼지에서는 단지 2개의 대립유전자가 관찰되었으나 다른 품종에서는 많게는 7개까지 관찰되었다.

Table 41. Characterization of the 18 microsatellite loci analyzed in 9 porcine breeds

Locus	Size range (bp)	No. of alleles	Ht ¹	Hs ²	Gst ³
S0036	114-132	9	0.829	0.655	0.210
SW1695	160-210	17	0.851	0.669	0.215
SW902	188-210	12	0.850	0.635	0.253
S0301	246-258	6	0.801	0.618	0.228
SW2409	77- 93	9	0.786	0.600	0.236
SW445	184-208	11	0.826	0.563	0.319
SW2	83-119	13	0.749	0.574	0.234
SW71	81-121	13	0.836	0.585	0.300
SW205	144-160	9	0.801	0.572	0.287
SW61	227-259	16	0.881	0.691	0.216
S0070	260-294	16	0.859	0.590	0.313
SW1377	200-226	8	0.682	0.544	0.202
SW874	189-217	13	0.805	0.644	0.199
SW225	80-112	14	0.859	0.675	0.215
SW2612	150-172	9	0.705	0.554	0.214
SW510	148-158	6	0.646	0.436	0.325
SW1119	144-184	14	0.806	0.608	0.246
SW936	85-133	13	0.806	0.625	0.225
All loci	-	208	0.799	0.602	0.246

¹Ht : Expected total heterozygosity.

²Hs : Expected within-population heterozygosity.

³Gst : Coefficient of gene differentiation.

Table 41. Allele frequencies of 18 microsatellite loci for 9 porcine breeds

Locus	Populations								
S0036	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
114	-	-	1.61	-	-	-	-	-	4.76
118	5.17	14.06	-	7.81	20.83	-	57.14	40.63	9.52
120	5.17	6.25	4.84	12.50	33.33	-	-	21.88	-
122	1.72	-	-	6.25	8.33	33.33	-	3.13	-
124	39.66	-	12.90	29.69	33.33	45.24	21.43	4.69	64.29
126	34.48	-	9.68	20.31	-	14.29	19.64	20.31	-
128	-	-	-	-	-	-	-	-	14.29
130	12.07	34.38	70.97	18.75	4.17	7.14	1.79	1.56	-
132	1.72	45.31	-	4.69	-	-	-	7.81	7.14
n = 9	7	4	5	7	5	4	4	7	5
S0070	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
260	5.17	-	-	-	-	-	-	-	26.19
262	-	-	1.61	6.45	31.82	-	-	15.63	-
264	-	-	-	-	-	12.50	-	-	-
270	-	-	-	3.23	-	-	67.86	12.50	23.81
272	3.45	20.31	-	9.68	22.73	-	-	54.69	-
274	-	-	-	12.90	-	-	-	1.56	-
276	79.31	-	51.61	4.84	13.64	70.00	-	4.69	30.95
278	-	-	-	3.23	-	17.50	-	-	-
280	-	-	46.77	1.61	4.55	-	-	3.13	2.38
282	-	9.38	-	-	-	-	-	-	-
284	1.72	46.88	-	-	-	-	-	-	2.38
286	-	-	-	-	-	-	17.86	-	14.29
288	-	-	-	-	-	-	14.29	-	-
290	5.17	-	-	-	-	-	-	-	-
292	5.17	17.19	-	58.06	27.27	-	-	7.81	-
294	-	6.25	-	-	-	-	-	-	-
16	6	5	3	8	5	3	3	7	6
S0301	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
246	1.67	7.81	-	3.23	-	65.00	-	28.13	31.82
250	15.00	28.13	41.67	33.87	4.17	-	50.00	12.50	-
252	70.00	9.38	23.33	37.10	50.00	2.50	10.71	34.38	4.55
254	-	-	35.00	6.45	25.00	32.50	35.71	-	38.64
256	-	-	-	-	-	-	-	-	25.00
258	13.33	54.69	-	19.35	20.83	-	3.57	25.00	-
6	4	4	3	5	4	3	4	4	4

B : Berkshire, D : Duroc, K : Korean Native pig, L : Landrace, M : Min pig, W : Wuzhishan pig, X : Xiang pig, Y : Yorkshire, KW : Korean Wild boar.

Table 41. Continued

SW1119	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
144	-	-	-	15.63	9.09	-	-	1.56	-
148	-	-	-	17.19	-	-	-	-	-
150	23.33	-	78.13	14.06	18.18	19.05	27.08	10.94	2.27
152	23.33	3.13	14.06	17.19	9.09	21.43	-	15.63	2.27
154	16.67	96.88	3.13	35.94	31.82	9.52	14.58	64.06	40.91
156	33.33	-	-	-	9.09	-	14.58	-	-
158	-	-	-	-	-	-	-	-	31.82
168	-	-	-	-	13.64	-	-	-	-
170	3.33	-	-	-	-	45.24	-	-	-
172	-	-	4.69	-	9.09	-	12.50	-	-
174	-	-	-	-	-	-	2.08	7.81	-
176	-	-	-	-	-	4.76	-	-	-
180	-	-	-	-	-	-	-	-	22.73
184	-	-	-	-	-	-	29.17	-	-
14	5	2	4	5	7	5	6	5	5
SW1377	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
200	-	-	-	-	-	11.90	19.64	-	-
206	47.83	40.63	20.97	45.16	54.55	40.48	7.14	72.58	69.05
208	52.17	50.00	61.29	54.84	18.18	7.14	1.79	27.42	7.14
210	-	9.38	17.74	-	4.55	40.48	57.14	-	7.14
212	-	-	-	-	4.55	-	-	-	-
222	-	-	-	-	-	-	14.29	-	-
224	-	-	-	-	18.18	-	-	-	-
226	-	-	-	-	-	-	-	-	16.67
8	2	3	3	2	5	4	5	2	4
SW1695	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
160	-	-	1.67	-	-	-	-	-	-
162	-	-	-	-	-	-	3.57	-	-
166	-	6.25	-	-	-	-	-	-	-
168	-	-	-	1.61	-	-	-	-	-
172	18.33	23.44	-	20.97	22.73	13.16	-	48.44	-
174	1.67	4.69	11.67	-	-	-	80.36	-	33.33
176	-	-	-	-	-	-	14.29	-	4.76
178	1.67	34.38	-	3.23	-	-	1.79	-	-
182	35.00	12.50	41.67	19.35	40.91	42.11	-	15.63	16.67
184	40.00	10.94	3.33	3.23	13.64	44.74	-	7.81	-
186	1.67	7.81	8.33	40.32	22.73	-	-	25.00	-
188	-	-	-	8.06	-	-	-	3.13	-
190	-	-	-	3.23	-	-	-	-	-
202	1.67	-	-	-	-	-	-	-	-
204	-	-	33.33	-	-	-	-	-	14.29
208	-	-	-	-	-	-	-	-	19.05
210	-	-	-	-	-	-	-	-	11.90
17	7	7	6	8	4	3	4	5	6

Table 41. Continued

SW2	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
83	-	-	-	-	-	-	-	-	18.18
89	--	-	-	-	-	-	1.79	-	-
95	-	-	-	-	-	-	-	-	18.18
97	-	26.56	-	-	-	-	-	-	-
99	-	-	11.29	-	31.82	65.00	-	-	-
103	-	-	-	-	-	15.00	-	-	-
105	3.33	7.81	-	23.44	9.09	-	-	3.13	4.55
107	75.00	-	77.42	48.44	45.45	17.50	19.64	73.44	43.18
109	10.00	51.56	11.29	10.94	-	-	48.21	12.50	9.09
111	6.67	3.13	-	6.25	13.64	-	-	6.25	2.27
113	5.00	-	-	10.94	-	-	19.64	4.69	4.55
117	-	-	-	-	-	2.50	10.71	-	-
119	-	10.94	-	-	-	-	-	-	-
13	5	5	3	5	4	4	5	5	7
SW205	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
144	8.62	1.56	83.87	-	29.17	-	1.79	-	19.05
146	15.52	71.88	12.90	37.10	-	4.55	-	18.75	26.19
148	-	-	-	-	45.83	13.64	8.93	-	-
150	75.86	26.56	3.23	50.00	25.00	11.36	37.50	62.50	2.38
152	-	-	-	-	-	36.36	14.29	-	21.43
154	-	-	-	-	-	-	16.07	-	-
156	-	-	-	12.90	-	34.09	21.43	18.75	2.38
158	-	-	-	-	-	-	-	-	11.90
160	-	-	-	-	-	-	-	-	16.67
9	3	3	3	3	3	5	6	3	7
SW225	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
80	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-
84	4.00	-	-	16.13	4.55	-	-	4.69	-
86	2.00	43.75	-	11.29	9.09	-	-	18.75	18.18
88	-	6.25	-	-	-	-	-	-	-
92	-	-	-	-	-	-	-	-	22.73
96	2.00	-	78.13	1.61	13.64	2.78	1.79	1.56	4.55
98	40.00	29.69	14.06	14.52	50.00	36.11	50.00	3.13	-
100	2.00	-	-	-	9.09	58.33	39.29	20.31	-
102	22.00	6.25	-	19.35	4.55	-	-	23.44	20.45
104	-	14.06	-	3.23	-	-	-	-	25.00
106	2.00	-	-	-	-	-	-	-	9.09
108	24.00	-	6.25	22.58	9.09	2.78	-	9.38	-
110	-	-	-	9.68	-	-	-	1.56	-
112	-	-	1.56	1.61	-	-	8.93	17.19	-
14	9	5	4	9	7	4	4	9	6

Table 41. Continued

SW2409	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
77	-	-	-	-	-	-	16.07	-	-
79	10.00	12.50	12.90	9.68	18.18	-	8.93	10.94	6.82
81	10.00	29.69	41.94	38.71	27.27	-	3.57	37.50	31.82
83	1.67	-	-	4.84	-	-	-	3.13	27.27
85	-	-	20.97	17.74	4.55	-	50.00	3.13	13.64
87	5.00	54.69	-	3.23	-	-	-	3.13	-
89	-	-	-	-	-	-	-	-	6.82
91	71.67	3.13	24.19	20.97	27.27	100.00	21.43	42.19	-
93	1.67	-	-	4.84	22.73	-	-	-	13.64
9	6	4	4	7	5	1	5	6	6
SW2612	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
150	-	-	-	-	4.17	15.91	1.79	-	-
156	-	3.13	43.75	-	-	-	7.14	-	-
158	-	-	-	-	-	-	-	-	11.36
162	41.67	64.06	51.56	37.10	45.83	2.27	-	57.81	15.91
164	-	-	-	-	-	-	-	-	13.64
166	58.33	28.13	-	61.29	16.67	81.82	39.29	26.56	38.64
168	-	4.69	4.69	1.61	33.33	-	39.29	15.63	11.36
170	-	-	-	-	-	-	-	-	9.09
172	-	-	-	-	-	-	12.50	-	-
9	2	4	3	3	4	3	5	3	6
SW445	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
184	1.67	-	11.29	20.97	-	2.38	1.79	1.56	-
188	61.67	28.13	9.68	3.23	75.00	45.24	-	18.75	-
190	-	-	-	-	-	47.62	67.86	-	-
192	-	-	-	-	-	-	14.29	-	18.18
194	-	-	-	-	4.17	2.38	5.36	9.38	-
196	21.67	6.25	-	17.74	-	-	-	12.50	70.45
198	-	-	-	-	-	-	-	-	11.36
200	15.00	28.13	79.03	40.32	4.17	-	-	43.75	-
202	-	-	-	4.84	-	-	-	-	-
206	-	10.94	-	12.90	16.67	2.38	10.71	14.06	-
208	-	26.56	-	-	-	-	-	-	-
11	4	5	3	6	4	5	5	6	3
SW510	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
148	-	-	1.56	6.25	-	84.09	21.43	20.31	4.55
150	1.67	53.13	3.13	-	-	-	-	-	-
152	-	3.13	-	-	-	-	-	-	-
154	76.67	12.50	43.75	25.00	12.50	-	-	25.00	4.55
156	20.00	31.25	51.56	59.38	79.17	15.91	76.79	50.00	88.64
158	1.67	-	-	9.38	8.33	-	1.79	4.69	2.27
6	4	4	4	4	3	2	3	4	4

Table 41. Continued

SW61	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
227	-	-	-	8.06	-	-	-	-	-
229	-	-	-	-	-	-	-	-	47.73
231	-	-	-	-	-	-	-	-	6.82
235	16.67	15.63	20.97	3.23	36.36	-	64.29	19.35	-
237	-	-	-	4.84	9.09	-	-	3.23	20.45
239	-	-	-	27.42	-	-	3.57	3.23	-
241	-	12.50	-	8.06	-	54.76	7.14	14.52	-
243	-	-	-	4.84	-	-	-	-	-
245	1.67	26.56	-	8.06	31.82	-	25.00	1.61	2.27
247	36.67	9.38	-	-	-	45.24	-	-	-
249	-	-	3.23	3.23	9.09	-	-	4.84	-
251	-	-	-	4.84	-	-	-	-	-
253	6.67	32.81	25.81	16.13	-	-	-	29.03	9.09
255	-	1.56	-	-	-	-	-	-	11.36
257	38.33	-	50.00	11.29	13.64	-	-	19.35	2.27
259	-	1.56	-	-	-	-	-	4.84	-
16	5	7	4	11	5	2	4	9	7
SW71	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
81	-	-	37.10	-	12.50	93.18	-	-	22.73
83	-	-	-	-	-	-	-	-	2.27
87	3.33	-	-	38.71	-	4.55	10.71	7.81	-
99	-	-	-	3.23	16.67	2.27	-	14.06	-
101	5.00	-	1.61	-	8.33	-	-	6.25	-
105	55.00	23.44	54.84	25.81	-	-	7.14	28.13	-
107	36.67	76.56	-	22.58	37.50	-	5.36	43.75	-
109	-	-	-	-	25.00	-	42.86	-	27.27
111	-	-	-	-	-	-	25.00	-	4.55
113	-	-	-	-	-	-	-	-	2.27
115	-	-	-	-	-	-	8.93	-	6.82
117	-	-	6.45	9.68	-	-	-	-	31.82
121	-	-	-	-	-	-	-	-	2.27
13	4	2	4	5	5	3	6	5	8

Table 41. Continued

SW874	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
189	-	-	-	-	-	2.50	-	-	-
191	-	12.50	-	-	-	30.00	8.93	-	-
193	-	3.13	-	-	-	-	-	-	2.27
195	-	-	-	-	-	-	-	-	6.82
197	30.00	39.06	-	-	-	15.00	26.79	3.13	-
199	-	-	-	-	-	-	33.93	-	-
201	1.67	-	-	4.84	9.09	-	-	10.94	27.27
203	6.67	6.25	-	14.52	27.27	52.50	7.14	1.56	22.73
205	51.67	31.25	64.52	53.23	40.91	-	23.21	62.50	-
209	1.67	-	-	19.35	4.55	-	-	21.88	40.91
211	-	-	-	-	9.09	-	-	-	-
215	8.33	7.81	35.48	8.06	4.55	-	-	-	-
217	-	-	-	-	4.55	-	-	-	-
13	6	6	2	5	7	4	5	5	5
SW902	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
188	6.67	-	-	9.68	4.55	25.00	5.36	-	18.18
190	-	-	-	-	-	-	-	-	4.55
192	-	-	-	-	-	-	3.57	-	-
194	-	-	-	-	-	-	-	-	4.55
196	5.00	-	28.13	1.61	-	-	50.00	-	43.18
198	8.33	56.25	51.56	25.81	45.45	4.55	-	-	-
200	43.33	21.88	-	16.13	18.18	-	-	15.63	-
202	36.67	20.31	20.31	25.81	9.09	-	-	79.69	-
204	-	1.56	-	-	18.18	38.64	39.29	-	-
206	-	-	-	20.97	4.55	-	-	3.13	20.45
208	-	-	-	-	-	-	1.79	-	6.82
210	-	-	-	-	-	31.82	-	1.56	2.27
12	5	4	3	6	6	4	5	4	7
SW936	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
85	-	-	-	-	-	35.00	-	-	-
89	-	-	-	-	18.18	-	37.04	-	-
91	20.00	-	-	-	-	-	-	-	-
93	-	-	-	4.84	-	-	-	35.94	-
95	16.67	-	-	56.45	4.55	-	1.85	21.88	-
97	-	-	-	-	-	12.50	-	-	-
101	3.33	34.38	-	-	4.55	37.50	37.04	-	18.18
103	-	-	-	-	-	-	-	-	4.55
107	43.33	25.00	95.16	25.81	50.00	-	11.11	29.69	34.09
109	16.67	40.63	-	12.90	22.73	15.00	12.96	12.50	18.18
111	-	-	4.84	-	-	-	-	-	11.36
127	-	-	-	-	-	-	-	-	9.09
133	-	-	-	-	-	-	-	-	4.55
13	5	3	2	4	5	4	5	4	7

분석된 품종별 기대된 이형접합체(expected heterozygosity within-breed)와 표준 오차는 낮게는 0.495 ± 0.038 (한국재래돼지)에서 높게는 0.702 ± 0.027 (Landrace)의 분포를 보였다(Table 42). 전체 평균의 이형접합체는 0.615로 비교적 높은 편이었다. 관찰된 평균 대립유전자 수는 한국 재래돼지와 Wuzhisan pig에서 공히 3.50개로 가장 적었으며, 한국 멧돼지와 Landrace종에서 가장 많은 5.72개를 나타내었고, 평균 4.71개의 대립 유전자 수가 관찰되었다.

Table 42. Expected and observed heterozygosity as well as mean number of alleles (MNA) observed across 18 microsatellite loci for each breed

Population	n	Expected Hz \pm S.E.	Obs Hz	MNA
Bershire	30	0.573 ± 0.032	0.512	4.94
Duroc	32	0.604 ± 0.042	0.578	4.28
Korean Native pig	32	0.495 ± 0.038	0.483	3.50
Landrace	32	0.702 ± 0.027	0.617	5.72
Min pig	12	0.700 ± 0.029	0.730	4.89
Wuzhishan pig	22	0.517 ± 0.050	0.520	3.50
Xiang pig	28	0.618 ± 0.031	0.600	4.67
Yorkshire	32	0.636 ± 0.033	0.578	5.17
Korean Wile boar	22	0.693 ± 0.038	0.599	5.72
Pooled sample	242	0.615 ± 0.036	0.580	4.71

대립유전자 빈도를 근거로 하여 Da genetic distances (Nei 등, 1983)와 standard genetic distances (Nei 1972, 1978)는 DISPAN 프로그램을 이용하여 추정하였다 (Table 43, Table 44). 한국 재래돼지와 가장 가까운 유전적 거리를 보인 품종은 Min pig로서 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.367과 0.545로 추정되었다. 품종간 가장 가까운 유전적 거리를 나타낸 것은 Landrace종과 Large White 종으로 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.138과 0.222을 나타내었고 그 다음이 Berkshire와 Large White로 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.215와 0.336로 추정되었다. Da genetic distance와 standard genetic distance에 의해 추정된 한국 재래돼지와 유전적으로 가까운 품종은 Min pig, Landrace, Large White, 한국 멧돼지, Xiang pig,

Wuzhisan pig 순으로 나타나 예상했던 것과는 달리 Min pig를 제외하고는 중국돼지가 서양품종들보다 더 먼 거리에 위치하고 있었다는 것은 특이할 만한 사항인 것으로 추후 좀 더 면밀한 연구가 필요할 것으로 사료된다.

Table 43. Matrix of D_a genetic distance observed among the 9 porcine populations

	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
Bershire									
Duroc	0.327								
Korean Native pig	0.323	0.498							
Landrace	0.219	0.328	0.371						
Min pig	0.278	0.399	0.367	0.274					
Wuzhishan pig	0.496	0.653	0.627	0.585	0.499				
Xiang pig	0.558	0.592	0.578	0.540	0.490	0.531			
Yorkshire	0.215	0.317	0.411	0.138	0.268	0.572	0.528		
Korean Wile boar	0.552	0.612	0.557	0.493	0.529	0.623	0.550	0.532	

Table 44. Matrix of standard genetic distance (Ds) and standard errors observed among the 9 porcine populations

	B	D	K	L	M	W	X	Y	KW
Bershire	-	0.143	0.106	0.094	0.079	0.210	0.185	0.083	0.184
Duroc	0.708	-	0.180	0.086	0.109	0.230	0.175	0.105	0.204
Korean Native pig	0.530	0.945	-	0.134	0.110	0.216	0.207	0.156	0.188
Landrace	0.344	0.450	0.570	-	0.097	0.214	0.211	0.053	0.147
Min pig	0.380	0.582	0.545	0.371	-	0.137	0.197	0.085	0.201
Wuzhishan pig	0.781	1.573	1.382	1.190	0.859	-	0.195	0.183	0.207
Xiang pig	1.162	1.213	1.199	1.002	0.777	0.994	-	0.203	0.203
Yorkshire	0.336	0.481	0.671	0.222	0.348	1.146	1.029	-	0.188
Korean Wile boar	0.960	1.077	0.968	0.687	0.674	1.048	0.843	0.794	-

Da genetic distance의 matrix를 이용하여 NJ (Neighbor joining) tree 및 UPGMA tree를 작성하였다 (Fig 2, 3). 또한 standard genetic distance matrix를 이용하여 NJ 및 UPGMA tree를 작성하여 Figure 4와 5에 제시하였다. Figure 2에서 보는 것처럼 Da genetic distance의 matrix를 이용한 NJ (Neighbor joining) tree의 경우 두 개의 cluster로 나뉘어지는 것을 볼 수 있는데 하나의 cluster는 중국 품종인 Xiang pig, Wuzhisan pig 및 한국 멧돼지가 그리고 다른 cluster는 한국 재래돼지를 비롯한 중국품종인 Min pig 및 서양계 품종인 Berkshire, Duroc, Large White, Landrace가 포함되어 있었다. Figure 3의 Da genetic distance의 matrix를 이용한 UPGMA의 경우 NJ tree와 약간 차이를 보였는데, 한국 멧돼지가 다른 cluster로 포함된 것이다. Standard genetic distance matrix를 이용한 NJ 및 UPGMA tree(Figure 4와 5)를 보면, Da genetic distance의 matrix를 했을 때와는 약간의 차이가 있는 것을 볼 수 있다. Xiang pig, Wuzhisan pig 및 한국 멧돼지가 한 cluster로 분류된 것을 동일하나 다른 그룹에서 한국 재래돼지가 Berkshire종과 같은 그룹

에 분류되어진 것 등에서 차이가 있었다. Standard genetic distance의 matrix를 이용한 UPGMA tree(Figure 5)의 경우 또 다른 결과가 나타났는데, Wuzhisan pig가 outgroup으로 빠져 나왔고 한국 멧돼지와 Xiang pig가 하나의 sub-clusters를 형성하였다. 이상의 결과들을 살펴보면 한국 재래돼지는 한국 멧돼지에서 유래되어지지 않는 것이 분명하고 중국 재래돼지중의 한 품종인 검은색 피모를 가진 Mini pig와 아주 가까운 것으로 보여지고 이는 문헌에서 보고되어지고 있는 한국 재래돼지의 기원이 중국의 Mini pig가 만주 지역을 거쳐 한반도로 유입되었다는 것을 설득력 있게 뒷받침해 주는 것으로 판단된다. 한편 계통발생학적 유연관계를 분석할 때 분지가 일어날 수 있는 신뢰도(degree of confidence)를 나타내는 bootstraps values는 일부를 제외하고는 비교적 높은 수치를 나타내었다.

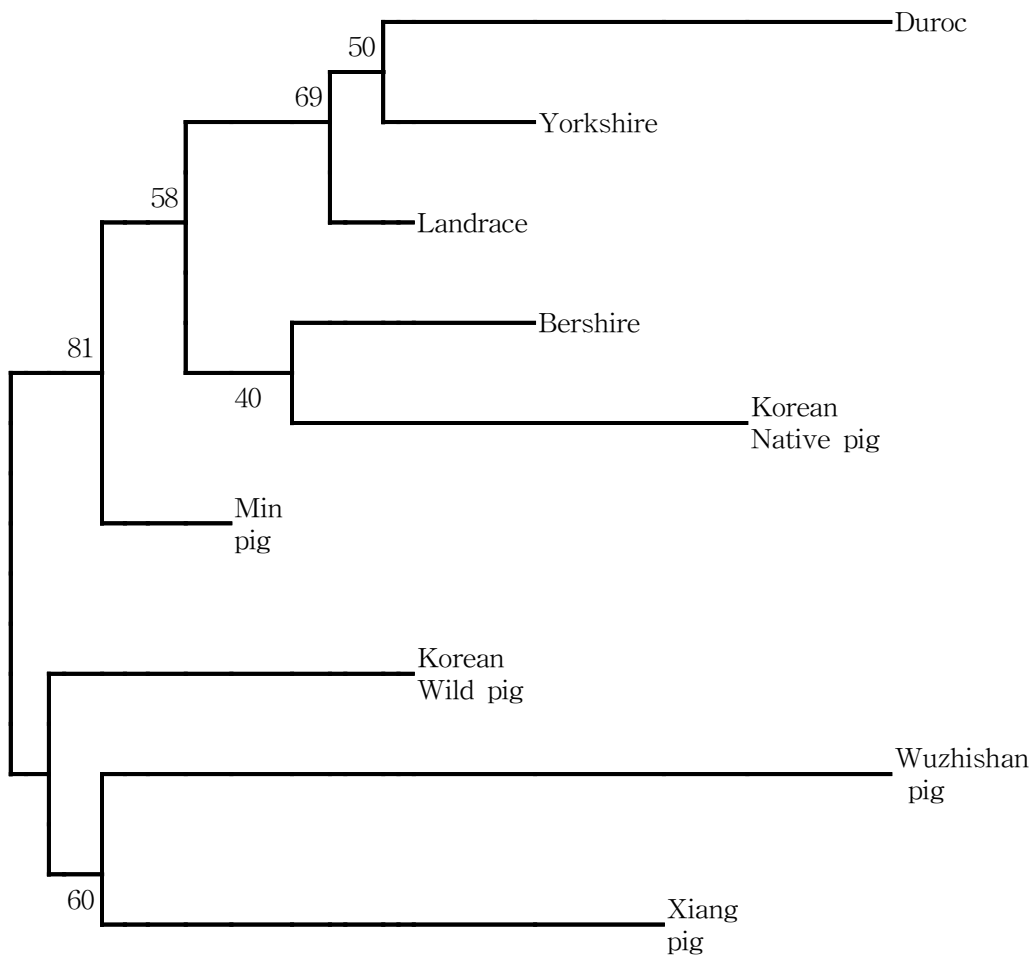


Figure 2. Neighbor-joining tree constructed using Da genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds. Numbers indicate the bootstrap values in percentage.

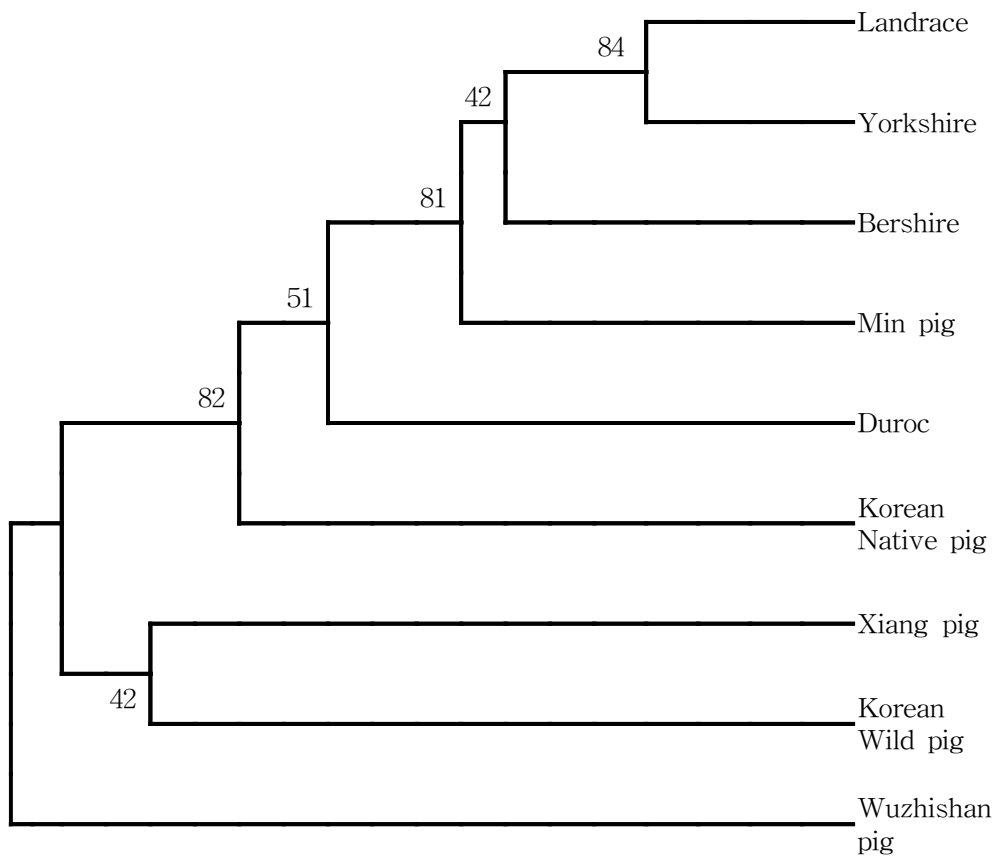


Figure 3. UPGMA tree, Da, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

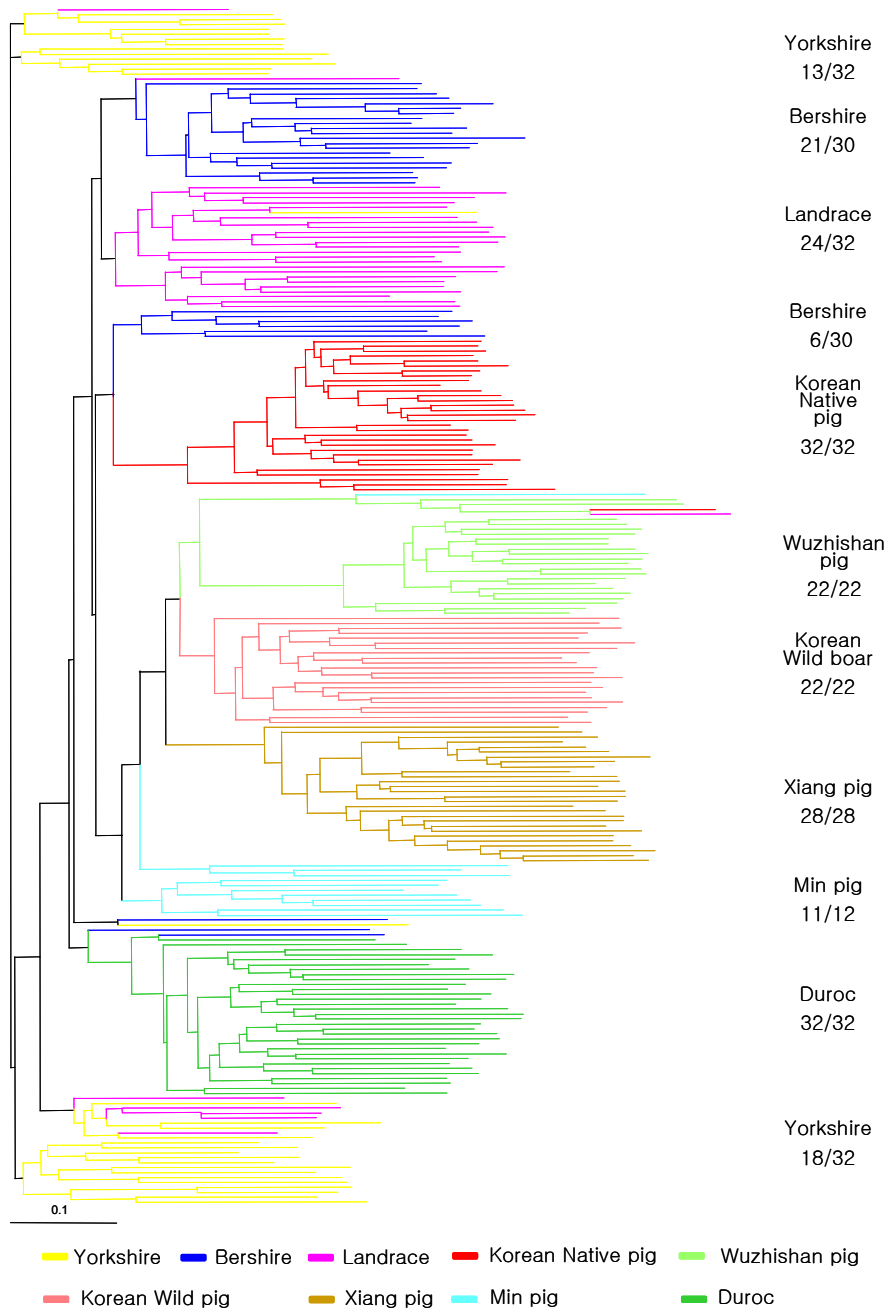


Figure 4. Neighbor-joining dendrogram constructed from allele-sharing distances among 242 individuals from 9 porcine breeds.



Figure 5. Neighbor-joining tree, Ds, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

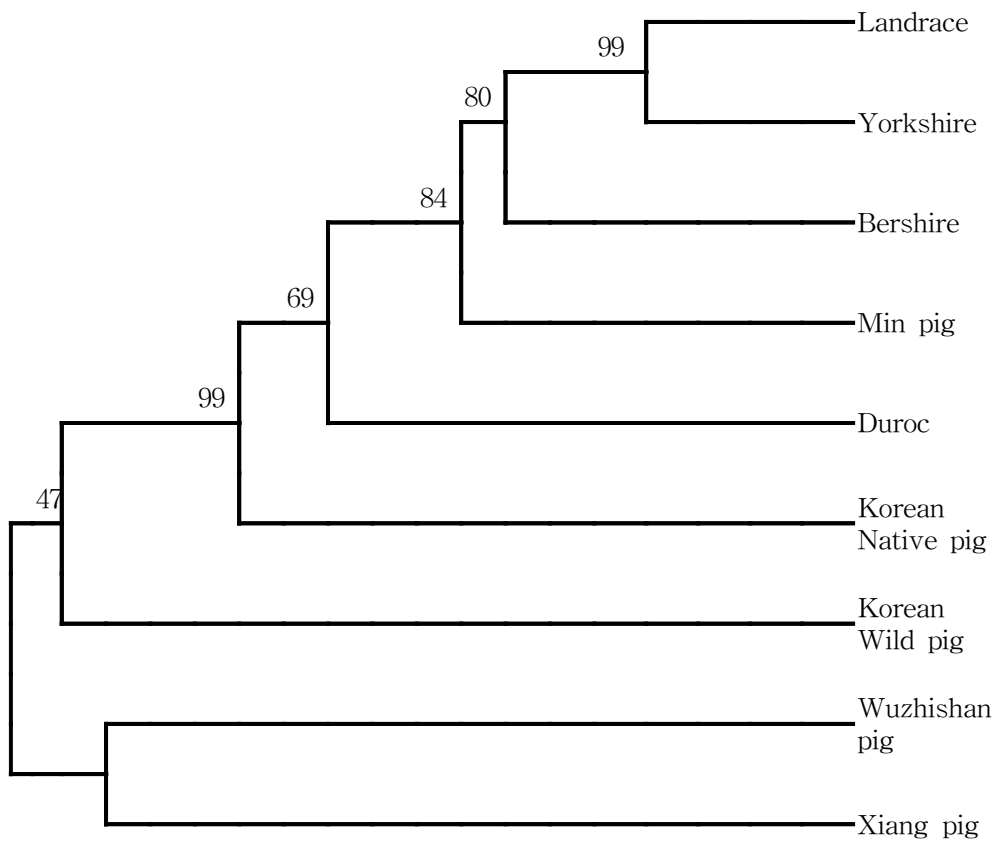


Figure 6. UPCMA tree, Ds, showing the genetic relationships among porcine breeds.

3. RAPD 분석에 의한 품종간 유전특성 분석

가. 재료 및 방법

1) 공시재료

축산기술연구소(축산기술부, 종축개발부, 사천지소), 제주축산진흥원, 제주농업시험장, 종돈장 및 농가 등에서 보유중인 재래돼지, Berkshire, Duroc, Landrace, Large White, Birkshire종 등 5개 품종 각각 40두씩의 혈액을 채취하여 공시재료로 이용하였다.

2) Genomic DNA의 분리

혈액으로부터 genomic DNA 분리는 Wizard Genomic DNA Purification Kit(Promega Co. USA)를 이용하여 추출하였다. 돼지의 경정맥으로부터 추출한 혈액 10ml을 0.5M EDTA(pH 8.0)가 1ml 첨가된 tube에 넣어 잘 혼합하여 응고되지 않도록 처리한 후 DNA를 추출하였다. 채취된 전혈 10ml에 30ml의 Cell lysis Solution을 첨가한 후 실온에서 10분간 적혈구를 용혈시켰다. 2000 ×g에서 10분간 원심분리하여 백혈구만을 모은 후 pellet을 잘 현탁시킨 후, 10ml의 Nuclei lysis Solution에 용해시켰다. 15분간 37°C 진탕배양기에서 RNase A(20μg/ml)처리를 한 뒤, 3.3ml의 Protein Precipitation Solution을 첨가하고 20초간 강하게 현탁시켰다. 2000×g에서 10분간 원심분리하여 정제하고 isopropanol로 DNA를 침전시킨 다음 70% ethanol로 세척후, 건조시킨 다음 약 500μl의 TE buffer(pH 8.0)에 녹여 spectrophotometer와 agarose gel 전기영동을 통하여 50ng/μl 되게 희석한 후 -20°C 냉동고에 보관하면서 본 실험에 이용하였다.

3) RAPD-PCR에 의한 polymorphic random primer의 screening

PCR에 사용할 template DNA는 각 품종별 10두씩의 DNA를 같은 농도로 pooling 하여 사용하였으며, Random primers는 University of Columbia British (Canada)에서 상업적으로 판매하고 있는 길이가 10mer인 primer를 700개를 구입하여 본 연구에 활용하였다.

PCR 반응을 위해 1X reaction buffer(50mM KCl, 10mM Tris-Cl(pH 8.2), 1.5mM MgCl₂ 0.01% triton X-100;Sigma, 50ng genomic DNA, 50μM dNTP, 10 pmol의 10 base pair random oligonucleotide DNA primer, 그리고 1.0 unit의 Taq DNA polymerase를 넣고 최종 volume 을 25μl로 맞추었다. PCR은 94°C에서 5분간 predenaturation한 후, 94°C에서 30초, 40°C에서 1분, 72°C에서 2분간 50 cycles 수행

하고 마지막으로 72℃에서 10분을 extension을 실시하였다.

전기영동은 1.2%의 agarose gel에서 4volt/cm로 실시하였고 전기영동이 끝난 gel은 EtBr로 염색한 후 사진을 촬영하여 비교분석 하였다.

Polymorphic primer는 pooling한 DNA를 template DNA로 사용하여 RAPD-PCR을 실시하고 품종간 major band 양상에 차이를 보이는 primer를 품종별 개체별 분석을 위하여 선정하였다.

4) 품종간 다형성 분석

선정된 15개의 high polymorphic primers에 대하여 품종 당 40 개체씩을 이용하여 PCR 및 전기영동을 수행한 후 각 품종간 및 품종내 특이 band의 출현빈도에 의한 품종간 band-sharing coefficient를 계산하여 이를 근간으로 품종간 유전적 유사도를 추정하였다.

나. 연구결과 및 고찰

1) Polymorphic primers의 선정

Pooling한 DNA를 이용하여 700개의 random primer 중에서 1차로 39개의 polymorphic primer를 선정하였고 이들 primer들에 대하여 품종별 각각 20개체씩에 대하여 개체 분석을 실시하여 품종간 차이를 보이는 15개의 high polymorphic primer를 선정하였는데 그 결과는 Table 45에서 보는바와 같다.

Polymorphic primer별 생산된 단편의 수는 UBC056(5), UBC060(4), UBC138(7), UBC154(8), UBC162(3), UBC168(4), UBC186(4), UBC203(6), UBC252(3), UBC350(4), UBC352(8), UBC402(6), UBC429(5), UBC467(7), UBC600(7)로 15개의 random primer에 의해 총 81개의 단편이 생산되어 primer당 평균 5.4개의 단편이 생산되었다.

Table 45. List of polymorphic primers detected among breeds

NO	Random primers	Sequence	Number of major fragment
1	UBC056	TGC CCC GAG C	5
2	UBC060	TTG GCC GAG C	4
3	UBC138	GCT TCC CCT T	7
4	UBC154	TCC ATG CCG T	8
5	UBC162	AAC TTA CCG C	3
6	UBC168	CTA GAT GTG C	4
7	UBC186	GTG CGT CGC T	4
8	UBC203	CAC GGC GAG T	6
9	UBC252	CTG GTG ATG T	3
10	UBC350	TGA CGC GCT C	4
11	UBC352	CAC AAC GGG T	8
12	UBC402	CCC GCC GTT G	6
13	UBC429	AAA CCT GGA C	5
14	UBC467	AGC ACG GGC A	7
15	UBC600	GAA GAA CCG C	7

2) Polymorphic primers를 이용한 품종간 특성 분석

15개의 polymorphic primer들에 대하여 품종별 40두 총 200두에 대하여 다형성을 분석하여 품종간 차이를 보이는 특이 밴드의 출현빈도를 계산해 본 결과는 Table 46에서 보는 바와 같다.

UBC168 및 600 primer의 경우에는 재래돼지에서 각각 100 및 68%의 높은 빈도를 나타냈으나 다른 품종에서는 거의 나타나지 않거나 낮은 빈도의 밴드 출현율을 보인 반면, UBC162의 경우 재래돼지에서는 20%의 낮은 밴드 출현율을 보인 반면 듀록종과 랜드레이스종에서는 100%, 버크셔와 라지화이트종에서는 95%이상의 품종간 차이를 보이는 밴드의 출현율을 보였고, UBC203의 경우 재래돼지에서는 8%의 낮은 밴드 출현빈도를 보였고 듀록과 랜드레이스에서는 97%의 높은 출현빈도를 보였다. 한편 UBC252의 경우 재래돼지에서는 품종간 차이를 보이는 밴드가 전혀 나타나지 않았으나 다른 품종에서는 최소 78%이상의 높은 밴드 출현율을 보였다. 그외 다른 polymorphic primers에서도 품종간 특이밴드의 출현빈도는 많은 차이를 보였다(Fig. 7).

Table 46. Frequencies of specific bands detected in each primer and breeds

Random primers	Frequencies of a polymorphic band				
	B	D	K	L	LW
RP056	0.06	0.56	0.02	0.06	0.66
RP060	0.19	0.63	0.56	0.31	0.12
RP138	0.13	0.77	0.72	0.03	0.75
RP162	0.97	1.00	0.20	1.00	0.95
RP168	0.13	0.00	1.00	0.19	0.19
RP186	0.31	0.91	0.22	0.75	0.69
RP203	0.22	0.97	0.08	0.97	0.59
RP252	0.78	0.71	0.00	0.91	0.82
RP350	0.31	0.48	0.63	0.55	0.80
RP352	0.13	0.37	0.78	0.06	0.75
RP402	0.20	0.00	0.61	0.10	0.08
RP600	0.00	0.00	0.68	0.02	0.00

* B : Berksire, D ; Duroc, L : Landrace, K : Korean native pig, LW : Large white

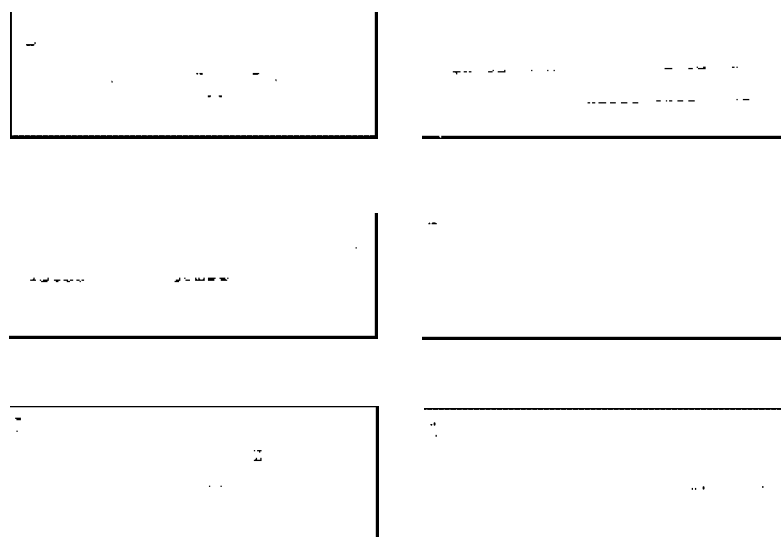


Fig. 7. Electrophoretic patterns of specific primers. The arrows indicate specific bands which were produced differently depend on breeds. B : Berkshire, D : Duroc, KNP : Korean native pig, L : Landrace, LW : Large White

3) 품종간 band-sharing coefficient의 산출

15개의 polymorphic primer에서 생산된 밴드들에 대해서 품종간 같이 가지고 있는 밴드 수를 계산하고 이것을 품종간 가지고 있는 총 밴드 수로 나누어 band-sharing coefficient를 계산하였다. Table 47에서 보는 것과 같이 재래돼지는 바크셔와는 67.30%, 듀록과는 62.20%, 라지화이트와는 58.75% 그리고 랜드레이스와는 43.50%의 밴드 공유결과를 보여 재래돼지는 바크셔와 유전적으로 다른 품종에 비하여 거리가 가까운 것으로 추정되었으며, 그 다음이 듀록, 라지화이트였고 랜드레이스와는 가장 먼 거리에 위치하고 있는 것으로 추정되었다.

Table 47. Band-sharing coefficient between breeds

	B	D	K	L	LW
B		64.52	67.30	59.20	61.12
D			62.20	60.40	68.71
K				43.54	58.75
L					59.13
Y					

* B : Berkshire, D ; Duroc, L : Landrace, K : Korean native pig, LW : Large white

4. 후보유전자의 다형성분석에 의한 품종간 유전특성분석

가. Leptin gene의 다형성 분석

1) 재료 및 방법

가) 공시재료

축산기술연구소(축산기술부, 종축개발부, 사천지소), 제주축산진흥원, 제주농업시험장, 종돈장 및 농가 등에서 보유중인 재래돼지, Berkshire, Duroc, Landrace, Large White, Berkshire종 등 5개 품종 각각 60두씩의 혈액채취하여 공시재료로 이용하였다.

나) Genomic DNA의 분리

혈액으로부터 genomic DNA 분리는 Wizard Genomic DNA Purification Kit(Promega Co. USA)를 이용하여 추출하였다. 돼지의 경정맥으로부터 추출한 혈

액 10ml을 0.5M EDTA(pH 8.0)가 1ml 첨가된 tube에 넣어 잘 혼합하여 응고되지 않도록 처리한 후 DNA를 추출하였다. 채취된 전혈 10ml에 30ml의 Cell lysis Solution을 첨가한 후 실온에서 10분간 적혈구를 용혈시켰다. 2000 ×g에서 10분간 원심분리하여 백혈구만을 모은 후 pellet을 잘 현탁시킨 후, 10ml의 Nuclei lysis Solution에 용해시켰다. 15분간 37°C 진탕배양기에서 RNase A(20μg/ml)처리를 한 뒤, 3.3ml의 Protein Precipitation Solution을 첨가하고 20초간 강하게 현탁시켰다. 2000×g에서 10분간 원심분리하여 정제하고 isopropanol로 DNA를 침전시킨 다음 70% ethanol로 세척후, 건조시킨 다음 약 500μl의 TE buffer(pH 8.0)에 녹여 spectrophotometer와 agarose gel 전기영동을 통하여 50ng/μl 되게 희석한 후 -20°C 냉동고에 보관하면서 본 실험에 이용하였다.

다) PCR primer 제작

PCR primer는 돼지 leptin 유전자 cDNA sequence(Robert et al., 1997, GeneBank accession no. AF026976)를 근거로 exon 3과 3'UTR에 해당하는 특정 영역을 증폭시키기 위하여 forward primer : 5'-ATC GAA TGA CCT GGA GAA CCT CCG-3', reverse primer : 5'-CCT GGA AAG GCT GGT GTT TTG C-3'를 제작하여 본 실험에 활용하였다.

라) PCR 및 전기영동

PCR반응을 위해 PCR reaction buffer(50mM KCl, 10mM Tris-Cl(pH 8.2), 1.5mM MgCl₂, 0.01% triton X-100; Sigma, 25ng genomic DNA, 200μM dNTPs, 각각 10 pmol의 forward와 reverse primer, 1.0 unit의 Taq DNA polymerase를 넣고 최종 volume 을 25μl로 맞추었다. PCR을 통한 leptin 유전자의 증폭을 위해서 94°C에서 5분간 predenaturation한 후, 94°C에서 30초, 67°C에서 1분간 35 cycles 실시하고 마지막으로 72°C에서 10분간 extension을 실시하였다. PCR 산물은 1% agarose gel 전기영동을 통하여 700bp의 산물을 확인한 후 다형성을 탐색하기 위하여 제한효소를 처리하였다.

마) 제한효소 처리 및 전기영동

다형성을 탐색하기 위하여 제한효소 *Hae*III, *Hha* I, *Msp* I, *Sau*3A I을 이용하였는데, PCR 산물 10μl를 각각의 제한효소를 첨가하여 37°C 항온수조에서 4시간 배양하였다. 제한효소로 처리한 PCR 산물을 5% polyacrylamide gel을 이용하여 7volt/

cm로 전기영동을 실시하였으며, 전기영동이 끝난 gel은 silver stain 방법으로 밴드를 가시화 시켰다.

바) 품종간 유전자형 분석

품종당 60두씩에 대하여 다형성을 분석하여 유전자형, 유전자 빈도 및 이형접합체 빈도를 계산하여 품종간 유전분석을 실시하였다.

2) 연구결과 및 고찰

가) Leptin 유전자의 PCR 및 다형성 탐색

돼지 leptin gene의 PCR 산물의 크기는 본 시험에서 제작한 primer를 이용하여 PCR을 수행한 결과 예상했던 700bp 크기의 산물을 얻을 수 있었다. PCR로 증폭한 leptin 유전자의 다형성 탐색을 위하여 PCR 산물에 대하여 4가지의 다른 제한효소를 이용하였는데, Table 48에서 보는 것과 같이 *Msp* I 을 제외한 다른 세 가지의 제한효소에서는 다형성이 발견되지 않았다.

Leptin 유전자 *Msp* I 의 다형성 검출은 지금까지 보고되지 않은 새로운 것으로 Fig. 8에서 보는 것과 같이 두 개의 allele이 발견되었는데 allele A로 명명된 것은 22, 105, 182 및 390 bp의 단편을 가지고 있는 반면, allele B는 22, 53, 105, 129 및 390 bp의 단편을 가지고 있었는데 이것은 C가 T로 치환됨으로 생긴 것을 cloning 및 sequencing한 결과 알 수 있었으며, 또한 이 부위는 아미노산으로 전사되지 않은 3'UTR임을 확인하였다.

Table 48. Detection of polymorphism within PCR product of porcine leptin gene

Restriction Enzyme	Restriction site	No. of fragments	Polymorphism
<i>Hae</i> III	G ↓ GCC	2	N*
<i>Hha</i> I	GCG ↓ C	6	N
<i>Msp</i> I	↓ CCGG	4,5	P**
<i>Sau</i> 3A I	↓ GATC	2	N

*N : No polymorphism, **P : Polymorphism

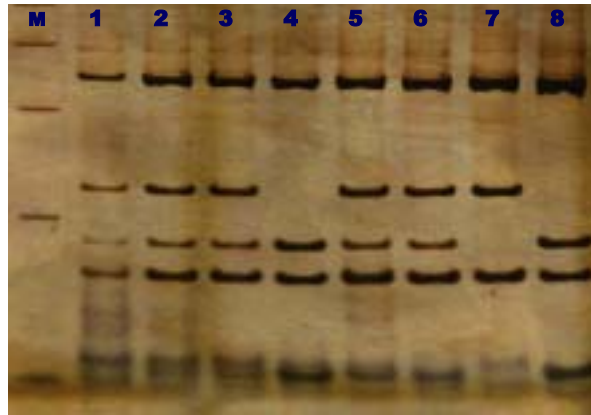


Figure. 8 *Msp* I digests of the porcine leptin gene

M : size marker(PCR marker), 1 - 3, 5, and 6 : AB, 4 and 8 : BB, 7 : AA

나) Leptin 유전자의 유전자형 및 유전자 빈도

Leptin 유전자의 *Msp* I 다형성에 대하여 품종당 60두씩 총 300두에 대하여 유전자형을 분석해 본 결과 A allele의 빈도는 재래돼지와 버크셔에서 각각 0.78과 0.47인 반면 듀록에서는 전혀 나타나지 않았으며 랜드레이스와 라지화이트에서는 각각 7과 4%의 아주 낮은 빈도를 보였다. 이 locus에서의 이형접합체의 비율이 재래돼지와 버크셔에서는 약 30%였으며 평균 15%를 보였는데, 듀록종에서는 모두 BB 유전자형만이 나타났다(Table 49).

Table 49. Frequencies of allele of porcine leptin gene

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		AA		AB		BB		A	B	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	60	37	0.62	19	0.32	4	0.06	0.78	0.22	0.32	0.349		
B	60	19	0.32	18	0.30	23	0.38	0.47	0.53	0.30	0.507		
D	60	0	0.00	0	0.00	60	1.00	0.00	1.00	0.00	0.000	1.116	0.327
L	60	0	0.00	8	0.13	52	0.87	0.07	0.93	0.13	0.132		
LW	60	0	0.00	4	0.07	56	0.93	0.03	0.97	0.07	0.060		
Mean	300	56	0.19	45	0.15	195	0.65	0.27	0.73	0.15	0.210		

* B : Berksire, D ; Duroc, L : Landrace, K : Korean native pig, LW : Large white,
Obs : observed heterozygosity, Exp : expected heterozygosity

다) 유전적 거리 추정

Leptin 유전자의 유전자형 빈도를 근거로 standard genetic distance와 Da genetic distance를 추정했다(Table 50). 그리고 Da genetic distance를 근거로 Neighbour-joining tree와 UPGMA tree 만들었다(Figure 9, 10). 재래돼지와 가장 가까운 품종은 버크셔 품종이었고 그 외 품종들은 비교적 먼 거리에 위치하고 있었다. 이와 같은 분석결과는 재래돼지와 버크셔 품종은 흑모색을 가지고 있고 등지방이 두꺼운 등의 표현형적 특성을 가지고 있는데 이 유전자가 이와 같은 표현형적 특성과 연관이 있는지 추후 연구해 볼 가치가 있는 것으로 판단된다.

Table 50. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.053	0.531	0.314	0.385
Bershire	0.159	-	0.272	0.117	0.164
Duroc	1.299	0.282	-	0.036	0.015
Landrace	1.065	0.219	0.002	-	0.004
Large white	1.200	0.255	0.000	-0.001	-

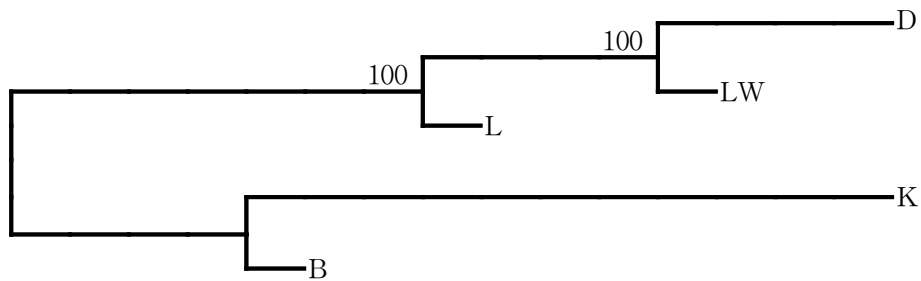


Figure 9. Neighbor-joining tree constructed using Da genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

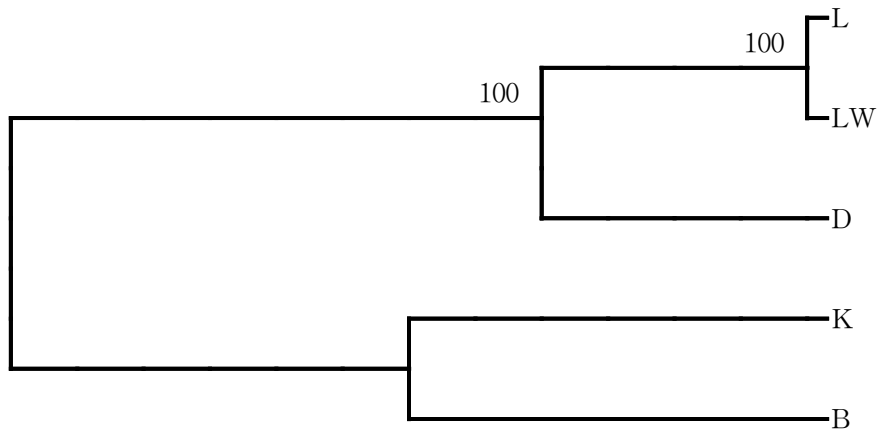


Figure 10. UPGMA tree, Da, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

나. Melanocortin 1 receptor(MC1R)의 다형성 분석

1) 재료 및 방법

가) 공시재료 및 genomic DNA의 분리

앞에서 기술한 내용과 동일함

나) PCR primer 제작

GenBank acc. no. AF0822487-AF0822490(Kijas, J. M. et al., 1998)를 근거하여 FW primer ; 5'-GAG GAG AAC GTG CTG GTG GTG g-3'와 RV primer ; 5'-GAC GAG GGC CAG AAA GAG GTT g-3'를 제작하여 사용하였다.

다) PCR 및 전기영동

PCR반응을 위해 PCR reaction buffer(50mM KCl, 10mM Tris-Cl(pH 8.2), 1.5mM MgCl₂, 0.01% triton X-100; Sigma, 50ng genomic DNA, 50μM dNTP(dATP는 5μM), 각각 20 pmol의 forward와 reverse primer, 1.0 unit의 Taq DNA polymerase를 넣고 최종 volume 을 50μl로 맞추었다.

라) PCR 수행

95°C에서 10분간 predenaturation한 후, 94°C에서 1분, 71°C에서 45초간 35 cycles 실시하고 마지막으로 71°C에서 5분간 extension을 실시하였다.

마) Polymorphic variation(다형성 변이)검출을 위한 PCR-RFLP 실험

PCR 산물 3μl를 1% agarose gel로 전기영동을 실시하여 PCR 산물의 증폭 유무 및 상태를 확인하고난 후 PCR 산물 10 μl를 제한 효소, *Rca* I과 *Acc* II으로 완전히 절단한 후 2% agarose gel에서 전기 영동 실시하고 EtBr로 염색한 후 사진을 촬영하고 다형성을 분석하였다.

2) 연구결과 및 고찰

가) MC1R의 PCR 및 다형성 탐색

본 시험에서 제작한 primer를 이용하여 PCR을 수행한 결과 예상했던 702bp 크기의 산물을 얻을 수 있었다. MC1R의 품종간 유전적 다형성을 알아보기 위하여 Kijas 등(1998)이 발표한 두가지 제한효소를 이용하여 분석한 결과 *Rca* I(T↓CATGA)을 사용했을 경우 두가지 allele이 있었는데 U는 PCR산물이 절단되지 않는 702bp를 보였

고 allele C는 505와 197bp 두 개의 단편을 보였다. 한편 *Acc* II(C↓GCG)으로 절단했을때는 allele U는 366, 285, 34, 17bp의 4개 단편을 가졌고, allele C는 285, 222, 144, 34, 15, 2bp의 6개의 단편을 가지고 있었다.

나) MC1R의 유전자형 및 유전자 빈도

돼지 5개 품종 287두에 대하여 MC1R의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 품종간 많은 차이를 보였다. *RcaI* locus에서 U allele이 99%인 듀록종을 제외하고 약 50% 정도를 보였다. 관찰된 이형접합체의 빈도는 듀록종이 2%로 가장 낮았으며 재래돼지도 14%로 비교적 낮은 빈도를 보였으나 바크셔, 랜드레이스 및 라지화이트종은 95%이상의 아주 높은 이형접합체 빈도를 보였다(Table 51). 한편 유전자형 빈도를 근거로 한 standard genetic distance와 Da genetic distance를 추정했다(Table 52). 그리고 Da genetic distance를 근거로 Neighbour-joining tree와 UPGMA tree를 만들어 본 결과 듀록종은 4개 품종과 다른 분지에 위치하는 형태로 나타났다(Fig 10, 11).

Table 51. Frequencies of *Rca* I alleles within MC1R

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		UU		UC		CC		U	C	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	59	27	0.46	8	0.14	24	0.40	0.53	0.47	0.14	0.507		
B	56	0	0.00	55	0.98	1	0.02	0.49	0.51	0.98	0.509		
D	57	56	0.98	1	0.02	0	0.00	0.99	0.01	0.02	0.020	-1.202	0.296
L	57	1	0.02	54	0.95	2	0.03	0.49	0.51	0.95	0.509		
LW	58	0	0.00	56	0.97	2	0.03	0.48	0.52	0.97	0.508		
Mean	287	85	0.29	118	0.61	26	0.10	0.60	0.40	0.61	0.411		

* B : Berkshire, D ; Duroc, L : Landrace, K : Korean native pig, LW : Large white,
 Obs : observed heterozygosity, Exp : expected heterozygosity

Table 52. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.001	0.207	0.001	0.001
Bershire	-0.015	-	0.232	0.000	0.000
Duroc	0.272	0.347	-	0.232	0.239
Landrace	-0.014	-0.018	0.347	-	0.000
Large white	-0.013	-0.018	0.368	-0.018	-

한편 *AccII* locus에서의 U allele의 빈도도 *RcaI*의 U allele과 똑같은 결과를 보였다 (Table 53; 54; Figure 12; 13). 이는 *RcaI* locus와 *AccII* locus가 완전히 연관되어 있음을 보여주는 결과이다. Kijas 등(1998)에 의하면 MC1R의 다형성이 모색과 관련이 있다고 보고한 것과 본 시험에서 분석한 결과와는 차이를 보였으며 본 시험의 결과는 모색과 완전히 연관되어 있는 결과는 보여주지 않았다. MC1R의 다형성이 모색과 관련이 있는지 아울러 멘델의 유전양식을 따르는지에 대해서는 집단을 조성하고 있는 F1과

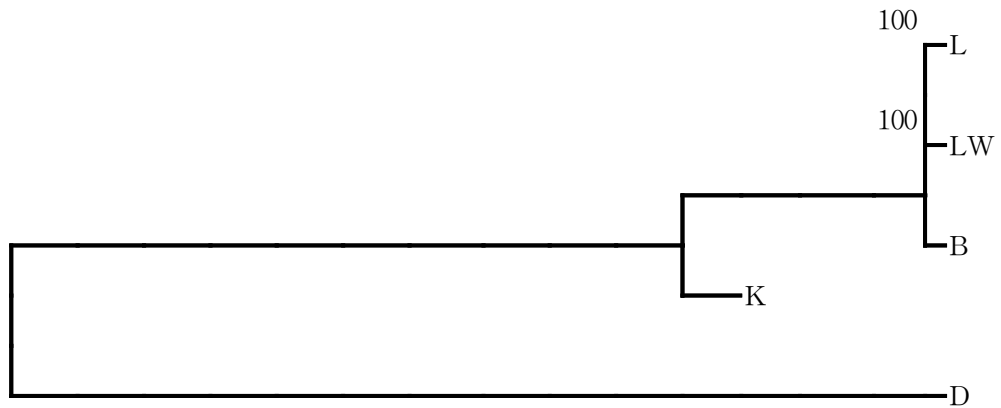


Figure 10. Neighbor-joining tree constructed using D_a genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

F2 개체들에 대하여 분석해 볼 필요성이 있을 것으로 판단된다. 만약 모색과 완전히 연관되어 있다면 재래돼지의 교잡상태를 파악해볼 수 있는 좋은 결과를 얻을 수 있을 것으로 생각된다.

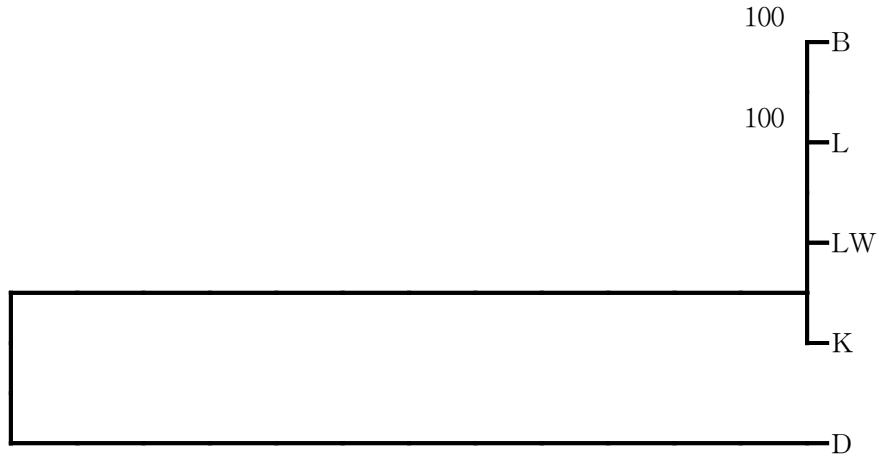


Figure 11. UPGMA tree, D_s , showing the genetic relationships among the porcine breeds.

Table 53. Frequencies of *AccII* alleles within MC1R

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		UU		UC		CC		U	C	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	59	28	0.47	8	0.14	23	0.39	0.54	0.46	0.14	0.505		
B	56	0	0.00	55	0.98	1	0.02	0.49	0.51	0.98	0.509		
D	57	56	0.98	1	0.02	0	0.00	0.99	0.01	0.02	0.020	-1.210	0.294
L	57	1	0.02	54	0.95	2	0.03	0.49	0.51	0.95	0.509		
LW	58	0	0.00	56	0.97	2	0.03	0.48	0.52	0.97	0.508		
Mean	287	85	0.296	118	0.606	26	0.098	0.60	0.40	0.606	0.410		

* B : Berkshire, D ; Duroc, L : Landrace, K : Korean native pig, LW : Large white,
 Obs : observed heterozygosity, Exp : expected heterozygosity

Table 54. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.001	0.201	0.001	0.001
Bershire	-0.013	-	0.232	0.000	0.000
Duroc	0.256	0.347	-	0.232	0.239
Landrace	-0.013	-0.018	0.347	-	0.000
Large white	-0.010	-0.018	0.368	-0.018	-

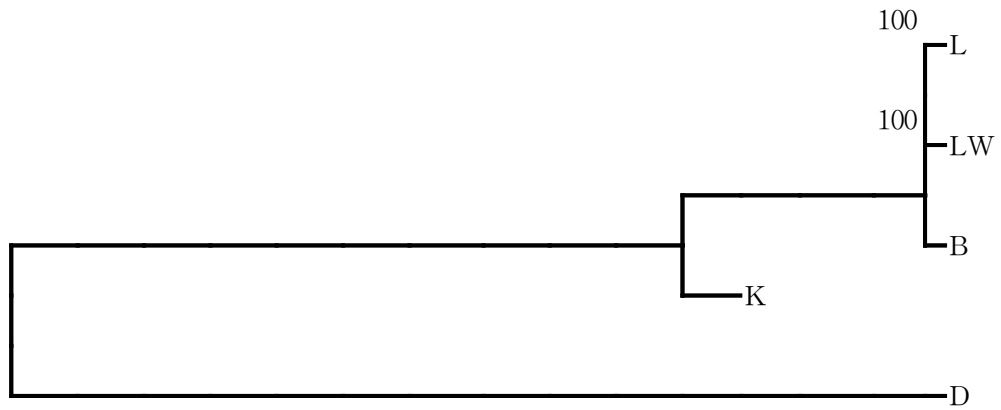


Figure 12. Neighbor-joining tree constructed using Da genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

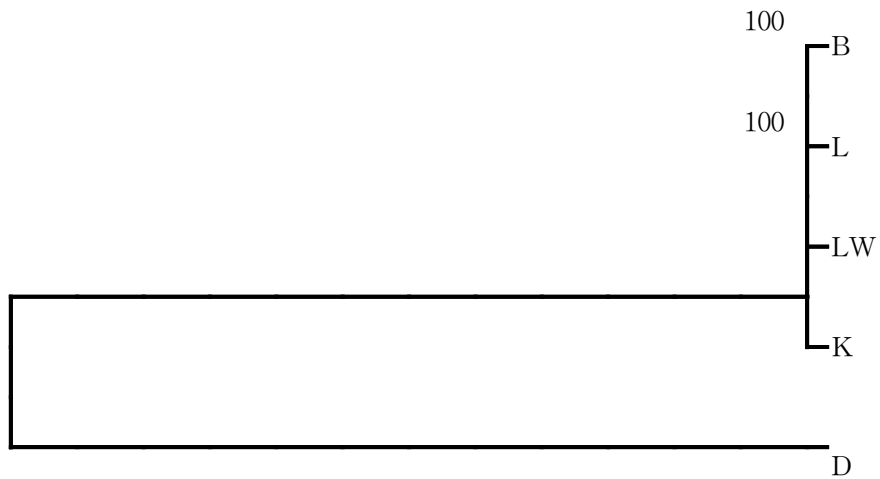


Figure 13. UPGMA tree, Ds, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

다. Heart fatty acid binding protein(hFABP) 유전자의 다형성 분석

1) 재료 및 방법

가) 공시재료 및 genomic DNA 분리

앞에서 기술한 내용과 동일함

나) PCR primer 제작

Primer는 Gerbens 등(1997)에 의하여 보고된 두 개의 polymorphic primer를 TaKaRa에 의뢰 제작하였는데, 하나는 hFABP#1으로 FW primer ; 5'-ATT GCT TCG GTG TTT GAG-3'와 RV primer ; 5'-TCA GGA ATG GGA GTT ATT GG-3', 다른 하나는 hFABP#2로 FW primer : 5'-GGA CCC AAG ATG CCT ACG CCG-3'과 RV primer : 5'-CTG CAT CTT TTG ACC AAG AGG-3'로 하였다.

다) PCR 및 전기영동

PCR반응을 위해 PCR reaction buffer(50mM KCl,10mM Tris-Cl(pH 8.2), 1.5mM MgCl₂ 0.01% triton X-100;Sigma, 50ng genomic DNA, 50μM dNTP(dATP는 5μM), 각각 20 pmol의 forward와 reverse primer, 1.0 unit의 Taq DNA polymerase를 넣고 최종 volume 을 50μl로 맞추었다.

라) PCR 수행

94℃에서 5분간 predenaturation한 후, 94℃에서 30초, 60℃에서 30초, 72℃에서 1분간 35 cycles 실시하고 마지막으로 72℃에서 5분간 extension을 실시하였다.

마) Polymorphic variation(다형성 변이)검출을 위한 PCR-RFLP 실험

PCR 산물 3μl를 1% agarose gel로 전기영동을 실시하여 PCR 산물의 증폭 유무 및 상태를 확인하고난 후 hFABP#1 primer로 생산한 PCR 산물은 Map I 으로 hFABP#2로 생산한 PCR산물은 Hinf I 으로 절단하였는데, PCR산물 10 μl를 제한 효소로 각각 절단한 후 2% agarose gel에서 전기 영동 실시하고 EtBr로 염색한 후 사진을 촬영하고 다형성을 분석하였다.

2) 연구결과

가) 돼지 hFABP 유전자의 다형성 탐색

본 시험에서 제작한 hFABP#1과 hFABP#2 primer에 의하여 만들어진 PCR 산물은 예상했던 850bp와 700bp 크기의 산물을 얻을 수 있었다. hFABP 유전자의 품종 간 유전적 다형성을 알아보기 위하여 Gerbens 등(1997)이 발표한 두 가지 제한효소를

이용하여 분석한 결과 hFABP#1 primer에서 증폭된 PCR 산물을 *Msp* I으로 절단한 경우 두가지 allele이 있었는데 A는 절단되지 않는 형태, 그리고 a는 PCR산물이 750과 100bp로 절단되는 형태였다. 한편 hFABP#2에 의해 증폭된 PCR 산물을 *Hinf* I으로 절단했을때는 하나의 allele은 256bp의 단편을 가진 반면 다른 하나는 이것이 197과 59로 절단된 단편을 가졌다. 이것도 A와 a로 명명하였다.

나) hFABP의 유전자형 및 유전자 빈도

돼지 5개 품종 300두와 296두에 대하여 hFABP의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 Table 55과 57에서 보는 것처럼 품종간 많은 차이를 보였다. *Msp*I locus에서 A allele의 빈도가 바크셔종 54%를 제외하고는 모두 0-8%로 아주 낮았고 관찰된 이형접합체도 바크셔종을 제외하고는 극히 낮았다. 이를 근거로 한 standard genetic distance와 Da genetic distance를 추정했다(Table 56). 그리고 Da genetic distance를 근거로 Neighbour-joining tree와 UPGMA tree를 만들었다 (Figure 14; 15).

한편 *Hinf*I locus에서는 A allele의 빈도가 재래돼지, 바크셔, 듀록, 랜드레이스 및 라지화이트가 각각 0.51, 0.16, 0.44, 0.08 및 0.33으로 나타나 같은 유전자의 *Msp*I locus와는 완전한 연관이 없는 것으로 나타났다. 관찰된 이형접합체 비율은 재래돼지에서 50%로 가장 높게 나타났고 랜드레이스종에서 12%로 가장 낮게 나타났다. 이를 근거로 한 standard genetic distance와 Da genetic distance를 추정했다(Table 58). 그리고 Da genetic distance를 근거로 Neighbour-joining tree와 UPGMA tree를 만든 결과 랜드레이스와 바크셔가 비교적 가까운 거리에 위치했고 재래돼지는 듀록과 가장 가까운 것으로 추정되었다(Figure 16; 17).

Table 55. Frequencies of *Msp* I alleles produced hFABP#1 primer

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		AA		Aa		aa		A	a	Obs	Exp		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	60	4	0.07	2	0.03	54	0.90	0.08	0.92	0.03	0.150		
B	60	18	0.30	28	0.47	14	0.23	0.54	0.46	0.47	0.505		
D	60	0	0.00	0	0.00	60	1.00	0.00	1.00	0.00	0.000	1.661	0.172
L	60	1	0.02	3	0.05	56	0.93	0.04	0.96	0.05	0.078		
LW	60	0	0.00	1	0.02	59	0.98	0.01	0.99	0.02	0.020		
Mean	300	23	0.08	34	0.11	243	0.81	0.13	0.87	0.114	0.151		

Table 56. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.142	0.041	0.004	0.017
Bershire	0.330	-	0.322	0.189	0.252
Duroc	0.002	0.425	-	0.020	0.005
Landrace	-0.001	0.377	0.000	-	0.005
Large white	0.001	0.413	0.000	0.000	-

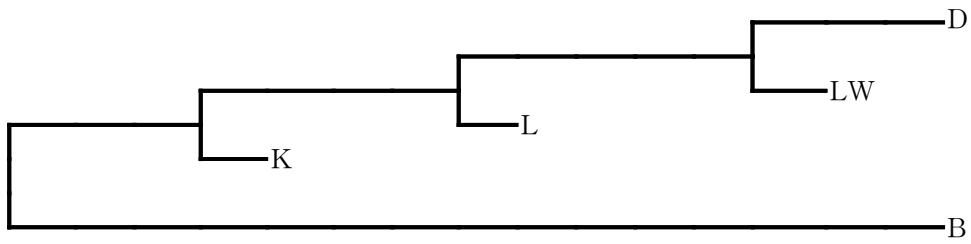


Figure 14. Neighbor-joining tree constructed using D_a genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

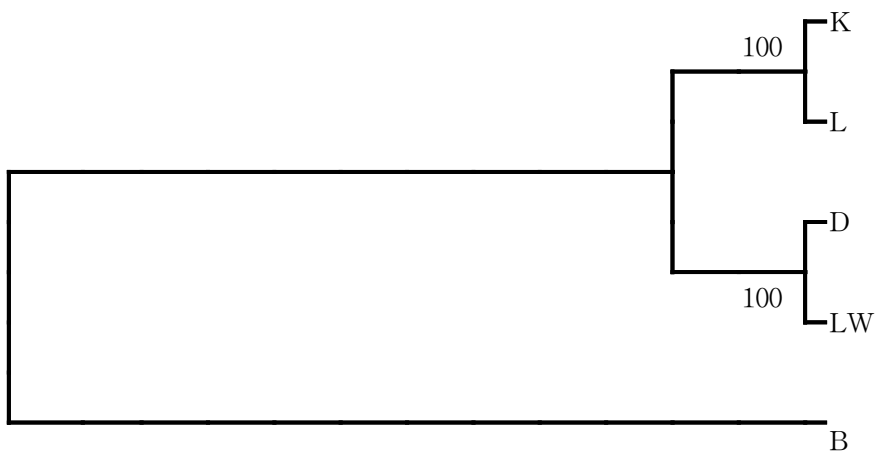


Figure 15. UPGMA tree, D_s , showing the genetic relationships among the porcine breeds.

Table 57. Frequencies of *Hinf*I allele produced hFABP#2 primer

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		AA		Aa		aa		A	a	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	58	15	0.26	29	0.50	14	0.24	0.51	0.49	0.50	0.509		
B	60	2	0.03	15	0.25	43	0.72	0.16	0.84	0.25	0.273		
D	60	13	0.22	27	0.45	20	0.33	0.44	0.56	0.45	0.501	2.561	0.063
L	60	1	0.02	7	0.12	52	0.86	0.08	0.92	0.12	0.150		
LW	58	6	0.10	26	0.45	26	0.45	0.33	0.67	0.45	0.450		
Mean	296	37	0.13	104	0.35	155	0.52	0.30	0.70	0.35	0.377		

Table 58. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.073	0.003	0.127	0.017
Bershire	0.192	-	0.049	0.008	0.020
Duroc	-0.007	0.107	-	0.095	0.006
Landrace	0.274	0.001	0.168	-	0.052
Large white	0.046	0.027	0.007	0.062	-

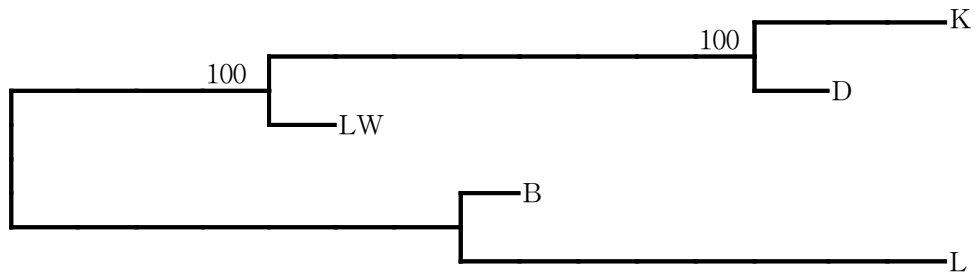


Figure 16. Neighbor-joining tree constructed using D_a genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

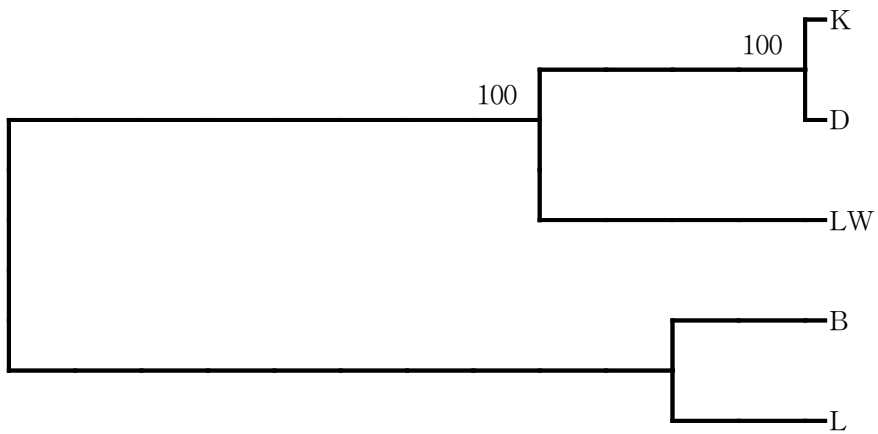


Figure 17. UPGMA tree, D_a , showing the genetic relationships among the porcine breeds.

라. Myogenin(MYOG) 유전자의 다형성 분석

1) 재료 및 방법

가) 공시재료 및 genomic DNA의 분리

앞에서 기술한 내용과 동일 함

나) PCR primer 제작

Internet의 GeneBank를 통해 돼지 myogenin 유전자의 염기서열(Accession No X89007)을 근거로 두 개의 primer를 의뢰 합성하였다. MYOG#1 primer는 FW : 5'-TTA GAG AGT CTC ATC TGA CTG-3', RV : 5'-TAC ACA CCT TAT CCC TCA GC-3'과 MYOG#2 primer는 FW : TGC CCA GTG AAT GCA GTT CC-3', RV : ATG GTT TCA TCT GGG AAG GC-3' 이다.

다) PCR 및 전기영동

PCR반응을 위해 PCR reaction buffer(50mM KCl, 10mM Tris-Cl(pH 8.2), 1.5mM MgCl₂, 0.01% triton X-100; Sigma, 50ng genomic DNA, 50μM dNTP(dATP는 5μM), 각각 20 pmol의 forward와 reverse primer, 1.0 unit의 Taq DNA polymerase를 넣고 최종 volume 을 25μl로 맞추었다.

라) PCR 수행

94°C에서 5분간 predenaturation한 후, 94°C에서 30초, 60°C에서 30초, 72°C에서 1분간 35 cycles 실시하고 마지막으로 72°C에서 5분간 extension을 실시하였다.

마) Polymorphic variation(다형성 변이)검출을 위한 PCR-RFLP 실험

PCR 산물 3μl를 1% agarose gel로 전기영동을 실시하여 PCR 산물의 증폭 유무 및 상태를 확인하고난 후 MYOG#1과 MYOG#2로 증폭된 PCR산물은 *Msp* I 으로 절단하였는데, PCR산물 10 μl를 제한 효소로 각각 절단한 후 2% agarose gel에서 전기 영동 실시하고 EtBr로 염색한 후 사진을 촬영하고 다형성을 분석하였다.

2) 연구결과 및 고찰

가) 돼지 MYOG 유전자의 다형성 탐색

본 시험에서 제작한 MYOG#1과 MYOG#2 primer에 의하여 만들어진 PCR 산물은

예상했던 781bp와 677bp 크기의 산물을 얻을 수 있었다. MYOG의 품종간 유전적 다형성을 알아보기 위하여 *Msp* I 분석을 실시한 결과 Soumillion 등(1997)이 발표한 것과 동일한 다형성을 확인할 수 있었다.

나) hFABP의 유전자형 및 유전자 빈도

돼지 5개 품종 300두와 296두에 대하여 hFABP의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 Table 59과 61에서 보는 것처럼 품종간 많은 차이를 보였다. MYOG#1 primer와 MYOG#2 primer에 의해 각각 증폭된 PCR 산물을 *Msp* I 으로 절단한 경우 각각 두 개의 alleles가 나타났는데, MYOG#1 primer에 의해 증폭된 산물의 PCR-RFLP에서는 A allele은 거의 나타나지 않았고 관찰된 이형접합체의 비율도 바크셔, 랜드레이스 및 라지화이트에서는 0%이었고 재래돼지에서 2%인 반명 듀룩에서는 23%로 나타났다. 이를 근거로 한 standard genetic distance와 Da genetic distance를 유전적 거리 추정하였고 또한 이를 근거로 Neighbor-joining tree와 UPGMA tree를 나타내었다(Table 60, 62; Figure 18-19).

Table 59. Frequencies of allele in MYOG gene primer#1.

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		AA		Aa		aa		A	a	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	60	0	0.00	1	0.02	59	0.98	0.01	0.99	0.02	0.020		
B	59	0	0.00	0	0.00	59	1.00	0.00	1.00	0.00	0.000		
D	60	4	0.07	14	0.23	42	0.70	0.18	0.82	0.23	0.300	1	0.374
L	59	0	0.00	0	0.00	59	1.00	0.00	1.00	0.00	0.000		
LW	58	0	0.00	0	0.00	58	1.00	0.00	1.00	0.00	0.000		
Mean	296	4	0.01	15	0.05	277	0.94	0.04	0.96	0.05	0.064		

Table 60. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.005	0.057	0.005	0.005
Bershire	0.000	-	0.095	0.000	0.000
Duroc	0.018	0.020	-	0.095	0.095
Landrace	0.000	0.000	0.020	-	0.000
Large white	0.000	0.000	0.020	0.000	-

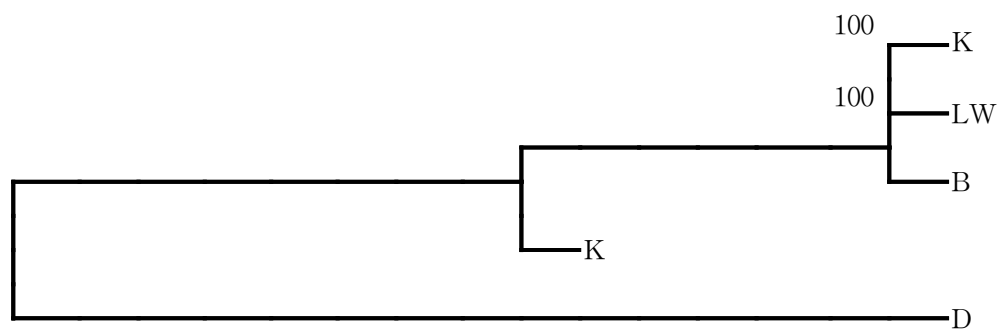


Figure 18. Neighbor-joining tree constructed using Da genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

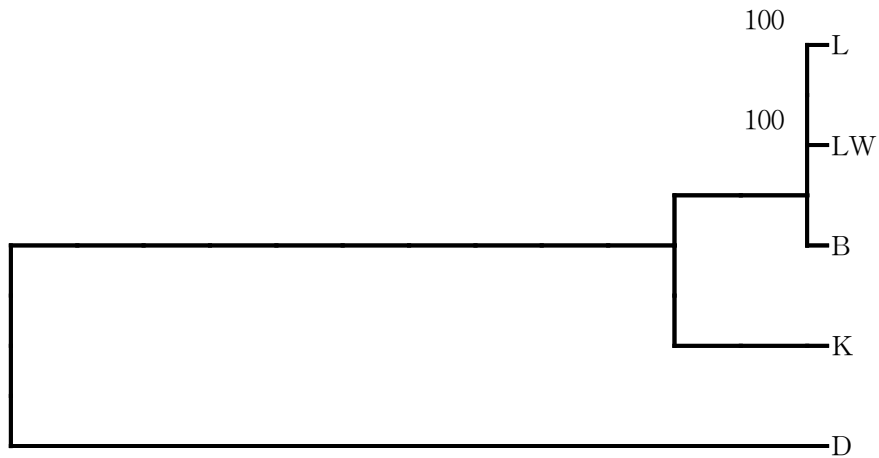


Figure 19. UPGMA tree, Da, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

Table 61. Frequencies of allele in MYOG gene primer#2.

Breeds	n	Genotype frequencies						Allele frequencies		Heterozygosity		t	p
		AA		Aa		aa		A	a	Obs.	Exp.		
		n	freq.	n	freq.	n	freq.						
K	60	0	0.00	2	0.03	58	0.97	0.02	0.98	0.03	0.040		
B	60	1	0.02	12	0.20	47	0.78	0.12	0.88	0.02	0.215		
D	60	19	0.32	39	0.65	2	0.03	0.64	0.36	0.65	0.469	0.294	0.784
L	60	10	0.17	22	0.37	28	0.46	0.35	0.65	0.37	0.463		
LW	59	5	0.08	27	0.46	27	0.46	0.31	0.69	0.46	0.435		
Mean	299	35	0.12	102	0.34	162	0.54	0.29	0.71	0.34	0.324		

그리고 MYOG#2 locus에서는 재래돼지와 마크셔종에서는 관찰된 이형접합체의 비율이 낮은 반면 랜드레이스와 라지화이트는 65%와 69%의 비교적 높은 비율을 보였다. 이 결과는 MYOG#1 locus와 일치하지 않는 것으로 완전한 연관성이 되어있지 않는 것으로 보인다. 한편 유전자형 빈도를 근거로한 standard genetic distance와

Da genetic distance를 추정하였으며(Table 60), 추정된 유전적 거리를 근거로하여 Neighbor -joining tree와 UPGMA tree를 만들어 Figure 20과 21에 나타내었다. 이 결과는 일반적인 예상과 마찬가지로 재래돼지가 바크셔종과 가깝게 위치하고 있는 것으로 나타났다.

Table 62. Matrix of standard genetic distance (Ds; lower triangle elements) and Da genetic distance (upper triangle elements) observed among the 5 porcine populations

	K	B	D	L	LW
Korean Native pig	-	0.022	0.293	0.118	0.099
Bershire	0.004	-	0.160	0.039	0.028
Duroc	0.669	0.495	-	0.043	0.056
Landrace	0.109	0.056	0.154	-	0.001
Large white	0.076	0.033	0.204	-0.011	-

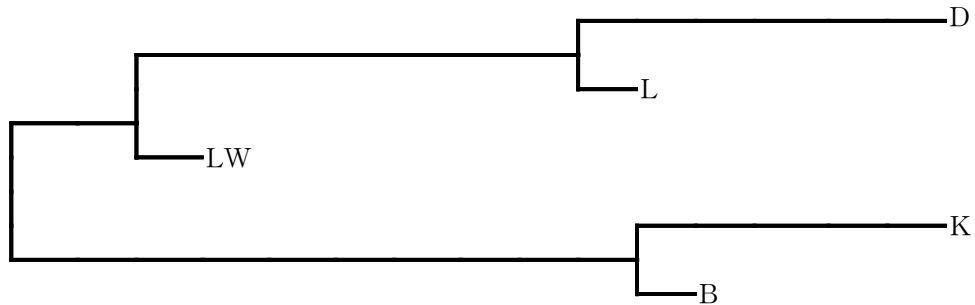


Figure 20. Neighbor-joining tree constructed using Da genetic distance matrix, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

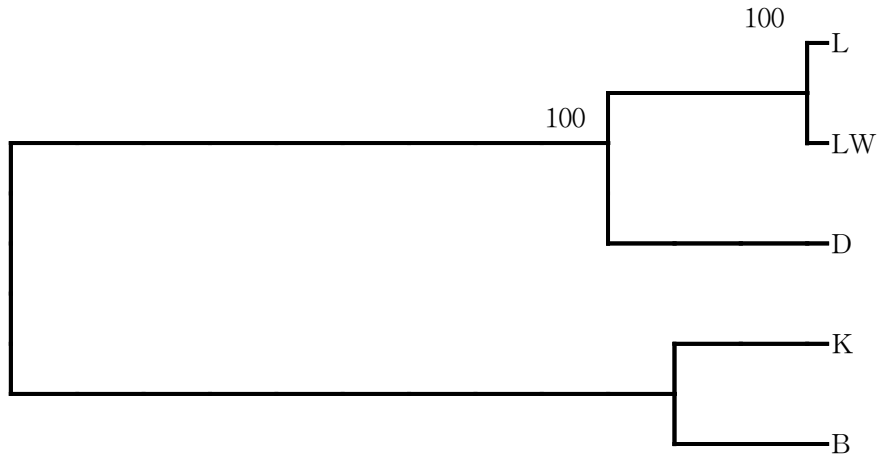


Figure 21. UPGMA tree, Da, showing the genetic relationships among the porcine breeds.

4. 적 요

가. 초위성체(microsatellites)를 이용한 기초집단의 유전특성 파악

분석된 18개의 microsatellites는 12개 염색체상에 분포되어있으며, 대립유전자의 총 수는 208개가 검출 되었으며 각 좌위별 대립유전자의 전체 평균은 11.6개로 선정된 각 microsatellites는 매우 다형적이었다.

각 microsatellite 좌위별 대립유전자 수는 적게는 6개(S0301, SW510)에서 많게는 17개(SW1695)까지의 범위였으며, 분석된 전체 개체들의 유전적 다양성을 나타내는 microsatellite 좌위별 이형접합체(expected total heterozygosity)는 0.646(SW510)에서 0.859(S0070, SW225)로 평균 0.799였고, 품종간 유전자 변이도(G_{st} ; coefficient of gene differentiation)는 0.199(SW874)에서 0.325(SW510)이 었으며 평균 0.246의 품종간 유전자 변이도를 보였다.

분석된 품종별 기대된 이형접합체(expected heterozygosity within-breed)와 표준 오차는 낮게는 0.495 ± 0.038 (한국재래돼지)에서 높게는 0.702 ± 0.027 (Landrace)의 분포를 보였다(Table 4). 전체 평균의 이형접합체는 0.615로 비교적 높은 편이었다. 관찰된 평균 대립유전자 수는 한국 재래돼지와 Wuzhisan pig에서 공히 3.50개로 가장 적었으며, 한국 멧돼지와 Landrace종에서 가장 많은 5.72개를 나타내었고, 평균 4.71개의 대립 유전자 수가 관찰되었다.

한국 재래돼지와 가장 가까운 유전적 거리를 보인 품종은 Min pig로서 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.367과 0.545로 추정되었다. 품종간 가장 가까운 유전적 거리를 나타낸 것은 Landrace종과 Large White 종으로 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.138과 0.222을 나타내었고 그 다음이 Berkshire와 Large White로 Da genetic distance와 standard genetic distance에서 각각 0.215와 0.336로 추정되었다. Da genetic distance와 standard genetic distance에 의해 추정된 한국 재래돼지와 유전적으로 가까운 품종은 Min pig, Landrace, Large White, 한국 멧돼지, Xiang pig, Wuzhisan pig 순으로 나타나 Min pig를 제외하고는 중국돼지가 서양품종들보다 더 먼 거리에 위치하고 있었다.

나. RAPD 분석에 의한 품종간 유전특성 분석

Pooling한 DNA를 이용하여 700개의 random primer 중에서 품종간 차이를 보이는 15개의 high polymorphic primer를 선정하였다. Polymorphic primer별 생산된 단편의 수는 UBC056(5), UBC060(4), UBC138(7), UBC154(8), UBC162(3), UBC168(4), UBC186(4), UBC203(6), UBC252(3), UBC350(4), UBC352(8), UBC402(6), UBC429(5), UBC467(7), UBC600(7)로 15개의 random primer에 의해 총 81개의 단편이 생산되어 primer당 평균 5.4개의 단편이 생산되었다.

UBC168 및 600 primer의 경우에는 재래돼지에서 각각 100 및 68%의 높은 빈도를 나타냈으나 다른 품종에서는 거의 나타나지 않거나 낮은 빈도의 밴드 출현율을 보인 반면, UBC162의 경우 재래돼지에서는 20%의 낮은 밴드 출현율을 보인 반면 듀록종과 랜드레이스종에서는 100%, 버크셔와 라지화이트종에서는 95%이상의 품종간 차이를 보이는 밴드의 출현율을 보였고, UBC203의 경우 재래돼지에서는 8%의 낮은 밴드 출현빈도를 보였고 듀록과 랜드레이스에서는 97%의 높은 출현빈도를 보였다. 한편 UBC252의 경우 재래돼지에서는 품종간 차이를 보이는 밴드가 전혀 나타나지 않았으나 다른 품종에서는 최소 78%이상의 높은 밴드 출현율을 보였다. 그외 다른 polymorphic primers에서도 품종간 특이밴드의 출현빈도는 많은 차이를 보였다.

15개의 polymorphic primer에서 생산된 밴드들에 대해서 품종간 같이 가지고 있는 밴드 수를 계산하고 이것을 품종간 가지고 있는 총 밴드 수로 나누어 band-sharing coefficient를 계산하였다. 한국재래돼지는 바크셔와는 67.30%, 듀록과는 62.20%, 라지화이트와는 58.75% 그리고 랜드레이스와는 43.50%의 밴드 공유결

과를 보여 재래돼지는 바크셔와 유전적으로 다른 품종에 비하여 거리가 가까운 것으로 추정되었으며, 그 다음이 듀록, 라지화이트였고 랜드레이스와는 가장 먼 거리에 위치하고 있는 것으로 추정되었다.

다. 후보유전자의 다형성 분석에 의한 품종간 유전특성 분석

1) Leptin gene의 다형성 분석

돼지 leptin gene의 3'-UTR에서 *Msp* I의 새로운 다형성을 검출하였으며 품종당 60두씩 총 300두에 대하여 유전자형을 분석해 본 결과 A allele의 빈도는 재래돼지와 바크셔에서 각각 0.78과 0.47인 반면 듀록에서는 전혀 나타나지 않았으며 랜드레이스와 라지화이트에서는 각각 7과 4%의 아주 낮은 빈도를 보였다. 이 locus에서의 이형접합체의 비율이 재래돼지와 바크셔에서는 약 30%였으며 평균 15%를 보였는데, 듀록중에서는 모두 BB 유전자형만이 나타났다. Leptin 유전자의 유전자형 빈도를 근거로 각 품종간 유전적 거리를 추정해 본 결과 재래돼지와 가장 가까운 품종은 바크셔 품종이었고 그 외 품종들은 비교적 먼 거리에 위치하고 있었다.

2) Melanocortin 1 receptor(MC1R)의 다형성 분석

돼지 5개 품종 287두에 대하여 MC1R의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 품종간 많은 차이를 보였다. *Rca*I locus에서 U allele이 99%인 듀록종을 제외하고 약 50% 정도를 보였다. 관찰된 이형접합체의 빈도는 듀록종이 2%로 가장 낮아왔으며 재래돼지도 14%로 비교적 낮은 빈도를 보였으나 바크셔, 랜드레이스 및 라지화이트종은 95%이상의 아주 높은 이형접합체 빈도를 보였다. 한편 유전자형 빈도를 근거로한 유전적 거리 추정결과 듀록종은 나머지 4개 품종과 상당한 유전적 거리에 위치하고 있는 것으로 추정되었다. 한편 *Acc*II locus에서의 U allele의 빈도도 *Rca*I의 U allele과 똑같은 결과를 보였다.

3) Heart fatty acid binding protein(hFABP) 유전자의 다형성 분석

돼지 5개 품종 300두와 296두에 대하여 hFABP의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 품종간 많은 차이를 보였다. *Msp*I locus에서 A allele의 빈도가 바크셔종 54%를 제외하고는 모두 0-8%로 아주 낮았고 관찰된 이형접합체도 바크셔종을 제외하고는 극히 낮았다. 이를 근거로한 유전적 거리를 추정해 본 결과 바크셔종은 다른 4개 품종과 아주 먼 거리에 위치하고 있는 것으로 나타났다. 한편 *Hinf*I locus에서는 A allele의 빈도가 재래돼지, 바크셔, 듀록, 랜드레이스 및 라지화이트가 각각 0.51,

0.16, 0.44, 0.08 및 0.33으로 나타나 같은 유전자의 *MspI* locus와는 완전한 연관이 없는 것으로 나타났다. 관찰된 이형접합체 비율은 재래돼지에서 50%로 가장 높게 나타났고 랜드레이스종에서 12%로 가장 낮게 나타났다. 이를 근거로한 유전적 거리 추정결과 랜드레이스와 바크셔가 비교적 가까운 거리에 위치했고 재래돼지는 듀룩과 가장 가까운 것으로 추정되었다.

4) Myogenin(MYOG) 유전자의 다형성 분석

돼지 5개 품종 300두와 296두에 대하여 hFABP의 2개 loci에 대하여 분석한 결과는 품종간 많은 차이를 보였다. MYOG#1 primer와 MYOG#2 primer에 의해 각각 증폭된 PCR 산물을 *Msp I* 으로 절단한 경우 각각 두 개의 alleles가 나타났는데, MYOG#1 primer에 의해 증폭된 산물의 PCR-RFLP에서는 A allele은 거의 나타나지 않았고 관찰된 이형접합체의 비율도 바크셔, 랜드레이스 및 라지화이트에서는 0%이었고 재래돼지에서 2%인 반명 듀룩에서는 23%로 나타났다. 그리고 MYOG#2 locus에서는 재래돼지와 바크셔종에서는 관찰된 이형접합체의 비율이 낮았는데 반면 랜드레이스와 라지화이트는 65%와 69%의 비교적 높은 비율을 보였다. 이 결과는 MYOG#1 locus와 일치하지 않는 것으로 완전한 연관이 되어있지 않는 것으로 보인다.

제 2 절 집단유전적 특성 및 유전자형 분석 연구

1. 서 론

가축육종의 목적은 가축의 유전적 소질을 개선하여 생산능력을 개량하는 것을 뜻하며, 초기에는 가축의 모색이나 형태적 특성과 같은 질적형질에 대한 선발과 교배체계를 이용한 품종 개량이 이루어졌다. 20세기 초 집단유전학이라고도 불리는 통계유전학이 발달하고 이를 토대로 집단내의 유전적 변이현상을 통계학으로 분석하는 생물통계학이 성립되었다. 1940년대 이후 미국의 J. A. Lush(오 등, 1996)에 의해 집단유전학을 응용한 양적형질의 유전에 있어 육종가 추정과 선발효과의 추정 및 선발지수 개발 등 가축 육종학에서의 응용범위가 넓어졌다. 그러나 통계적 방법에 의한 가축의 육종은 선발과정에 있어서 막대한 시간과 비용이 소요될 뿐만 아니라, 번식형질과 같이 유전력이 낮은 형질이나 한성형질의 경우 선발의 정확도가 떨어지는 등 그 효과가 제한적일 수밖에 없었다(Maciejowski 등, 1982; Haley, 1994; Harris, 1998).

최근에 가축 육종분야에도 분자유전학적 기법이 도입되어 계놈상의 염기서열 다형성(polymorphism)에 근거한 유전적 표지인자(marker)를 이용한 가축의 경제형질의 개량이 시도되고 있고, 또한 양적형질(quantitative trait)에 대한 분자유전학적 해석이 가능해지고 있다(Jacob 등, 1991; Conlon 등, 1999). 양적형질이란 가축의 산유량, 증체량, 번식성 및 질병저항성과 같이 모든 개체에서 발현되나 발현양상의 높고 낮음이 분명하게 구별되기 어려운 형질들로 여러 개의 유전자가 복합적으로 하나의 형질에 작용하게 된다. 양적 형질과 관련이 있는 유전자들의 염색체상의 위치가 양적형질 유전자좌위(Quantitative Trait Loci; QTL)라고 밝혀지고(Andersson 등, 1994; Rathje 등, 1997; Jeon 등, 1999) 이를 찾기 위한 노력이 활발하게 이루어지고 있다. QTL은 여러 개의 유전자 각각의 작용과 유전자간의 상호작용, 그리고 유전자와 환경간의 상호작용에 따라 어떤 양적형질이 결정지어지는 염색체상의 한 부분으로 기존의 종축 선발의 효과를 높일 수 있는 표지인자를 이용한 선발(marker-assisted selection; MAS)에 응용된다(Soller, 1994).

특정 표현형을 결정짓는데 영향을 미치는 유전자의 염색체 상의 위치를 찾기 위한 연구에는 유전자지도 작성(gene mapping)이 필수적으로 사용된다. 최초로 발표된 유전자지도는 과실 초파리의 X-염색체(Sturtevant, 1913)에서였으며 그 이후 유전자지도 작성 기술은 매우 많은 발전을 하였다. 유전자지도는 작성방법에 따라 유

전적 연관지도(genetic linkage map)와 물리적 지도(physical map) 그리고 비교유전자지도(comparative map)로 나눌 수 있다. 유전자간의 연관 정도를 분석해 작성하는 유전적 연관 지도는 한 염색체 상에 존재하는 두 유전자간의 거리에 따라 교배로 인한 감수분열시 서로 독립적으로 혹은 의존적으로 교차, 분리되어지는 빈도에 의해 결정된다. 물리적 지도는 DNA 절편의 염색체 상에서의 절대적 위치를 결정하는 것으로 *in situ* hybridization, somatic cell hybrid 혹은 radiation hybrids 방법이 이용된다. 이런 방법으로 작성된 여러 종에서의 유전자지도를 서로 비교 분석함으로써 그 유전자의 지도상의 위치를 파악하여 작성하는 것이 비교 유전자지도이다.

유전적 연관지도 작성을 위해서는 여러 가지의 표지인자(marker)가 필요하다. 개체간의 DNA상 차이를 관찰하기 위한 가장 최초의 방법으로는 RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism)가 개발되었고 이는 제한효소 인지부위의 존재여부 차이에 따라 다양한 크기로 절단된 단편들을 겔상에서 관찰하는 방법이다. 다른 방법으로는 임의의 염기서열을 가지고 있는 PCR primer를 이용하여 개체간의 증폭부위의 차이를 이용하는 RAPD(Random Amplified Polymorphism DNAs)(Williams 등, 1990)와 가축에서는 최근 소개된 기법으로 SSCP(Single Strand Conformation Polymorphisms) (Orita 등, 1989)가 있다. SSCP는 RFLP의 단점을 보완하기 위해 개발되었는데 DNA의 특정부위를 PCR을 통해 증폭하고 변형시킨 후 단일가닥으로 분리하여 Polyacryl- amide에 전기영동 시키면 단일가닥의 염기서열 차이에 따라 입체구조에 차이가 생겨 전기영동 시 이동속도에 차이를 보이게 된다. 이러한 차이를 통해 DNA 염기서열의 차이가 존재함을 최종적으로 확인하게 된다. AFLP(Amplified Fragment Length Polymorphism)는 Vos 등(1995)에 의해 발전된 새로운 DNA 지문 기술로 genomic DNA 전체를 제한효소로 처리하여 잘린 절편들을 선별적으로 증폭하는 것이 기본방법이다. 이외 SNP(Single Nucleotide Polymorphism)가 사용되고 있다. 미세위성체(Minisatellite, Jeffreys 등, 1985)와 초위성체(Microsatellite, Rassmann 등, 1991)는 염색체상의 주 구조와 다른 위성체 구조에서의 반복서열로, 염색체 재조합과정에 관여하고 유전적으로 불안정한 구조를 가지며 개체간에 많은 차이를 나타내는 것으로 알려져 있다. 초위성체는 단순서열(Simple Sequence, Tautz, 1989)이라고도 하며 포유류를 비롯한 진핵생물의 게놈상에 존재하는 반복적인 DNA 염기서열(Britten과 Kohne, 1968)을 말한다. 미세위성체가 9~64bp의 핵심서열(core sequence)반복으로 1kb 내외의 크기를 갖고 염색체상의 중심체나 말단부위에 주로 위치하는 것에 반해, 초위성체는 1~6bp 반복단위가 반복되어 200bp 내외의 크기이며, 게놈전체에 걸쳐 분포하고, 풍부히 존재하여 고도의 다형성을 나타낸다(Litt와

Luty, 1989; Tautz, 1989; Weber와 May, 1989; Steel과 Georges, 1991; Georges 등, 1991). 따라서, 혈연관계가 가까운 가계나 계통간에도 높은 수준의 이형접합성을 보이므로 가계내 연관 분석에 매우 효과적으로 이용할 수 있어 동물의 유전적 연관지도 작성에 유용한 표지인자로 평가된다(Barendse 등, 1994; Bishop 등, 1994; Georges 등, 1995; Ma 등, 1996). 대부분의 척추동물은 10,000~100,000개 정도의 초위성체가 존재할 것으로 추정되고 있으며(Litt와 Luty, 1989; Love 등, 1990; Tautz와 Renz, 1984), 가축의 경우 대부분 GT/CA의 2bp의 반복배열을 이루는 수천 종류의 초위성체 좌위가 보고되었다. 이처럼 초위성체는 양적으로 풍부하고 개체의 유전자형을 파악할 수 있으며(codominant), 높은 다형성을 가지고 있어 PCR 기술을 이용하여 손쉽게 분석할 수 있다(Dodgson 등, 1997).

가축에서의 유전자지도 작성은 소, 돼지, 닭 및 양 등이 주로 연구되고 있고, 소의 유전자지도 작성을 위한 국제 공동연구는 유럽의 BovMap 프로젝트에 미국과 호주, 아프리카, 이스라엘 등이 참여한 가운데 진행중이며 미국의 농무성산하 연구기관에서도 독자적으로 진행하고 있다. 이 두 곳의 결과로 표지인자의 개발은 기하급수적으로 늘어나고 있고, 최근에 개발된 소의 초위성체의 수가 약 1,250개로 알려져 있다(박, 2001). 소의 물리적 지도는 somatic cell hybrid 기법에 의해 비교적 오래 전부터 작성되어 왔으며, FISH(Fluorescent *in situ* hybridization) 기법과 더불어 400개 이상의 표지들이 개발되어 염색체상의 위치가 결정되었다(Womack와 Kata, 1995).

닭은 1991년부터 미국과 유럽을 중심으로 여러 과학자들이 유전자지도 작성을 위해 공동 연구를 수행하고 있다. 미국과 영국에는 각각 조성된 퇴교배 집단과 이외에 여러 형질을 대상으로 하는 교배집단이 존재하고, 이러한 기준 집단에 대해 유전적 연관 지도가 작성되고 있다. 연관군에 속한 표지인자는 *in situ* hybridization에 의해 해당 염색체의 위치를 결정해 물리적 지도가 작성되었다. 그러나 닭의 염색체는 39쌍이나 되고 30개의 미세염색체(microchromosome)를 포함하고 있기 때문에 물리적 지도작성의 속도가 다른 가축에 비하여 느리다. 이에 국제적으로 핵형에 대한 표준화가 진행되고 있다.

돼지의 유전자지도 작성 프로젝트(PiGMaP project)는 유럽에서 처음 시작되어 현재 18곳의 유럽 연구소와 미국, 일본 그리고 호주의 7개 연구소가 공동으로 참여하고 있다. 미국에서는 USDA(United States Department of Agriculture)에서 대단위 규모의 유전자 지도작성 프로젝트를 실시하고 있다. 1989년에는 단지 50개의 유전자와 표지인자들에 대한 지도가 작성되었으나 PiGMaP consortium

map(Archibald 등, 1995)과 USDA gene map(Rohrer 등, 1994)과 같은 협동 연구가들에 의해 현재는 약 1,800개의 marker를 확보하여 돼지의 유전자 연관지도를 작성하고 있다(Archibald, 1994; Marklund 등, 1996; Rohrer 등, 1996). 돼지는 114일의 비교적 짧은 임신기간을 가지며, 한번에 열 마리 혹은 그 이상의 많은 산자수를 가지고 있고, 1년에 2번 임신이 가능하다. 또한 유전적으로 다양한 품종으로 고도의 정보를 제공하는 집단과 기준가계의 조성에 활용될 수 있어 유전자 지도 작성을 위한 기준집단조성이 용이하다. 더욱이, 소($2n=60$), 산양($2n=54$), 양($2n=60$), 개($2n=78$), 말($2n=64$) 그리고 닭($2n=78$)과 같은 다른 가축에 비해 비교적 적은 수($2n=38$)의 염색체(SSC, *Sus Scrofa* Chromosome)를 가지고 있으며, 염색체의 관찰 분리가 용이하다는 장점을 가지고 있다.

최근에는 QTL 탐색을 통하여 경제적으로 중요한 경제형질에 대한 연관 DNA marker를 확인하는 연구도 활발하게 진행되고 있다(Nielsen 등, 1996). 가장 첫 번째의 QTL은 성장형질과 등지방 두께에 대해 염색체 4번에서 발견되었으며 유럽 멧돼지와 Large white 품종을 이용한 기준집단(reference family)을 조성하여 확인되었다(Andersson 등, 1994). 도체형질에 관한 QTL 연구는 Rohrer와 Keele(1998a, 1998b)에 의해 여러 염색체에서 보고되었고, Malek 등(2001)은 도체무게에 영향을 주는 QTL을 보고하였다. 육질에 영향을 미치는 중요한 유전자 중 물태지(Pale Soft Exudative, PSE) 돈육의 원인이 되는 ryanodine receptor 유전자(RYR)(Eikelenboom과 Minkema, 1974; Smith와 Bampton, 1977; Webb, 1981; Christian과 Mabry, 1989; Fujii 등, 1991)가 6번 염색체에 있는 것으로 밝혀지고, Andersson-Eklund 등(1998)은 F2 세대의 191마리에서 234개의 표지인자를 이용하여 육질에 관한 가장 완벽한 QTL 지도를 작성하였다. Moser 등(1997)은 육질에 관한 추가적인 QTL을 보고하였고, 최근에는 Malek 등(2001)이 육질에 관한 유의적 QTL을 보고하였다. 또한 De Koning 등(2001)은 게놈전체 수준에서 육색에 관한 3개의 유의적 QTL과 26개의 암시적인 QTL을 발견하였다.

질병저항성 또는 면역반응에 관여하는 QTL의 발굴은 상당히 제한적이어서 단지 몇몇 연구자들에 의해 면역반응에 관한 활발한 연구를 진행되고 있으며, 면역능력에 관련된 QTL이 일부 발견되었다. 스트레스와 면역반응에 관련이 있는 Cortisol에 대한 QTL은 7번 염색체 말단에 있는 것으로 밝혀졌다(Milan 등, 1998). 질병저항성과 면역반응에 관한 연구는 QTL 발굴 보다 후보유전자 분석에서 더 많이 진척되었다.

상업돈군에 영향을 주는 성장율, 육질 및 질병저항성과 같은 여러 가지 경제형질 중 번식형질에 대한 정보는 상당히 제한적이다. 번식형질에 관한 정보를 얻기 위해

서는 많은 기간과 어려움, 그리고 많은 가계의 필요성 때문에 번식형질에 대한 QTL의 탐색 정보는 다른 경제형질의 QTL 정보보다 제한적일 수밖에 없었다. Wilkie 등(1996)은 Meishan과 Yorkshire 교배집단을 이용하여 난소길이와 배란율에 대한 QTL을 염색체 8번, 복당산자수에 관여하는 QTL을 염색체 6번, 그리고 자궁길이에 대한 QTL을 염색체 8번에 존재하는 것으로 보고하였다. 또한 Rohrer와 Keele(1998a)는 성성숙 시기와 배란율 및 자궁능력에 영향을 미치는 유전자가 존재할 가능성이 높은 염색체상의 영역을 보고하였다. 배란율에 주로 관여하는 QTL은 8번 염색체에서 발견되었으며, 또한 암시적인 QTL이 3번과 10번 염색체에서 발견되었고, 9번과 10번 염색체에서도 상가적인 영향을 미치는 QTL이 발견되었다. Rathje 등(1997)이 보고한 바에 의하면 배란이 3.07개 증가하는 QTL 좌위가 8번 염색체에 존재한다고 하였으나 Wilkie 등(1996)의 결과와는 다소 차이가 있다. 프랑스의 Milan 등(1998)의 실험에 의하면 산자수 1두를 증가시키는 QTL은 Rathje 등(1997)의 결과와 마찬가지로 8번 염색체에서 발견되었다. 8번 염색체에 존재하는 다배란에 관련된 QTL은 상당히 흥미로운 사실이며 이는 면양의 Booroola 유전자와도 같은 지역에 위치한다. Short 등(1997)은 상업돈군에서 이 유전자가 산자수에 효과가 있는 것으로 밝혀냈다. 이 밖에도 몇 개의 제한된 염색체에서 번식형질과 관련된 QTL 확인이 이루어지고 있는데, 4번, 6번(Wilkie 등, 1996), 7번(Wilkie 등, 1996; Milan 등, 1998) 그리고 4번, 13번, 15번 염색체(Rathje 등, 1997)에서 주로 연구중에 있다.

번식형질 중 유두수는 어미돼지가 포유 시킬 수 있는 한배새끼 돼지의 수와 밀접한 관계를 가지고 있어 암돼지의 포유능력(Mothering ability)을 평가할 수 있는 중요형질이기에 때문에 양돈사업에서의 전통적 선발요소로 응용되어져 왔다(Pumfrey 등, 1980). 특히, 복당산자수보다 유두수가 적을 때 막대한 영향을 미치며 일반적으로 이유자돈의 수가 유두수보다 많은 경우는 극히 드물다(Skjervold, 1963). Smith 등(1986)은 유두수와 성장률, 사료효율과 등지방두께간의 유전적인 상관관계가 있다고 보고하였다. 그럼에도 불구하고 여러 번식형질 중에서 유두수에 대한 유전정보는 상당히 제한적이었다. 유두수에 대한 유전정보가 다른 번식형질에 비해 제한적인 것은 품종간이나 개체간의 차이는 보이나 환경적 영향을 덜 받고 유전적 변이가 크게 일어나지 않기 때문이기도 하다. Haley 등(1995)은 순종 Meishan 종에서 약 17개의 유두수를 조사하였고, Large White 종에서는 약 14개 유두수를 보고한 바 있다(Clayton 등, 1981; Haley 등, 1995). Wada 등(2000)은 3번 염색체에서 유두수에 영향을 주는 것으로 추정되는 QTL을 보고하였고, Rohrer(2000)는 염색체 1번, 3번 및

10번에서 유두수에 대한 두 개의 암시적 QTL과 한 개의 유의적인 QTL을 밝혀냈다. 가장 최근에는 Hirooka 등(2001)이 whole-genome scan을 이용해 유두수에 영향을 미치는 매우 유의적인 경향의 QTL을 염색체 2번, 10번 및 12번에서 보고하였다. 또한 Cassidy 등(2001)은 유의적 수준이 5%일 경우 염색체 8번과 11번에서 QTL이 나타나고, 유의적 수준이 10%일 경우에는 염색체 1번과 6번 및 7번에서 유두수에 영향을 주는 QTL이 발견되었다고 보고하였다.

재래돼지의 특징은 모색이 흑색이고 체구는 작으나 허리와 배가 아래로 처지고 전구의 발달이 불량하다. 산자수는 평균 5~8두 정도로 적고, 발육은 저조하나, 체질이 강건하여 질병에 대한 저항력이 개량종에 비해 강한 편이며 환경변화에 대한 적응력이 좋다. 그러나 국내에서 재래돼지의 유두수에 관한 정보는 조사된 바 없다. Landrace의 특징으로는 모색은 백색이며 귀는 앞으로 늘어져 있고 얼굴과 코는 직선이며 허리는 길고 몸은 유선형이다. 산자수가 평균 10~13두 정도이고, 정상적인 경우 유두수는 12개 정도이다. 피부가 얇아서 피부병에 걸리기 쉬우며, 다리가 짧고 사지나 비절이 약하여 바깥쪽으로 구부러지는 경우가 많다.

본 연구는 유전적 특징과 배경이 현격히 다른 재래돼지와 Landrace의 교배를 통해 조성된 기준집단의 F2 세대에 초위성체(Microsatellite) 표지인자를 이용하여 유두수에 영향을 미치는 QTL의 위치를 추정함으로써 돼지개량의 기초자료로 활용하고자 수행하였다.

2. 재료 및 방법

가. 기준 집단 조성(Reference family)

실험에 공시된 기준집단은 축산기술연구소에서 한국 재래돼지에 대한 유전자 지도작성을 위하여 재래돼지에 Landrace를 교배하여 조성한 집단을 이용하여 유두수를 조사하였다.

기준집단의 조성은 5두의 재래돼지 수컷과 10두의 Landrace 암컷을 임의적으로 선발, 교잡하여 F1을 생산하고, F1에서 임의적으로 선발된 1두의 수컷과 같은 배에서 출생한 2두 혹은 그 이상의 암컷들과 전형매 교배시켰다. 10두의 수컷과 36두의 암컷을 이용하여 240두의 F2를 생산하였다. 생산된 F2 중 192두의 유두수를 12주령에 기록하여 실험에 공시하였다.

나. Genomic DNA 분리 및 농도측정

Genomic DNA는 F2 183두의 기준집단으로부터 0.5M EDTA(pH 8.0)가 1ml 첨가된 tube에 전혈 10ml을 채취한 후 Wizard genomic DNA purification kit(Promega Co. USA)를 이용하여 추출하였다. 채취된 전혈 10ml에 30ml의 Cell lysis Solution을 첨가한 후 실온에서 10분간 적혈구를 용혈시킨다. 2000×g에서 10분간 원심분리하여 백혈구만을 모은 후 pellet을 잘 현탁시킨 후, 10ml의 Nuclei lysis Solution에 용해시킨다. 15분간 37°C 진탕배양기에서 RNase A(20μg/ml)처리를 한 뒤, 3.3ml의 Protein Precipitation Solution을 첨가하고 20초간 강하게 현탁시킨다. 2000×g에서 10분간 원심분리하여 정제하고 isopropanol로 DNA를 침전시킨 다음 70% ethanol로 세정 후, 건조시킨 다음 TE buffer(pH 8.0)에 녹였다.

DNA 정량분석은 spectrophotometer(Pharmacia Biotech, England)를 이용하여 260nm ~280nm 흡광도에서 OD260 : OD280 의 비가 1.5~ 1.8이 되는가 측정하였고, 0.7% agrose gel에 전기영동하여 DNA의 상태와 농도를 측정한 후, DNA의 최종농도가 50ng/μl이 되게 희석하였으며, 분석에 이용 할 때까지 4°C의 cold chamber에 보관하였다.

다. 초위성체 표지인자 선정

1) 돼지 상염색체에 대한 연관지도

Table 61에서와 같이 초위성체 표지인자들은 U. S. Pig Genome Coordination Program(Coordinator; Max F. Rothschild) 에서 제공한 표지인자를 이용하였다.

본 연구에 이용되어진 132개의 초위성체 표지인자는 USDA-MARC (<http://sol.marc.usda.gov>)에서 공식적으로 제공한 allele의 수, allele의 최소~최대 크기 범위, 염색체 번호와 합성 시 표지(labeling)된 형광물질의 종류와 reference에 대해 나타내고 있다. 연구된 사용된 표지인자간의 간격은 가능한 20cM (centimorgan)이 넘지 않도록 하였으며, USDA- MARC map(Rohrer, 1996)에서의 평균 표지인자 간격은 거의 19cM이었다.

2) 돼지 염색체 6, 7, 8번에 대한 미세 연관지도 작성

염색체 6번, 7번 과 8번에 대해서는 U. S. Pig Genome Coordination Program (Coordinator; Max F. Rothschild) 에서 제공한 표지인자를 이용하여 약 마커간 간격이 3-5cM이 되도록 세부적인 연관지도를 작성하였다. 실험방법은 위와 동일하였다.

라. Multiplex-PCR에 의한 DNA 증폭

PCR증폭은 각 표지인자의 분자량, 표지된 형광물질 등을 고려하여 두 종류 이상의 초위성체 표지인자에 대해서 동시 증폭이 가능한 것은 Multiplex-PCR 기법을 이용하여 증폭하였다. PCR 반응액 조성은 PCR reaction buffer (10mM Tris-HCl, pH8.3, 50mM KCl, 1.5mM MgCl₂)와 2.5mM dNTPs, 3pmol fluorescent dye labeling primer pairs, 10ng의 template DNA, 0.5U *Taq* DNA polymerase(TaKaRa Shuzo Co., Shiga, Japan)와 ddH₂O를 사용하여 총 반응액은 10 μ l로 하였다.

PCR 반응에는 GeneAmp PCR System 9600(Perkin-Elmer Co., USA), TPC 100 thermal cycler(MJ research, USA), Multi-block thermal cycler(MWG Co., Germany)기기를 사용하였고, PCR 조건은 94 $^{\circ}$ C에서 5분간 pre-denaturation 한 후 94 $^{\circ}$ C에서 30초(denatruation), 45~60 $^{\circ}$ C중 각 primer의 적정온도에서 40초 (annealing), 72 $^{\circ}$ C에서 1분(primer extention)을 35cycles 수행한 후 마지막으로 72 $^{\circ}$ C에서 10분간 최종 extention과정을 수행하였다. PCR증폭 산물은 증폭된 단편의 크기가 기존에 밝혀진 allele size 범위내에 존재하는지, PCR조건의 적정성, 모든 sample마다 반응이 제대로 이루어졌는지 여부를 확인하기 위하여 EtBr(ethidium bromide)이 포함된 2% agarose gel에 3 μ l 전기영동하고 UV상에서 관찰하였다.

마. 유전자형 분석

1) 시료 준비

증폭여부가 확인 된 PCR 산물들을 각각의 형광물질(Tet, Fam, Hex)과 allele 크기의 범위에 영향을 주지 않는 한도에서(Table 63 참조) 여러 개의 PCR 산물을 섞었다. 이 때 Hax는 Tet과 Fam의 양에 두배 정도로 혼합하였다. 혼합된 PCR 산물을 적정량의 D.W로 희석한 후 DNA : formamide : size standard(GeneScanTM-350)는 1 μ l : 12 μ l : 0.5 μ l 비율로 혼합하여 95 $^{\circ}$ C에서 2분간 Denaturation 시켰다.

Table 63. Information of MS marker used in this study

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
1	SW1514	5	146-162	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1515	5	115-143	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	S0008	4	177-191	Fam	Fredholm <i>et al.</i> 1993
	SW2185	3	145-175	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1970	2	80-92	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW974	5	126-166	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
2	SW2443	3	200-214	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1650	4	124-132	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1686	6	137-157	Tet	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW395	4	143-161	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1695	7	171-205	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1879	4	184-196	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SWR345	4	140-166	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0036	6	114-128	Hex	Brown <i>et al.</i> 1994
3	SW274	5	107-145	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW72	4	100-116	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1443	4	172-192	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW902	6	190-214	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0167	4	200-226	Fam	Ellegren <i>et al.</i> 1994
	S0002	4	190-216	Hex	Fredholm <i>et al.</i> 1993
4	SW2404	4	132-174	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW489	3	156-174	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0301	4	252-268	Fam	Archibald <i>et al.</i> 1995
	SW2409	4	87-97	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996

Table 63. Continued

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
4	SW1678	4	111-119	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW35	4	129-137	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0214	4	124-160	Tet	Robic <i>et al.</i> 1994
	SW445	6	181-203	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0097	5	181-246	Tet	Ellegren <i>et al.</i> 1994
	SWR153	4	219-243	Tet	Alexander <i>et al.</i> 1996
5	SW413	6	162-186	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SWR453	3	172-190	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2	6	88-126	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW963	6	143-173	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0018	6	255-277	Tet	Coppieters <i>et al.</i> 1993
	SW995	5	150-164	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW378	2	123-127	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
6	S0035	6	176-186	Fam	Archibald <i>et al.</i> 1995
	SW1057	7	158-190	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1067	7	144-175	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0003	8	131-167	Hex	Fredholm <i>et al.</i> 1993
	S0228	11	222-249	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW824	6	163-179	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0121	8	164-182	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1881	7	151-183	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1328	6	114-142	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW2415	2	118-144	Tet	Troyer <i>et al.</i> 1996

Table 63. Continued

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
	SW2564	3	167-173	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SWR1343	4	122-142	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2155	3	135-149	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1369	5	130-154	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
7	SW1856	6	180-200	Fam	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SWR2036	5	155-174	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW252	4	149-179	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW632	6	159-180	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0101	6	197-216	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0098	7	93-115	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW268	7	121-149	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW205	5	146-156	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
8	S0086	5	195-238	Fam	Ellegren <i>et al.</i> 1994
	S0225	4	170-196	Hex	Robic <i>et al.</i> 1994
	S0144	5	208-218	Tet	Wilkie <i>et al.</i> 1994
	SW61	6	236-266	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0178	6	110-124	Tet	Ellegren& Basu 1995
	SW983	6	95-121	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0024	4	169-191	Hex	Coppieters <i>et al.</i> 1993
	SWR1848	5	93-117	Tet	Alexander <i>et al.</i> 1996
9	SW2074	5	150-164	Tet	Alexander <i>et al.</i> 1996
	S0019	4	192-212	Hex	Archibald <i>et al.</i> 1995
	S0295	4	228-256	Fam	Hoyheim <i>et al.</i> 1994
	SW749	2	107-113	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994

Table 63. Continued

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
	SW830	4	176-204	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW249	5	130-156	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0351	5	187-199	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
10	S0070	4	268-299	Hex	Ellegren <i>et al.</i> 1994
	SW2043	4	135-144	Tet	Alexander <i>et al.</i> 1996
	SW1626	3	133-170	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2067	2	108-134	Hex	Alexander <i>et al.</i> 1996
	S0385	9	148-200	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1632	7	178-206	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0182	7	119-153	Fam	Ellegren <i>et al.</i> 1995
11	SW1684	4	109-127	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW486	6	138-160	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW1377	4	210-228	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW903	4	195-201	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2413	7	128-160	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2490	8	121-176	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2494	4	100-127	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0229	5	137-155	Fam	Robic <i>et al.</i> 1994
	S0083	8	167-194	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
12	SW1553	4	166-224	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW62	6	142-162	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	ALOX12	6	143-155	Fam	Ellegren <i>et al.</i> 1994
	SWR1021	4	93-115	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994

Table 63. Continued

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
	S0219	7	161-178	Hex	Robic <i>et al.</i> 1994
	SW1378	5	92-103	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW344	6	150-174	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	S0222	8	170-202	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
13	S0068	10	211-260	Tet	Fredholm <i>et al.</i> 1993
	SW398	6	166-193	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2440	8	136-156	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0289	7	126-178	Fam	Davies <i>et al.</i> 1994
	S0291	6	166-184	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW857	7	144-160	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW210	4	218-520	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
14	S0007	11	174-202	Hex	Fredholm <i>et al.</i> 1993
	SW1557	6	86-98	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SWC27	6	148-164	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2072	9	169-189	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0004	4	164-172	Hex	Fredholm <i>et al.</i> 1993
	SW1989	6	228-238	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
15	SW1316	4	103-111	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW936	6	80-117	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1983	8	165-191	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2121	8	90-126	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996

Table 63. Continued

SSC	Marker	No. of allele	Size	Dye	Reference
16	S0111	5	150-176	Hex	Ruyter <i>et al.</i> 1994
	SW1035	7	147-167	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0298	3	172-176	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1809	7	121-147	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2517	8	146-184	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	S0061	6	259-275	Hex	Fredholm <i>et al.</i> 1993
17	SW335	4	100-112	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW24	6	96-121	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2441	8	144-170	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1031	4	93-117	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1994
	SW2431	6	151-169	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW2427	6	117-137	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
18	SW1808	6	106-147	Hex	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1023	5	94-117	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1984	8	99-152	Fam	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SW1682	5	156-164	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996
	SWR414	10	138-158	Tet	Rohrer <i>et al.</i> 1996

2) 유전자형 분석

분석시 각 형광물질의 파장간 간섭을 최소화하기 위해 Fluorescent Amidite Matrix Standards(Applied Biosystems, USA)를 이용하여 최적의 matrix file을 만들었으며, filter C set을 사용하여 Fam은 파란색으로, Tet은 녹색으로, Hax는 노란색으로 그리고 TAMRA는 빨간색으로 확인되었다. GeneScan Software version 2.1(Perkin-Elmer Co., USA)을 이용하여 PCR 산물인 DNA 절편의 양과 크기에 대한 자료를 모아 수집하였다.

유전자형은 Genotyper software version 2.5(Perkin-Elmer Co., USA)를 이용하여 분석하고, GeneScan™ -350 TAMRA™ Size standard(35, 50, 75, 100, 139, 150, 160, 200, 300, 340, 350)를 기준으로 하였다. ABI 310(Applied Biosystems, USA)에 사용된 polymer와 buffer는 Performance Optimized Polymer(POP) 4(Appiled Biosystems, USA)를 사용하였고, 10× Buffer(with EDTA)를 1×로 희석하여 사용하였으며 run time은 30분으로 하였다.

바. 통계처리

기준집단의 성장 및 도체, 육질형질간의 상관분석은 SAS package version 8.01(SAS Institute, Cay, NC, U.S.A;)를 이용하여 피어슨 검정하였다. 연관분석은 CRIMAP software version 2.4를 이용하였으며, 이는 Maximum likelihood 방법을 응용한 것으로 염색체내 설정된 표지인자들의 상대적 연관거리를 추정하였다(Green 등, 1990). 최종적인 표지인자의 순서를 정하기 위해 build option을 이용하였고, 표지인자간의 연관정도를 알아보기 위해 CHROMPIC option을 사용하였다.

3. 결과 및 고찰

가. 일반연관지도

132개의 초위성체 표지인자들간의 교차율을 파악하여 Table 64에 제시된 1번부터 18번 염색체까지의 연관지도상의 염색체 각각의 길이는 1번 염색체는 133.4cM, 2번은 170.2cM, 3번은 127.7cM, 4번은 148.6cM, 5번은 156.6cM, 6번 169.8cM, 7번은 161.1cM, 8번은 169.0cM, 9번은 152.4cM, 10번은 146.9cM, 11번은 141.4cM, 12번은 138.5cM, 13번은 138.9cM, 14번은 119.2cM, 15번은 153.5cM, 16번은 104.1cM, 17번은 154.3cM 그리고 18번은 77cM으로 전체 크기는 2,562.6cM이었으며 표지인자간의 평균 간격은 19.4cM이었다(Fig. 22).

표지인자 선정시 기준(Table 63)이 되었던 USDA-MARC의 1번부터 18번까지 상 염색체(autosome)의 전체 크기는 2,088.7cM이며 Rohrer 등(1996)의 결과는 2,157.8cM으로 본 연구 결과와는 다소 차이가 나타났다. Marklund 등(1996)은 236개의 표지인자를 사용하여 2,300cM크기의 연관지도를 발표하였고, Mikawa 등(1999)은 Gottingen miniature와 Meishian을 교배한 기준집단에서 243개의 표지인자로 2,388.7cM 크기의 연관지도를 작성하여 발표하였다.

본 논문에서 작성된 연관지도의 표지인자 순서는 USDA-MARC(Rohrer 등, 1996)의 연관지도와 거의 유사하게 나타났으나 3번 염색체의 SW1443(55.9cM)과 SW902(75.9cM)의 순서는 USDA-MARC(SW1443; 41cM, SW902; 29.2cM)의 순서와 바뀌는 결과를 보였다. PiGMaP consortium map(Archibald 등, 1995), Scandinavian map(Marklund 등, 1996), USAD-MARC(Rohrer 등, 1996) 그리고 Japan pig map(Mikawa 등, 1999)의 연관지도는 표지인자의 순서에 관하여 다른 결과를 보인 바 있다. 표지인자간의 순서차이는 연관지도 작성을 위해 사용된 기준집단의 차이에 의해 생기는 결과로 추정되며, genotyping errors로 인한 차이의 가능성도 배제 할 수 없다.

연관 지도간의 유의적인 차이는 개개의 혹은 집단간의 재조합 비율이나 유전자의 순서(Marklund 등, 1996; Rohrer 등, 1996; Mikawa 등, 1999)에 의한 유전적 차이와 혹은 genotyping errors의 결과에 의한 차이(Rohrer 등, 1996; Mikawa 등, 1999)때문에 일어나는 것으로 추정 할 수 있다고 보고되었다.

Table 64. Sex average distance between adjacent markers in pig estimated by CRIMAP

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
1	SW1514			0	0
		0.25	27.3		
	SW1515			27.3	16
		0.30	34.7		
	S0008			62.0	43.5
	SW2185			84.4	67
		0.21	22.4		
	0.25	28.0			
	0.20	21.0			
	SW974			133.4	102
2	SW2443			0	0
		0.29	33.4		
	SW1650			33.4	27.3
		0.25	26.9		
	SW1686			60.3	46
		0.20	21.5		
	SW395			81.8	61
		0.16	16.2		
	SW1695			98.0	80.5
	0.18	18.5			
	0.21	22.9			
	0.27	30.8			
	SWR345			139.4	114.4
	S0036			170.2	131
3	SW274			0	0
		0.27	30.1		
	SW72			30.1	19
		0.24	25.8		
	SW1443			55.9	41
		0.19	20.0		
	SW902			75.9	29.2
	0.26	29.2			
	0.21	22.6			
	S0167			105.1	84.7
	S0002			127.7	104

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
4	SW2404	0.09	9.4	0	0
	SW489	0.16	16.5	9.4	8
	S0301	0.16	16.5	26.0	27
	SW2409	0.09	9.2	42.5	40.5
	SW1678	0.12	12.3	51.6	48.4
	SW35	0.19	20.2	64.0	55.5
	S0214	0.24	25.6	84.2	79
	SW445	0.19	19.8	109.8	105
	S0097	0.18	19.0	129.6	120
	SWR153			148.6	125.1
5	SW413	0.35	44.2	0	8.4
	SWR453	0.25	26.9	44.2	56
	SW2	0.15	15.8	71.7	77
	SW963	0.22	23.6	86.9	95
	S0018	0.19	19.8	110.5	108
	SW995	0.24	26.2	130.4	124.5
	SW378			156.6	134

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
6	S0035			0	8
	SW1057	0.31	36.3	36.3	47
	SW1067	0.20	21.5	57.8	72
	S0003	0.21	22.4	80.2	102
	SW71	0.12	12.5	92.7	98.6
	S0228	0.09	8.6	101.3	107
	SW824	0.06	6.2	107.5	110
	S0121	0.06	5.6	113.1	115
	SW1881	0.08	8.2	121.3	121
	SW1328	0.27	30.1	151.4	155
	SW2415	0.18	18.4	169.8	164.6
7	SW2564			0	0
	SWR1343	0.15	16.0	16.0	12
	SW2155	0.22	23.9	39.9	33
	SW1369	0.18	19.0	58.9	48
	SW1856	0.08	8.0	66.9	62
	SWR2036	0.15	15.6	82.4	70
	SW252	0.23	24.9	107.3	83
	SW632	0.11	10.8	118.1	99
		0.35	43.0		
	S0101			161.1	141

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
8	S0098			0	13
	SW268	0.20	21.1	21.1	27
	SW205	0.29	33.3	54.4	47.9
	S0086	0.14	14.1	68.6	62
	S0225	0.17	17.9	86.5	83
	S0144	0.14	14.8	101.3	96.3
	SW61	0.26	29.1	130.4	112
	S0178	0.32	38.7	169.0	128
9	SW983			0	4
	S0024	0.31	35.7	35.7	27
	SWR1848	0.16	17.0	52.7	49.3
	SW2074	0.15	15.5	68.1	65.4
	S0019	0.23	25.1	93.3	87
	S0295	0.11	11.4	104.7	100
	SW749	0.37	47.7	152.4	140
10	SW830			0	0
	SW249	0.30	34.7	34.7	18
	S0351	0.21	22.7	57.4	43
	S0070	0.20	20.8	78.2	63
	SW2043	0.23	25.3	103.5	87.7
	SW1626	0.21	21.8	125.3	104
	SW2067	0.20	21.6	146.9	125

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
11	S0385			0	0
		0.21	22.0		
	SW1632			22.0	16.6
		0.15	15.7		
	S0182			37.7	34
		0.18	19.2		
	SW1684			56.9	45.3
		0.22	24.0		
	SW486			80.9	54.1
		0.25	27.2		
	SW1377			108.1	74.5
		0.17	18.1		
	SW903			126.2	77.4
		0.15	15.2		
	SW2413			141.4	91
12	SW2490			0	0
		0.11	10.9		
	SW2494			10.9	13
		0.14	14.8		
	S0229			25.7	20
		0.20	20.9		
	S0083			46.6	40
		0.18	19.4		
	SW1553			66.0	67.4
	0.25	27.2			
	SW62			93.2	84
		0.30	35.4		
	ALOX12			128.6	103
		0.10	9.9		
	SWR1021			138.5	115

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
	S0219			0	1
	SW1378	0.23	24.4	24.4	19
	SW344	0.22	23.1	42.6	35.2
13	S0222	0.18	18.5	63.8	49.5
	S0068	0.20	21.2	87.4	62
	SW398	0.22	23.6	111	89
	SW2440	0.11	10.8	121.8	102.5
	S0289	0.16	17.1	138.9	112
	SW857			0	7
	SW210	0.35	44.1	44.1	47
14	S0007	0.15	15.5	59.6	62.5
	SW1557	0.30	34.7	94.3	88
	SWC27	0.23	24.9	119.2	111
	SW2072			0	12.5
	S0004	0.18	18.7	18.7	29
	SW1989	0.29	33.6	52.3	58
15	SW1316	0.22	24.1	76.4	73
	SW936	0.19	20.0	96.4	88.5
	SW1983	0.18	18.3	114.7	101.5
	SW2121	0.33	38.8	153.5	125

Table 64. Continued

SSC	Marker	Recombination	Fraction	Kosambi (cM)	USDA- MARC (cM)
16	SO111			0	0
	SW1035	0.24	26.4	26.4	15.1
	S0298	0.18	19.2	45.5	33.5
	SW1809	0.11	11.3	56.8	37.3
	SW2517	0.22	23.6	80.4	55.5
	S0061	0.22	23.7	104.1	91
17	SW335			0	0
	SW24	0.38	49.4	49.4	24
	SW2441	0.14	13.9	63.3	41
	SW1031	0.27	30.1	93.4	64
	SW2431	0.40	54.5	147.7	94.5
	SW2427	0.07	6.6	154.3	97
18	SW1808			0	0.5
	SW1023	0.10	9.7	9.7	5
	SW1984	0.21	21.9	31.5	19.5
	SW1682	0.18	18.8	50.4	45
	SWR414	0.24	26.6	77	52

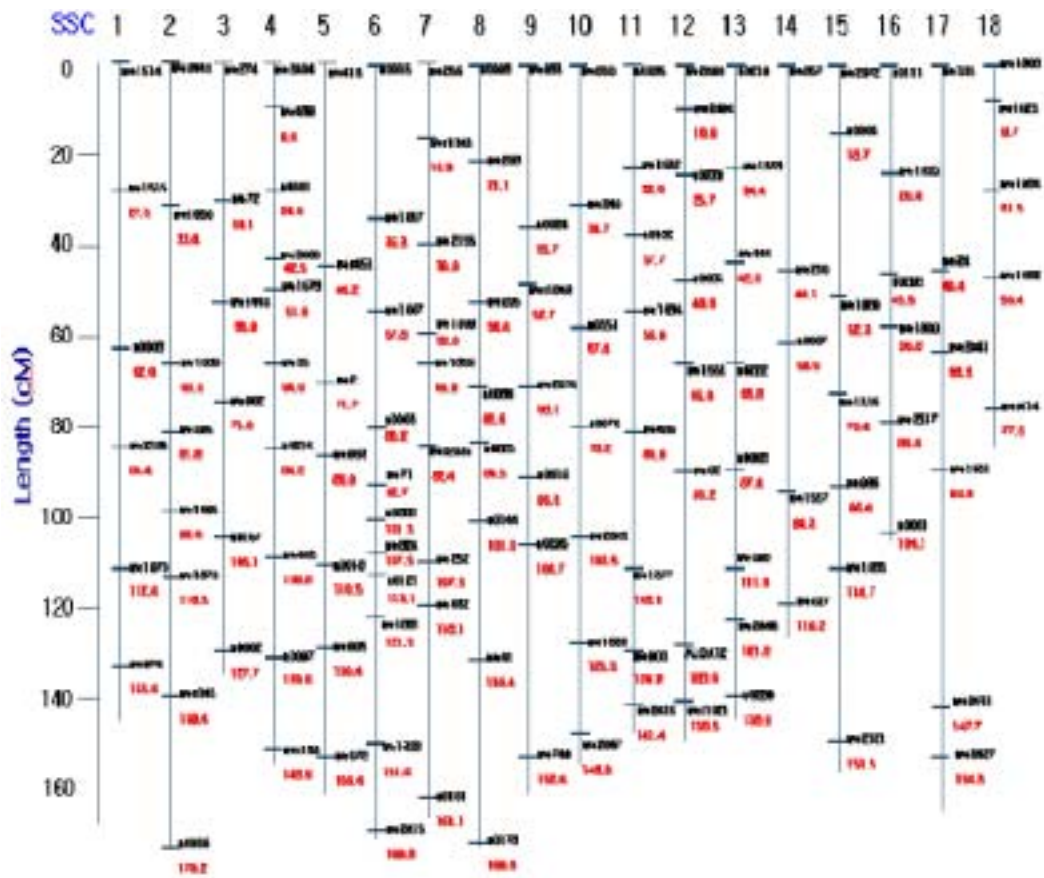


Fig. 22. Microsatellite markers and their map distances (Kosambi mapping function; cM) by chromosomes

나. 미세 연관지도(염색체 6, 7, 8번)

1) PCR 증폭 및 분석

PCR 증폭을 위한 표지인자의 선정은 USDA-MARC로부터 제공된 염색체 6번, 7번, 8번에 존재하는 표지인자 중 기초축군에 대하여 유전자형을 분석하여 두 집단간에 대립유전자의 차이를 보이지 않는 표지인자를 제외한 나머지 표지인자를 사용하였다. 기준집단의 기본이 된 기초축군간에 차이를 보이는 대립유전자를 갖는 표지인자는 후대에 전달될 때에도 대립유전자의 분리와 이동에 대한 관찰이 용이하다. 염색체 6번, 7번 그리고 8번에서는 기초축군간 차이를 보인 표지인자로 각각 29개, 23개, 21개가 선정되었다.

2) 유전자형 분석과 연관지도 작성

돼지의 6번, 7번, 8번에 존재하는 총 73개 초위성체 표지인자에 대하여 연관지도를 작성하였다(Table 65~67).

염색체 6번은 총 29개의 표지인자로 연관지도가 작성되었다. 6번 염색체의 연관지도에 사용된 표지인자의 평균 대립유전자수는 5.01개였고, 최소 대립유전자수는 SW973과 SW2406 표지인자로서 3개였고, 최대 대립유전자수는 SW1680 표지인자로서 9개였으며, 표지인자의 평균 이형접합성은 55.18%였다. 6번 염색체의 암수평균 연관지도 길이는 169.3cM이었고, 표지인자간의 평균간격은 6.05cM이었다. 수컷의 연관지도의 길이는 187.3cM이었고, 암컷의 연관지도는 150.7cM로서 수컷이 암컷의 연관지도 길이보다 36.6cM 더 긴 것으로 나타났다. 표지인자간의 최소간격은 S0003과 S0228 표지인자사이로 2.3cM이었고, 최대간격은 SW1353과 SW1057표지인자 사이로 15.5cM였으며, 본 연구에서 새롭게 개발된 표지인자 *LEPR*는 128.2cM에 위치해 있었으며, *AMPK α -2*는 149.9cM에 위치해 있었다(Table 65, Fig. 23).

염색체 7번은 총 23개의 표지인자에 대하여 유전자형을 분석하였다. 7번 염색체의 연관지도에 사용된 표지인자의 평균 대립유전자수는 5.08개였고, 최소 대립유전자수는 S0025표지인자로서 2개였고, 최대 대립유전자수는 SW1873과 SW175 표지인자로서 10개로 가장 많았으며, 표지인자의 평균 이형접합성은 58.08%였다. 7번 염색체의 암수평균 연관지도 길이는 154.6cM이었고, 표지인자간의 평균간격은 7.02cM으로 6번 염색체보다 다소 넓었다(Table 66, Fig. 24).

염색체 8번은 총 21개의 표지인자로 연관지도가 작성되었다. 8번 염색체의 연관지도에 사용된 표지인자의 평균 대립유전자수는 5.14개였고, 최소 대립유전자수는 SW1037 표지인자로서 2개였고, 최대 대립유전자수는 S0098, SW268, SWR1101 표지인자들로서 각각 7개였으며, 표지인자의 평균 이형접합성은 57.35%였다. 8번 염색체의 암수평균 연관지도의 길이는 119.4cM이었고, 표지인자간의 평균간격은 5.97cM이었다. 수컷의 연관지도 길이는 124.7cM이었고 암컷은 115.7cM로 수컷의 연관지도 길이가 암컷의 연관지도 길이보다 9cM 더 길었다. 표지인자간 최소간격은 표지인자 SW268과 SW1702사이로 1.4cM이었고, 최대간격은 염색체 q-arm의 말단부분에 해당하는 표지인자 SW1980과 S0178사이로서 17.5cM의 거리를 보였다(Table 67, Fig. 25).

Table 65. Heterozygosity and allele of markers used for linkage map of SSC6

SSC	Marker	Heterozygosity(%)	No. of allele	Recomb.	Frac.	Sex- average	Sex-specific Kosambi(cM)		USDA- *MARC (cM)
						Kosambi (cM)	Male	Female	
	S0035	50.40	5			0	0	0	7.3
	SW2535	60.48	5	0.04	2.7	2.7	3.7	1.0	9.5
	SW973	40.70	3	0.04	2.6	5.3	5.8	4.1	18.6
	SW2406	47.98	3	0.05	3.7	9.0	13.1	5.3	21.4
	SW1353	35.08	5	0.15	11.0	20.0	26.0	14.0	29.2
	SW1057	58.46	7	0.20	15.5	35.5	38.5	32.7	47.1
	SWR1130	51.20	4	0.20	15.2	50.7	55.3	46.7	65.0
	SW492	57.25	7	0.13	9.5	60.2	65.6	55.0	68.7
	SW1067	54.43	7	0.06	4.3	64.5	69.5	59.5	71.4
	SW1129	56.85	4	0.08	6.3	70.8	76.5	65.1	80.2
	SW4	52.82	4	0.07	5.0	75.8	83.3	68.3	82.1
	SW122	59.67	5	0.06	4.7	80.5	88.9	72.1	83.3
6	SW316	60.08	6	0.07	5.4	85.9	94.0	77.8	89.3
	DG94	54.03	4	0.09	6.6	92.5	99.9	84.9	93.0
	SW1473	57.66	4	0.03	2.4	94.9	102.6	87.0	93.9
	SW2173	61.29	5	0.03	2.5	97.4	106.1	88.3	97.0
	SW71	66.93	6	0.03	2.6	100.0	109.8	89.6	98.6
	S0003	72.09	5	0.08	5.6	105.6	117.0	93.6	102.0
	S0228	61.29	6	0.04	2.3	107.9	120.5	96.1	105.2
	SW1647	37.09	5	0.05	3.9	111.8	124.1	99.7	108.7
	SW824	69.75	4	0.06	4.1	115.9	130.0	102.2	110.4
	S0121	41.53	5	0.08	5.5	121.4	136.6	106.6	116.0
				0.09	6.8				
	<i>LEPR</i> **	58.06	6	0.09	6.7	128.2	145.7	111.1	-
	SW1881	71.37	6	0.19	15.0	134.9	153.6	116.5	121.1
	AMPK α -2/TaqI***	70.06	-	0.09	6.6	149.9	166.6	132.9	-
	SW1680	62.90	9	0.05	3.9	156.5	174.6	138.5	153.9
	SW1328	52.01	6	0.07	4.9	160.4	178.3	142.6	155.7
	SW2419	48.79	6	0.05	4.0	165.3	183.9	145.9	161.4
	SW607	54.03	4			169.3	187.3	150.7	165.7
Mean		55.18	5.01	-	6.05	-	-	-	-

Table 66. Heterozygosity and allele of markers used for linkage map of SSC7

SSC	Marker	Heterozygosity(%)	No. of allele	Recomb.	Frac.	Sex-average Kosambi(cM)	Sex-specific Kosambi(cM) Male	Sex-specific Kosambi(cM) Female	USDA-MARC (cM)
	SW2564	37.90	4			0	0	0	0
	S0025	42.33	2	0.05	4.2	4.2	11.6	1.1	3.7
	SW1873	62.09	10	0.11	9.4	13.6	15.8	12.0	10.9
	SWR1343	61.69	4	0.03	2.9	16.5	19.4	14.1	12.2
	SW1354	58.06	9	0.11	9.3	25.8	31.6	20.0	22.3
	S0064	52.41	7	0.10	8.4	34.2	41.7	26.7	30.2
	SW2155	47.17	8	0.06	4.9	39.1	46.1	31.9	32.9
	SW1369	62.50	8	0.13	11.0	50.1	55.7	44.8	48.2
	SW1856	79.03	5	0.07	6.3	56.4	64.4	48.3	61.5
	S0102	66.12	7	0.07	6.1	62.5	70.8	54.4	70.1
	SW1701	68.54	9	0.02	1.9	64.4	74.1	54.9	73.4
	SWR2036	62.50	5	0.07	5.7	70.1	82.0	58.3	78.2
	SW175	62.70	10	0.02	1.8	71.9	83.5	60.3	81.5
	S0066	62.90	3	0.02	1.6	73.5	86.0	61.2	82.8
7	SW352	68.54	3	0.11	9.4	82.9	94.8	71.2	87.7
	SW252	41.12	7	0.11	9.4	92.3	107.9	77.3	99.4
	S0115	74.19	8	0.04	3.4	95.7	112.7	79.1	102.2
	SW632	69.35	6	0.03	2.6	98.3	114.8	82.4	104.4
	SW2002	48.14	4	0.05	4.6	102.9	117.8	88.5	109.5
	SWR773	31.17	4	0.18	15.9	118.8	127.5	114.3	117.3
	S0101	35.88	6	0.10	8.6	127.4	139.7	116.1	134.9
	S0212	67.82	8	0.18	15.9	143.3	156.2	132.0	141.2
	SW764	73.84	7	0.13	11.3	154.6	169.2	141.4	156.0
	Ave.*	58.08	5.08	-	7.02	-	-	-	-

또한 최소간격과 최대간격에 있어서 상당한 차이가 있었으며, 연관지도에 위치한 표지인자는 한쪽으로 편중되어 분포되어 있었다. 따라서 8번 염색체의 q-arm 말단 부분에 해당하는 영역의 표지인자간 간격을 좁히기 위한 표지인자의 개발이 추가적으로 요구되는 바이다.

Table 67. Heterozygosity and allele of markers used for linkage map of SSC8

SSC	Marker	Heterozygosity(%)	No. of allele	Recomb.	Frac.	Sex- average Kosambi (cM)	Sex-specific Kosambi(cM) Male	Sex-specific Kosambi(cM) Female	USDA-MARC (cM)
	S0098	77.01	7			0	0	0	12.3
				0.07	5.0				
	SW905	66.93	6			5.0	3.6	6.4	20.8
				0.05	3.5				
	SW1345	36.29	4			8.5	9.7	7.1	25.2
				0.09	6.7				
	SW268	54.03	7			15.2	13.7	16.7	27.0
				0.02	1.4				
	SW1702	56.04	6			16.6	16.1	16.7	29.6
				0.10	7.2				
	SWR1101	69.75	7			23.8	24.7	22.5	38.3
				0.05	3.5				
	SW1037	56.04	2			27.3	30.5	24.0	44.5
				0.06	4.4				
	SW205	51061	5			31.7	33.0	30.0	47.9
				0.05	3.3				
	SW1843	68.54	6			35.0	36.3	33.2	52.5
				0.05	3.5				
	SW2174	65.32	4			38.5	42.1	34.1	56.1
				0.03	2.3				
	SW1953	69.75	6			40.8	45.0	35.6	58.2
				0.05	3.7				
	S0017	37.40	4			44.5	50.9	37.2	60.4
				0.12	8.8				
	S0069	46.77	6			53.3	58.8	47.0	74.0
				0.15	10.8				
8	SW2160	51.61	4			64.1	64.0	64.5	80.1
				0.05	3.4				
	S0144	70.16	5			67.5	64.9	70.8	96.3
				0.11	7.4				
	SW1085	64.91	3			74.9	69.8	82.1	99.0
				0.12	8.8				
	SW790	39.11	6			83.7	77.8	90.9	107.5
				0.04	3.1				
	SW61	53.22	6			86.8	83.2	92.1	112.3
				0.13	9.2				
	OPN	51.20	4			96.0	94.2	98.8	120.2
				0.08	5.9				
	SW1980	45.16	4			101.9	102.1	102.0	126.1
				0.23	17.5				
	S0178	64.51	6			119.4	124.7	115.7	127.7
	Ave.*	57.35	5.14	-	5.97	-	-	-	-

한편 USDA-MARC의 연관지도(Rohrer 등, 1996)와 비교했을 때 각 연관지도상의 표지인자의 위치는 다소 차이를 보였으나 표지인자의 순서는 일치하는 결과를 보였다. PiGMaP consortium map(Archibald 등, 1995), Scandinavian map(Marklund 등, 1996), USDA-MARC(Rohrer 등, 1996) 그리고 Japan pig map(Mikawa 등, 1999)의 연관지도는 표지인자의 순서에 관하여 서로 다른 결과를 보인바 있었다. USDA-MARC의 연관지도상의 염색체 6번의 길이는 165.7cM으로 본 연구의 결과(169.3cM)와 약 3.6cM의 차이를 보였으며, 염색체 7번의 길이는 156.0cM으로 본 연구의 결과보다 약 1.4cM의 길었다. 또한 본 연구에서 염색체 8번길이는 119.4cM였고 USDA-MARC의 염색체 길이는 127.7cM으로 8.3cM이라는 큰 차이를 보였다. 이러한 연관지도간의 유의적인 차이는 실험에 사용된 기준집단의 상이한 유전적 특성으로 인한 개체간 또는 집단간의 재조합비율의 차이로 인한 결과일 수 있다(Marklund 등, 1996; Rohrer 등, 1996; Mikawa 등, 1999). 또 다른 원인으로서는 표지인자수가 많을수록 각 표지인자에 대한 유전자형 분석오차률이 높아질 수 있으며, 이로 인한 교차가 오류에 의한 결과일 가능성도 무시할 수 없다(Rohrer 등, 1996; Mikawa 등, 1999). 따라서 다른 연관지도와의 비교를 통한 충분한 검토가 요구된다고 사료된다.

USDA-MARC의 연관지도상의 표지인자간 평균간격은 염색체 6번이 4.25cM, 염색체 7번이 5.03cM, 염색체 8번이 4.12cM으로 본 연구의 연관지도 평균간격이 USDA-MARC의 연관지도에서보다 다소 넓었으며, 표지인자간의 간격이 10cM 이상이 되는 영역도 염색체 6번과 7번에서는 4곳, 8번에서는 2곳에서 확인되었다. 따라서 경제형질과 연관된 QTL을 찾기위한 positional 클로닝을 용이하게 하기 위해서는 좀더 많은 표지인자의 개발이 필요하다고 사료된다.

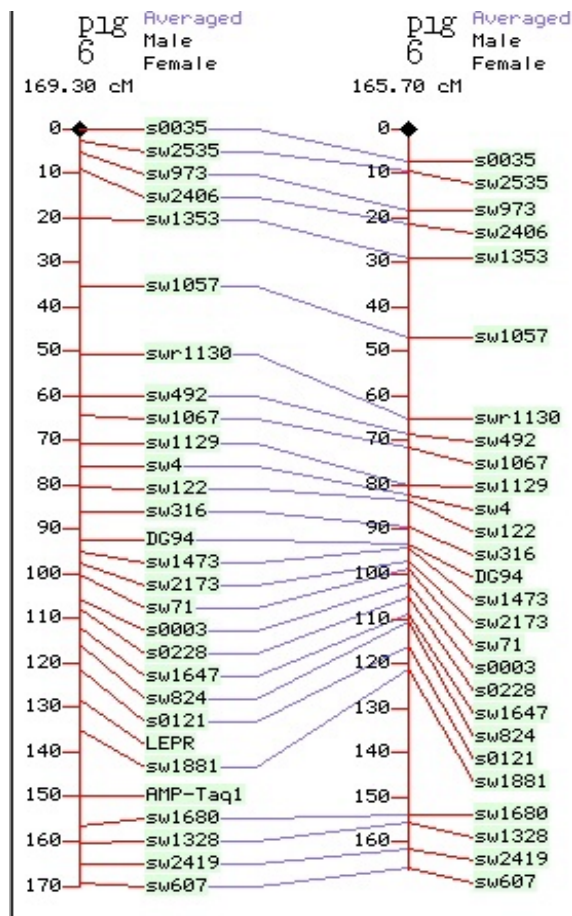


Figure 23. Genetic linkage map of microsatellite markers on SSC6. A is the linkage map in this study and B is the linkage map of USDA-MARC.

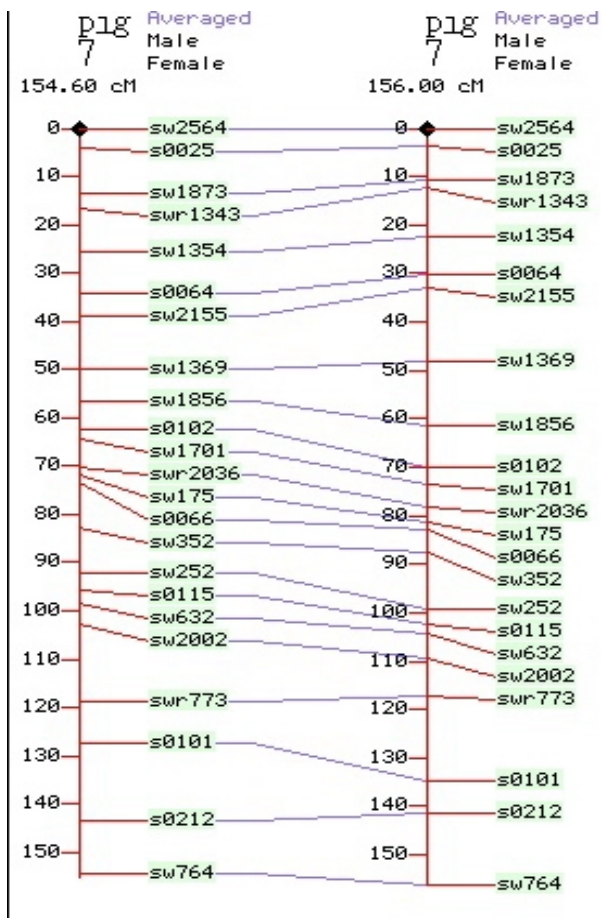


Figure 24. Genetic linkage map of microsatellite markers on SSC7. A is the linkage map in this study and B is the linkage map of USDA-MARC.

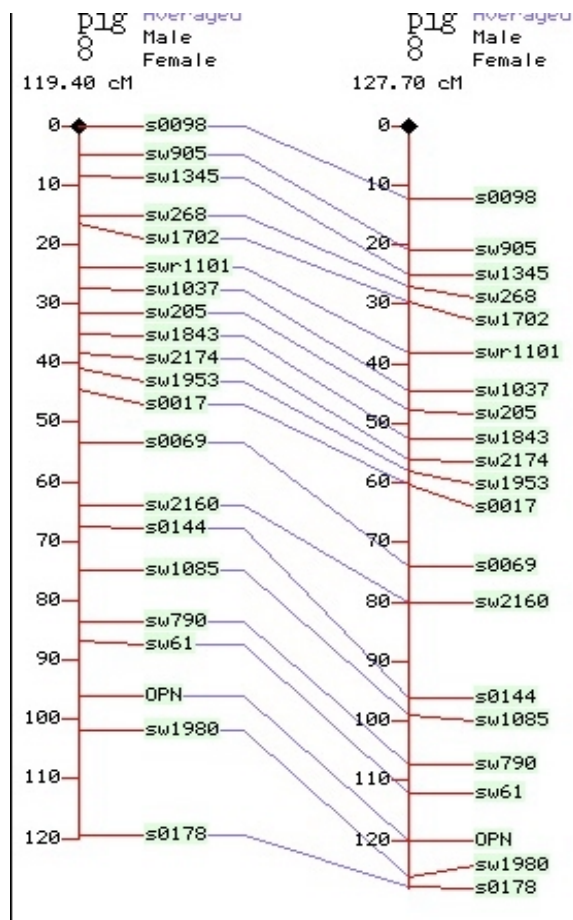


Figure 25. Genetic linkage map of microsatellite markers on SSC8. A is the linkage map in this study and B is the linkage map of USDA-MARC.

4. 적 요

본 연구는 돼지의 염색체 상에 존재하는 주요 경제형질에 관여하는 양적형질 유전자좌위(Quantitative trait loci; QTL)를 밝히기 위해 초위성체 표지인자를 이용하여 유전자지도(연관지도) 작성을 수행하였다. 기준집단의 조성은 이형접합성이 높은 기준집단을 조성하기 위하여 유전적 특성이 현격히 다른 두 집단 즉, 우리나라의 재래돼지와 Landrace를 이용하였다. 재래돼지 수컷 5마리와 Landrace 암컷 9마리를 자연교미시키고, 이로부터 생산된 F1의 동복 자손별로 수컷 1두를 임의적으로 선발하여 같은 배에서 태어난 암컷 2두 이상과 전형매 교배시켜 F2 240두를 생산하였으며, QTL분석에는 F2 183두를 사용하였다.

돼지 18개 상염색체에 대한 일반연관지도는 132개의 초위성체 표지인자들간의 교차율을 파악하여 Table 3에 제시된 1번부터 18번 염색체까지의 연관지도상의 염색체 각각의 길이는 1번 염색체는 133.4cM, 2번은 170.2cM, 3번은 127.7cM, 4번은 148.6cM, 5번은 156.6cM, 6번 169.8cM, 7번은 161.1cM, 8번은 169.0cM, 9번은 152.4cM, 10번은 146.9cM, 11번은 141.4cM, 12번은 138.5cM, 13번은 138.9cM, 14번은 119.2cM, 15번은 153.5cM, 16번은 104.1cM, 17번은 154.3cM 그리고 18번은 77cM으로 전체 크기는 2,562.6cM이었으며 표지인자간의 평균 간격은 19.4cM이었다.

미세연관지도는 염색체 6번, 7번 그리고 8번에 대하여 각각 29개, 23개, 21개의 초위성체 표지인자를 이용하여 작성하였다. 연관지도상의 염색체의 길이는 각각 169.3cM, 154.6cM, 119.4cM 이었으며, 각 염색체의 표지인자간 평균 간격은 각각 6.05cM, 7.02cM, 5.97cM이었다.

향후에 본 연구에서 작성된 연관 지도 작성을 통하여 특정 형질과 연관된 부분을 계속해서 추적해 나간다면 경제형질을 조절하는 주유전자의 클로닝 및 특성 구명이 가능할 것으로 사료되며 궁극적으로는 돼지의 개량에 효율적으로 활용할 수 있는 표지인자의 개발 등도 가능 할 것으로 사료된다.

제 3 절 QTL 연관 지도 작성연구

1. 서 론

분자생물학적 기법의 발달과 가축에 대한 이들 기법의 응용사례가 급격히 진행됨에 따라 특정 경제형질(quantitative traits)에 관여되는 여러 종류의 후보유전자(candidate gene)의 발견과 경제형질 유전자 좌위(economic trait loci; ETL)의 해석 등으로 가축 육종의 새로운 전기가 마련되고 있다. 또한 돼지에 있어서 역시 불과 몇 년 동안 진행되어온 국제적 pig mapping project 의 노력 덕분에 상당한 수준의 경제형질 및 특정 유전표지간 연관 유전자지도가 작성되어 왔다(Archibald 등 1994; Rohrer 등 1996). 따라서 돼지뿐 아니라 주요 경제가축의 경제형질의 유전분산에 상당한 부분을 차지할 수 있는 QTL의 실체가 염색체 상에 나타날 수 있게 되었다. 최근 이러한 연관지도에 근거한 몇몇 연구는 돼지에 있어서 성장과 체조성에 영향을 미치는 QTL이 염색체상에 존재한다는 보고를 잇따라 발표하고 있으며 Andersson 등(1994)이 유럽 야생종 돼지와 랜드레이스 품종간 교배를 통한 reference family에서 이들 주요경제형질에 대한 QTL 존재여부를 전체 게놈수준에서 밝혀 내게 됨으로써 그동안 이론적으로만 제시되고 있던 분자유종 전환점을 알리게 되었다. 세밀한 유전적 표지 연관 지도가 완성되어 감에 따라 경제형질에 영향을 주는 개개의 구조유전자들의 위치와 실체가 확인되며 이에 따라 분자유종 전략개발이 더욱 가속화 될 전망이다. QTL 탐색을 위한 실험에서 least square method(Haley와 Knott, 1992) 또는 maximum likelihood(Lander와 Botstein, 1989) 계산과정에 근거한 interval mapping 방법이 가장 일반적으로 사용되어 왔다. 이러한 Interval mapping방법으로 전체 게놈 내 QTL이 각각의 가능한 위치에서 존재할 것으로 가정된 통계적 모형을 설정한다. 이때 보통 1~2cM 단위로 그 위치를 설정하게 되고 같은 위치에서 QTL의 존재여부를 검정하는 과정을 반복하게 된다. 각각의 위치에서 또는 1cM단위의 위치에서 특정 QTL의 존재여부를 제시할 수 있는 검정 통계량(F -statistics)이 계산되고 이때 여러 가지 통계적 방법으로 정해진 임계수준(threshold)에 의해 이들 수준보다 높은 값의 검정 통계량이 산출되는 지점에 바로 QTL이 존재할 것으로 예측하게 된다. 그러나 염색체상의 특정 위치에서 단일유전표지(single marker)의 QTL효과를 검정하는 차원과 달리 genome 전반에서 수행한 실험자료를 통해 QTL의 위치를 찾기 위해서는 복합적인 가설(multiple

hypothesis)에 대한 검정이 수행 되어 한다. 특히 이러한 검정은 서로 독립적이지 않은 동일 염색체 내에 위치한 marker들을 포함하게 되어 적절한 QTL효과를 검정하기 위해서는 검정 간의 관련성(dependency)을 고려하여 산출된 검정 통계량에 대한 type I error율을 제어할 수 있는 수준에서 검정통계량의 임계수준이 결정되어야 한다. 이에 따라 genome 전반에 걸쳐 실험에서 추정된 QTL 검정통계량이 우연히 특정한 임계수준을 넘게 되는지의 여부에 관한 분석과 이들 분석을 통해 제 1종 오차율(type I error rate)을 제어할 수 있는 임계값 설정을 위한 수리적 분석 모형을 제시하였다(Lander와 Botstein,1989; Lander와 Kruglyak,1995). 또한 계놈 내 광범위한 위치에서 각각 산출된 검정 통계량 간의 연관성 및 대상 genetic marker를 통해 탐색하고자 하는 QTL 연관 형질들의 상이한 표현형 분포 등으로 인해 QTL의 존재 여부를 결정하기 위한 threshold의 설정방법이 최근 몇 년간 많은 논란이 되어 왔다(Churchill와 Doerge, 1994). Lander와 Kruglyak(1995)은 아주 조밀한 유전적 표지 연관 지도를 통해 계놈수준의 실험에서 발생하는 제 1종 오차율 수준을 설정할 수 있도록 엄격한 threshold를 제시한 바 있으나 현재수준의 가축에서 적용되는 연관지도에서 적용하기에는 다소 적합하지 않은 것으로 알려지고 있다. 이는 QTL 분석에서 매우 엄격한 임계값이 적용 될 경우 genome scan을 통해 QTL 탐색을 위한 기회를 원천적으로 상실시키는 우려가 제기됨에 따라 이를 보완할 수 있는 방법에 대한 연구결과가 제시되고 있다. 그중 실제 적용된 한가지 방법으로 Fisher(1935)가 제안한 permutation test 개념에 근거를 두어 genetic marker map에서 단일 염색체 수준(chromosome-wise)과 계놈전체 수준(genome-wise)에서 1종 오차율을 조절하는 유의한 threshold의 설정 방법이 제안된 바 있으며, 이러한 방법이 진행되고 있는 가축 QTL 연관지도 작성에 가장 보편적으로 활용되고 있다. 본 연구는 10~20cM 간격으로 설정된 초위성체 유전적 표지(microsatellite marker)를 이용하여 계놈 전반에 걸친 경제형질 연관 QTL의 존재 여부를 검정하기 위해, 제시된 threshold의 설정 방법 중 permutation test에 의한 방법과 Lander 와 Kruglyak(1995)에 의한 방법 간의 차이를 비교하고 이에 따라 분석 대상 집단 내에 형질별 genome-wise 및 chromosome-wise 수준에서의 제 1종 오류 확률에 따른 threshold의 설정에 관하여 고찰하였다.

2. 재료 및 방법

가. Data 수집 및 정리

재래돼지와 랜드레이스간의 F₁의 전형매간 교잡으로 만들어진 3세대 기준집단에

대하여 총 192두의 3세대 F₂ 자손을 육성하여 표현형을 조사하였고, 계통 전체의 QTL 존재여부를 검색하기 위해 1번에서 18번 염색체까지 염색체 당 평균 15-20cM의 간격으로 좌표가 될 수 있는 170종의 다형적(polymorphic) 초위성체 유전자 표지(microsatellite(MS) marker)를 이용하여 개체별 유전자형을 조사하였다. QTL 탐색과 관련된 threshold 수준 설정을 위해 육질, 성장형질 등에 대해 조사된 22개의 형질 기록을 이용하였다.

나. Simulation study

1) 모의 모집단의 생성

- (1) 유전력(h^2) : 5, 10, 30%
- (2) 표현형 분산 : 1.0
- (3) 모집단의 특성 : QTL에 대하여 동형접합자인 근교계통으로부터의 2차세대(F₂)
- (4) 모집단의 크기 : 각 1,800 개체(9가지 QTL 유전자형별로 200개체씩)
- (5) QTL에 의한 유전분산의 비율 : 10%, 20%(진행중)
- (6) QTL의 상가적 유전효과 : 0.3SD
- (7) QTL에 대한 우성효과 : 0.05SD
- (8) QTL이 인근 유전자 표지로부터의 거리가 동일하다고 가정하였으며, 두 표지간의 거리는 10, 20, 40cM (d) 으로 지정, 재조합율 (θ)은 유전자거리(map distance = d)로부터 Haldane함수에 의하여 계산.

$$\theta = \frac{1}{2}(1 - e^{-2d})$$

- (9) 유전자형에 따른 상가적 효과와 우성효과의 크기는 Haley와 Knott(1992)의 유도 결과에 근거함.
- (10) 표본의 크기 : 50, 100, 200개체
- (11)반복 표본추출수 : 100회

2) QTL 효과의 추정

다음 회귀식에 의하여 추정하였으며, 유전자간 거리는 유전자간 거리를 변화시키면서 회귀식의 최소 잔차를 가지는 거리로써 추정하였다.

$$y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i} + \epsilon_{ij}$$

여기서, y_{ij} = i 번째 유전자형을 가진 j 번째 개체의 표현형가

β_0 = 전체 평균

β_1, β_2 = 상가적 유전효과와 우성효과에 대한 회귀계수

x_{1i}, x_{2i} = i 번째 개체의 상가적 유전효과와 우성효과

ε_{ij} = 임의 잔차 ($\varepsilon_{ij} \stackrel{iid}{\sim} N(0, \sigma_e^2)$)

Table 68. 9가지 flanking marker의 genotypes으로부터 유도되는 F2집단에서의 유전 효과 기대값

유전자형	재조환율(r)의 함수로 나타낸 유전자의 효과 기대값	
	상가적 유전효과(a)	우성효과(d)
MMNN	$[(1-r)2(1-r)2-r12r22]/(1-r)2$	$[2r1(1-r)r2(1-r2)]/(1-r)2$
MMNn	$[(1-r)2r2(1-r2)-r12r2(1-r2)]/r(1-r)$	$[r1(1-r)(1-r2)2+r1(1-r)r22]/r(1-r)$
MMnn	$[(1-r)2r22-r12(1-r2)2]/r2$	$[2r1(1-r)r2(1-r2)]/r2$
MmNN	$[r1(1-r)(1-r2)2-r1(1-r)r22]/r(1-r)$	$[(1-r)2r2(1-r2)+r12r2(1-r2)]/r(1-r)$
MmNn	0	$[r12r22+r12(1-r2)2+(1-r)2r22+(1-r)2(1-r2)2]/[r2+(1-r)2]$
Mmnn	$[r1(1-r)r22-r1(1-r)(1-r2)2]/r(1-r)$	$[(1-r)2r2(1-r2)+r12r2(1-r2)]/r(1-r)$
mmNN	$[r12(1-r2)2-(1-r)2r22]/r2$	$[2r1(1-r)r2(1-r2)]/r2$
mmNn	$[r12r2(1-r2)-(1-r)2r2(1-r2)]/r(1-r)$	$[r1(1-r)(1-r2)2+r1(1-r2)r22]/r(1-r)$
mmnn	$[r12r22-(1-r)2(1-r2)2]/(1-r)2$	$[2r1(1-r)r2(1-r2)]/(1-r)2$

$r1$ = 지문 M 과 QTL사이의 재조환율

$r2$ = QTL 과 지문 N의 재조환율

r = 지문 M 과 N간의 재조환율 (QTL은 두 지문 사이에 존재하는 가정함)

3. 집단 생성 프로그래밍과 통계분석

모집단의 생성과 회귀에 의한 추정(proc reg)은 공히 SAS를 이용하였으며, 반복 표본에 대한 표준오차는 추정치간의 편차로부터 산출하였다.

다. 연관분석

Maximum likelihood 방법에 의한 연관분석에 의해 염색체내 설정된 marker들의 상대적 연관 거리(linkage map distance)를 추정하였고(CRIMAP version 2.4; Green 등, 1990) 이 과정에서 유전자 표지들 간 최적의 염색체별 순서를 정하기 위해 flips option을 사용하였으며, 최종적인 marker 순서를 얻기 위해 fixed option을 이용하였다.

라. QTL 분석

Haley와 Knott(1994)의 의해 개발된 program을 통해 QTL 분석을 하였는데 이는 least square regression interval mapping 방법으로 설정된 위치(1cM)마다 QTL 존재 여부를 가늠하는 single QTL 모델에 따라 분석을 실시하였다. 개체마다의 marker genotype은 계놈전체의 1cM 단위에서 잠정적인 QTL이 F₂ 자손에게 전달될 수 있는 확률값을 계산하기 위해 사용되었다. 이러한 확률 값은 주어진 염색체의 위치에서 QTL로 가정되어 각각의 품종으로부터 전달될 수 있는 대립유전자에 대한 전달 확률이 추정되는데, 이렇게 추정된 각각의 유전자형이 F₂에 전달될 조건확률로부터 QTL에 대한 상가적(additive), 우성(dominance) 계수가 산출되었다. 기본적으로 본 분석에서 reference family를 구성하고 있는 두 품종들은 각각의 QTL에 대해서 동형접합체(homozygote)를 가진다는 가정을 하는 line cross 개념에 근거를 두었으며 분석에 사용된 모든 F₂ 개체에 대해 genome 전체에 1cM 간격으로 인접된 microsatellite의 유전자형에 따라 breed origin probability를 추정하였는데, 즉 품종별로 두 개의 allele을 갖는 Korean native breed allele (P_{AA})과 Landrace breed specific allele(P_{BB}) 및 각각 품종별로 하나씩의 allele을 갖는 P_{AB} 또는 P_{BA} 유전자형에 대한 확률값을 추정할 수 있게 된다. 이러한 확률값을 통해 우성 계수(dominance coefficient) (P_d= P_{AB}+P_{BA})와 상가적 계수(additive coefficient) (P_a = P_{AA}-P_{BB})를 추정하였다. additive(a) 및 dominance(d) 효과는 P_a와 P_d에 대한 F₂ 개체의 표현형의 회귀분석을 통해 다음과 같은 식으로 추정되었다.

$$y_i = b_0 + a P_{ai} + d P_{di} + e_i \quad \text{----- Mendelian model (1)}$$

여기서 y는 i 번째 개체의 표현형이고 b₀는 overall mean이며 a와 d는 QTL의 additive 및 dominance 효과로 각각 i 번째 개체별 P_{ai} 와 P_{di}에 대한 개체 각각의 표현형의 regression coefficient들이다. (de Koning, 2000)

또한 지정된 지역내의 예상되는 양적형질 연관 유전자좌(QTL)좌위의 발현 양상 분

석을 위해 위에서 언급한 Mendelian Model과 별도로 이들의 Imprinting 여부를 검증하기 위해 다음과 같은 모델을 분석에 적합 하였다.

$$y_i = b_0 + a P_{ai} + d P_{di} + i P_{impi} + e_i \quad \text{----- Full imprinting model (2)}$$

Imprinting 효과를 추정하기 위하여 부계 또는 모계의 조건적 확률값에 적합되는 확장 모형을 개발하였다. ($P_{imp} = P_{pat} - P_{mat}$).

여기서 y 는 i 번째 개체의 표현형이고 b_0 는 overall mean이며 a 와 d 는 QTL의 additive 및 dominance 효과로 각각 i 번째 개체별 P_{ai} 와 P_{di} 에 대한 개체 각각의 표현형의 regression coefficient들이며, i 는 imprinting 효과로 P_{impi} 는 i 번째 개체에 대한 표현형의 regression coefficient이다.

마. Significance threshold 설정

1) *Permutation test* 게놈수준에서의 1종 오류확률을 설정하여 1cM 단위에서 발생하는 QTL 존재 여부 관련 검정통계량(F -statistics)에 대한 threshold를 결정하기 위해 permutation test를 수행하였다(Churchill 와 Doerge, 1984). 형질별 및 염색체별로 조사된 개체의 유전자형과 표현형 자료를 대상으로 permutation test를 실시하여 자료구조를 임의로 흐트려 genetic marker와 분석대상 형질간의 연관성을 파괴키는 resampling 자료 set을 만들어 설정된 program(Haley와 Knott,1994)에 의해 QTL분석을 실시하였다. 이와 같은 과정을 1,000회 이상 반복하여 각각의 자료set당 Maximum 통계량(F -statistics)을 계산하였으며 이들 1,000개의 통계량의 분포에서 경험적인 1종 오류 확률수준에 이르는 지점의 통계량을 설정하여 이들을 각각의 형질별 임계값(threshold value)으로 정하였다(chromosome-wise significance threshold).

3. 결과 및 고찰

가. QTL지도작성 및 QTL Express Genetic Model 설정에 활용한 자료

Table 69. Overall means and phenotypic standard deviations of the 20 traits studied

Description of Traits	Abbreviation	No. of Pig	Mean	Standard Deviation
Body weight (kg) at				
- Birth day	<i>Bwt</i>	240	1.30	0.18
- 3 weeks of age	<i>Wt3wk</i>	240	4.90	1.01
- 5 weeks of age	<i>Wt5wk</i>	240	7.10	1.61
- 12 week of age	<i>Startwt</i>	240	23.90	5.65
- 30 weeks of age	<i>Postwt</i>	240	88.60	14.19
Average daily gain (kg/day)				
- Between birth to 5 weeks of age	<i>Adgb-5w</i>	240	0.18	0.05
- Between 5 to 12 weeks of age	<i>Startwadg</i>	240	0.13	0.04
- Between 12 to 30 weeks of age	<i>Postwadg</i>	240	0.57	0.10
Carcass				
- Carcass weight (kg)	<i>Carcwt</i>	240	70.58	12.77
- Backfat thickness (mm)	<i>BFT</i>	240	21.62	8.08
- Total body fat content (kg)	<i>FAT</i>	240	10.13	5.24
Meat characteristics				
- pH at 24 hrs. after slaughtering	<i>24-pH</i>	240	5.61	0.24
- Meat color				
Hunter-a	<i>Hun-a</i>	240	8.76	2.32
Hunter-b	<i>Hun-b</i>	240	5.16	1.65
Hunter-L	<i>Hun-L</i>	240	44.83	4.95
- Driploss	<i>Driploss</i>	240	3.77	2.42
- Cooking loss	<i>Heatloss</i>	240	33.02	4.06
- Shear force	<i>Shear</i>	240	3.79	1.32
- Water holding capacity	<i>Whc</i>	240	60.72	4.68
- Intramuscular fat content (%)	<i>IMF</i>	240	2.47	3.08

나. Simulation에 대한 상가적 효과와 우성편자를 고려한 QTL 효과 모의 추정

- QTL에 의한 유전분산의 비율이 10%일 경우의 결과가 표지간 거리별로 표 1~3에 나와 있다.

- 상가적 유전효과는 유전력이나 유전자 표지간 거리 및 표본의 크기와는 무관하게 모수와 동일한 추정을 보였다.
- 우성편차는 모든 거리 구간에서 모수(0.05)에 비해 일정하게 높은 추정을 나타내었다.
- 각 표지간 거리에서 유전력의 변화에 따른 추정치의 변화는 관찰되지 않았다.
- 표본의 크기가 증가함에 따라 상가적 유전효과와 우성편차의 추정오차는 감소하였다.
- 유전자 표지간 거리가 멀어짐에 따라 재조합율에 근거한 유전자간 거리의 추정치는 모집단에서의 거리에 대한 편차가 증가하였다.
- Haley와 Knott(1992)가 주장한 바에 의하면, F값에 의한 최적추정치의 설정이 바람직하다고 하였으나, 본 연구의 결과에 따르면, 표본추출에 따른 잔차 크기의 변화가 있다고 추측되는 바, F값보다는 잔차를 최소화하는 최소자승의 원리에 근거한 추정치의 선정이 바람직하다고 판단된다.

Table 70. QTL과 유전자 표지간의 유전자 거리에 대한 추정치. (모집단: 표지간 거리 = 10 cM, QTL 유전분산 = 총 유전분산의 10%. a=상가적 유전자가, d=우성편차, 모집단 a=0.3, d=0.05)

h^2	1N	2cM	3a	4d
0.05	50	4.826±0.191	0.300±0.086	0.062±0.155
	100	4.838±0.183	0.301±0.058	0.067±0.112
	200	4.857±0.186	0.304±0.043	0.061±0.085
0.10	50	4.822±0.194	0.300±0.085	0.062±0.156
	100	4.840±0.184	0.300±0.058	0.067±0.112
	200	4.852±0.187	0.304±0.042	0.060±0.084
0.30	50	4.828±0.193	0.300±0.082	0.061±0.158
	100	4.860±0.186	0.299±0.057	0.067±0.109
	200	4.860±0.185	0.303±0.040	0.058±0.082

¹N=sample size, ²cM=centi-Morgan between marker M₁ and QTL, ³a=additive genetic effect of QTL, ⁴d=dominance genetic effect of QTL

Table 71. QTL과 유전자 표지간의 유전자 거리에 대한 추정치. (모집단: 표지간 거리 = 20 cM, QTL 유전분산 = 총 유전분산의 10%. a=상가적 유전자가, d=우성편차, 모집단 a=0.3, d=0.05)

h^2	1N	2cM	3a	4d
0.05	50	9.343±0.193	0.299±0.087	0.062±0.160
	100	9.363±0.188	0.300±0.059	0.068±0.117
	200	9.378±0.185	0.303±0.043	0.062±0.088
0.10	50	9.329±0.195	0.299±0.086	0.063±0.162
	100	9.366±0.188	0.299±0.059	0.068±0.116
	200	9.379±0.183	0.303±0.043	0.061±0.088
0.30	50	9.335±0.197	0.300±0.083	0.062±0.163
	100	9.383±0.189	0.298±0.058	0.067±0.114
	200	9.379±0.185	0.302±0.041	0.059±0.085

1N =sample size, 2cM =centi-Morgan between marker M_1 and QTL, 3a =additive genetic effect of QTL, 4d =dominance genetic effect of QTL

Table 72. QTL과 유전자 표지간의 유전자 거리에 대한 추정치. (모집단: 표지간 거리 = 40 cM, QTL 유전분산 = 총 유전분산의 10%. a=상가적 유전자가, d=우성편차, 모집단 a=0.3, d=0.05)

h^2	1N	2cM	3a	4d
0.05	50	17.761±0.190	0.300±0.091	0.066±0.184
	100	17.790±0.184	0.301±0.062	0.072±0.136
	200	17.841±0.162	0.304±0.046	0.065±0.103
0.10	50	17.745±0.194	0.300±0.090	0.066±0.185
	100	17.797±0.179	0.300±0.062	0.072±0.135
	200	17.835±0.161	0.304±0.045	0.065±0.102
0.30	50	17.735±0.196	0.301±0.087	0.066±0.186
	100	17.790±0.186	0.299±0.061	0.072±0.132
	200	17.841±0.161	0.304±0.043	0.063±0.098

1N =sample size, 2cM =centi-Morgan between marker M_1 and QTL, 3a =additive genetic effect of QTL, 4d =dominance genetic effect of QTL

다. QTL Mapping 구성

1) 성장, 도체 및 육질형질

돼지의 genome 전반에 걸친 QTL 좌위를 나타내기 위해 염색체 별 QTL 점좌여부를 분석한 결과를 보면 table 73과 같다. chromosome-wide (5%) 내의 유의 수준을 보이는 37개의 QTL이 확인되었으며 1%내의 유의 수준을 보이는 QTL의 경우에는 11개가 확인 되었다. 특히 분석에 활용된 유전자원 중 재래돼지와 개량종돼지(랜드레이스) 표현형적 특성이 매우 상이한 것으로 보여 지는데 이러한 특성을 보이는 상대대립유전자 (alternative allele) 잠재 형질인 근내지방의 형질의 경우에서 보면 6번 염색체의 105cM 근처에 매우 강력한 QTL의 존재가능성이 예견되고 있으며 연구성과 측면에서 본 연구의 가장 큰 성과라고 보여 진다. 향후 이 지역에 해당되는 DNA영역에 대한 positional cloning가 수행될 경우 매우 가능성 있는 근내지방 축적 관련 지방 대사형질에 대한 후보 유전자(major gene)의 발견이 기대된다. 따라서 재래돼지의 관련 유전자 SNP 수행등을 통해 분자유종 전략을 가능 하도록 하는 주요한 분자표지의 확인이 기대되는 결과를 도출하였다. 또한 돼지의 육질을 결정하거나 영향을 미칠 것으로 예견되는 QTL의 존재가 확인되었으며 (24-PH, Hunter-A, Hunter-B 등) 이들 형질들과 연관된 QTL 위치여부는 타 연구자의 보고 (Rothchild 등 2001, Roher 등 1998)와 유사한 경향을 보이고 있으나 (염색체 6번, 7번 등) 일부 형질의 경우 보고되지 않았던 QTL지역에 대한 결과가 도출되어 좀더 세밀한 미세지도 작성연구가 요구되고 있으며 더욱이 비교유전체연구 등을 통한 대상유전자 SNP 연구에 의한 강력한 후보유전자를 탐색하는 추진이 향후 매우 시급 하리라 예측된다. 본연구에서 분석된 QTL의 특정형질과 연관된 유전분산은 개개의 염색체 별로 볼 때 매우 큰 경향을 보이고 있으며 더욱이 계능 전반에 걸친 대상 형질의 QTL 유전분산(각각의 QTL이 상가적으로 작용한다고 가정하였을 때)을 합하면 매우 높은 유전분산을 보이고 있다. 그러니 현재로서는 동일한 형질에 작용하는 여러부위의 염색체내의 QTL이 상위성작용이 보고 되고 있으며 부분적으로 negative effect를 나타냄에 따라 정확히 누적적인 수치로 표현 될 수 없을 것으로 생각된다. 따라서 본연구로부터 도출된 결과는 단일 QTL 분석모형을 활용한 genome scanning 관점에서의 QTL 존재를 가늠한 것으로 간주되어야 하며 또한 단일 형질, 단일 염색체 위치에 따른 후보 유전자 탐색에 필요한 강력한 통계량을 제시할 수 있을 것으로 생각된다. 본 연구에서 확인될 수 있는 QTL 좌위의 염색체 내의 위치를 도식한 결과를 제시하였다(Figure 26-50).

Table 73. Chromosome-wide significant and suggestive associations of chromosomal regions with growth, carcass and meat quality traits.

SSC	Trait	Loc. (cM)	F	Additive		Dominance		var %	MSE
				estimate	S.E	estimate	S.E		
1	Hunter-b	57	5.16	0.739	0.232	-0.072	0.411	9.93	2.764
1	Hunter-L	70	4.75	2.030	0.678	1.228	1.076	9.97	24.458
2	Birth weight	25	4.88	-0.084	0.036	-0.119	0.067	16.26	0.043
2	ADG ^a (12to30wks)	155	6.03	0.016	0.020	0.098	0.029	26.15	0.010
2	WHC ^b	146	4.98	-1.276	0.974	2.023	1.443	8.35	22.001
4	ADG(12to30wks)	56	5.09	-0.012	0.014	-0.057	0.019	9.14	0.010
5	Hunter-b	80	5.29	-0.306	0.200	-0.883	0.324	8.89	2.719
5	B12W ^c	77	4.90	-1.500	0.510	-0.765	0.805	6.24	20.378
6	24h-pH ^d	72	5.04	-0.024	0.031	-0.137	0.047	8.68	0.057
6	Carcass weight	78	6.55	-2.337	1.785	9.341	2.771	15.15	162.024
6	Cooking loss	109	5.43	-1.535	0.561	1.843	0.833	13.92	14.560
6	B5W ^c	77	5.58	-0.037	0.245	1.228	0.373	14.36	2.631
6	ADG(birth to 5 wks)	76	5.07	0.001	0.001	0.033	0.01	12.50	0.002
6	Body fat ^f	98	4.78	-1.498	0.726	2.811	1.119	12.87	24.060
6	B12W	78	6.31	-1.213	0.861	4.410	1.337	14.76	27.925
6	IMF ^g	105	9.34	1.153	0.455	-2.329	0.705	26.58	9.533
7	24h-pH	9	6.88	-0.142	0.048	-0.150	0.087	27.39	0.057
7	Body fat	23	8.30	1.860	0.525	-3.282	1.065	18.38	24.058
7	Hunter-A	1.6	8.31	0.812	0.326	1.505	0.516	16.93	5.292
7	Hunter-b	101	6.27	0.273	0.220	0.987	0.327	10.16	2.764
7	Shear force	59	6.19	0.550	0.159	-0.060	0.240	8.72	1.764
8	B30W ^h	0	6.57	-5.055	2.122	6.080	2.895	8.02	274.506
8	B12W	0	5.88	-1.235	0.792	2.818	1.081	7.25	37.925
8	Birth weight	140	4.75	0.078	0.035	-0.142	0.070	18.68	0.043
8	IMF	38	5.84	1.225	0.474	-1.300	0.819	12.31	9.531
10	Driploss	146	5.85	0.174	0.284	-1.564	0.463		5.723
12	IMF	112	9.47	1.537	0.393	-1.326	0.718		8.483
12	Hum-L	138	6.18	-1.178	0.496	-1.921	0.760		22.680
13	BWT	131	6.25	-0.077	0.022	0.019	0.035		0.035
14	12ADG	100	6.89	0.010	0.13	0.088	0.024		0.009
15	30WT	131	5.28	-1.704	1.146	-6.576	2.355		77.311
15	BFT	153	5.65	1.6838	0.507	-0.479	0.760		21.968
15	Heatloss	126	7.22	1.763	0.466	0.262	0.906		14.639
15	12ADG	41	5.32	-0.018	0.013	0.063	0.022		0.009
15	Bosuriuk	112	7.49	-1.918	0.496	0.036	0.800		23.488
16	30wt	52	6.84	-2.017	1.097	5.370	1.632		77.783
17	FAT	14	5.14	-1.061	0.734	3.838	1.376		21.466

a average daily gain, b water holding capacity, c body weight at 12 weeks of

age, d Meat pH at 24 hours after slaughtering, e body weight at 5 weeks of age, f body fat including abdominal and trimmed fat, g intramuscular fat content, h body weight at 30 weeks of age

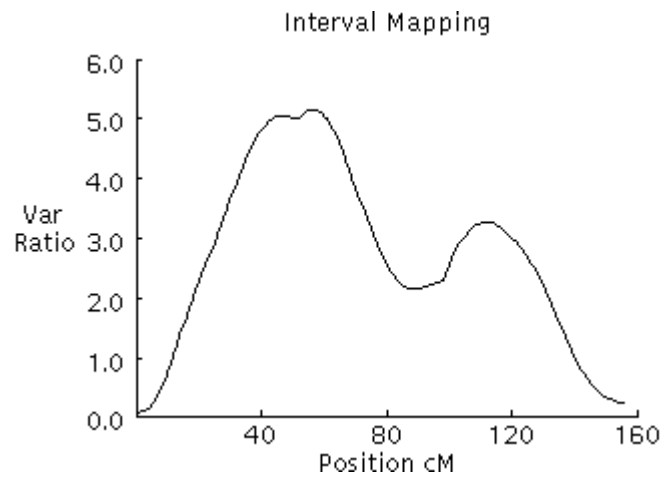


Figure 26. F-ratio curves for Hunter-b on chromosome 1. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

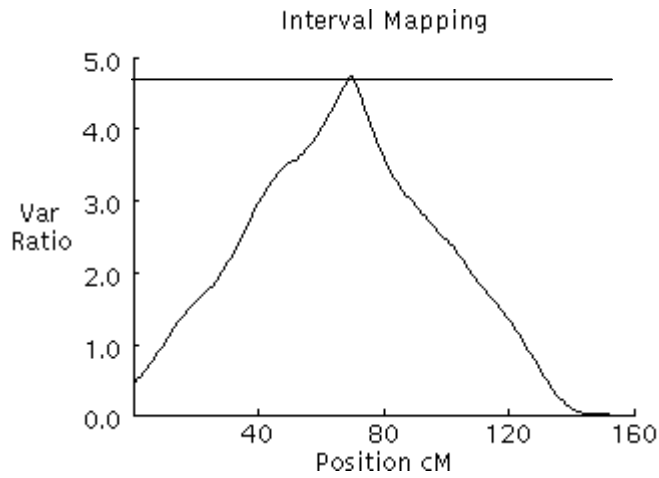


Figure 27. F-ratio curves for Hunter-L on chromosome 1. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

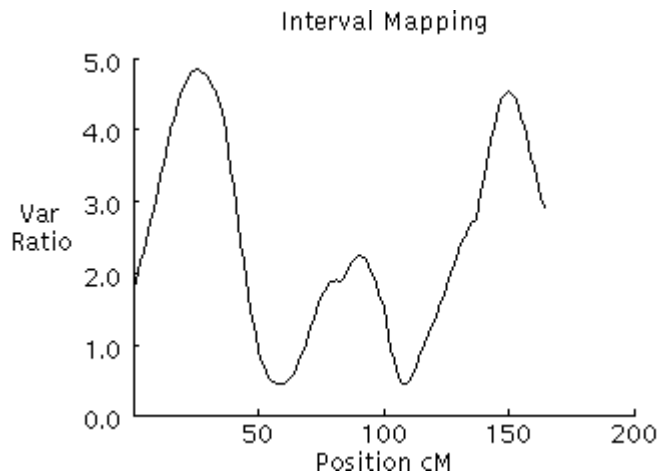


Figure 28. F-ratio curves for birth weight on chromosome 2. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

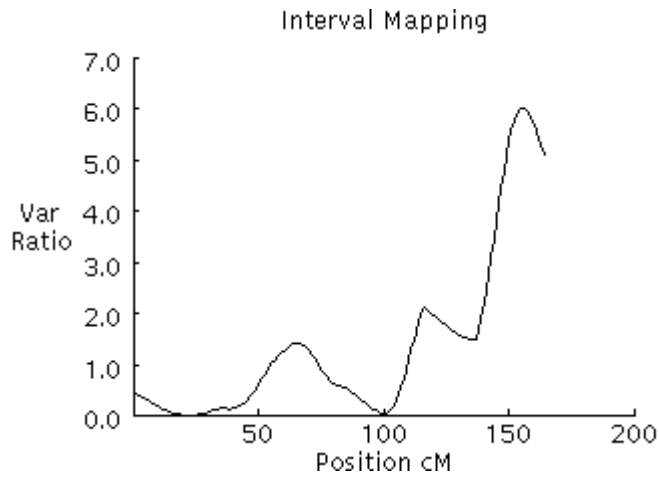


Figure 29. F-ratio curves for average daily gain from 12 to 30 weeks of age on chromosome 2. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

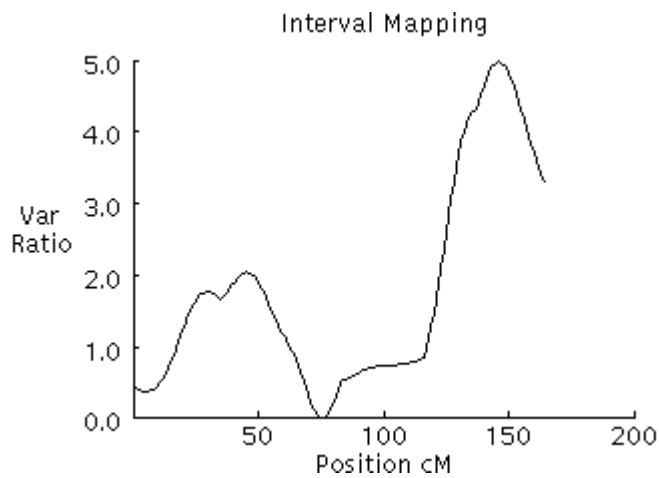


Figure 30. F-ratio curves for water holding capacity on chromosome 2. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

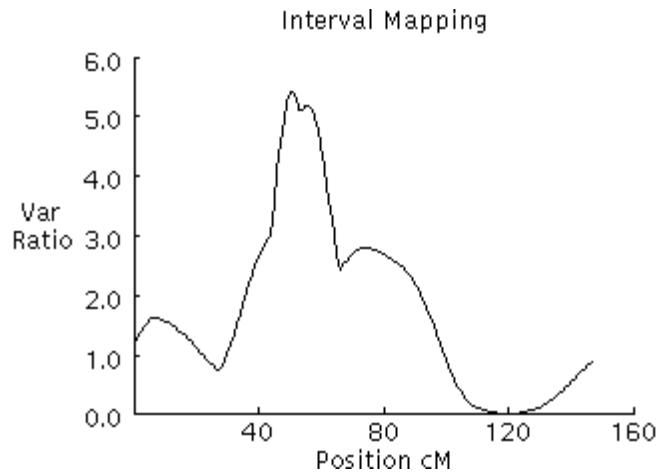


Figure 31. F-ratio curves for average daily gain from 12 to 30 weeks of age on chromosome 4. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

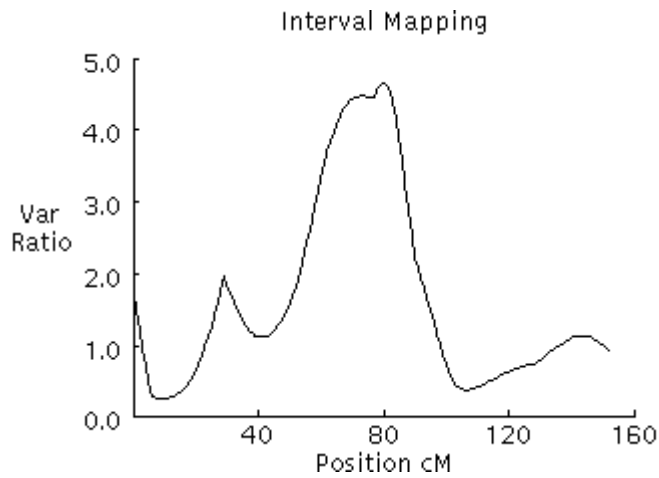


Figure 32. F-ratio curves for Hunter-b on chromosome 5. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

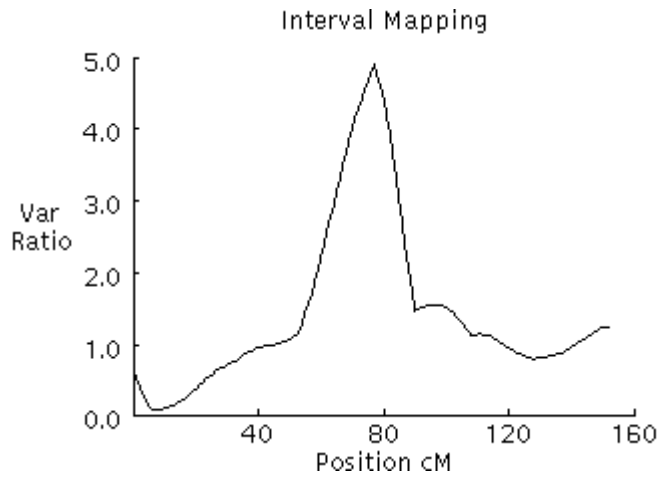


Figure 33. F-ratio curves for body weight at 12 weeks of age on chromosome 5. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates of 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

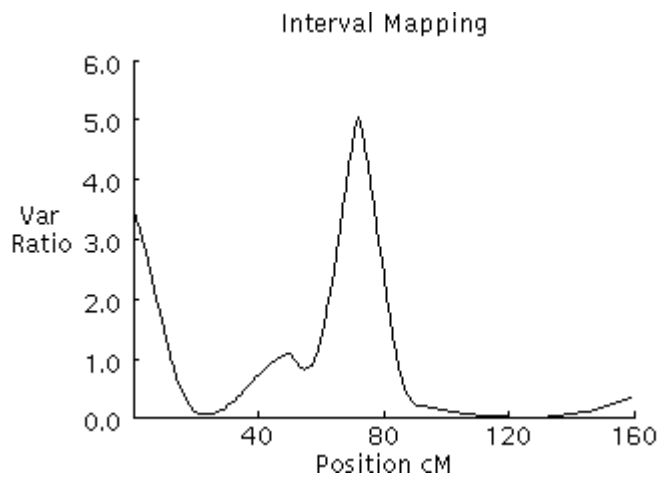


Figure 34. F-ratio curves for muscle pH at 24 h after slaughtering on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates of 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

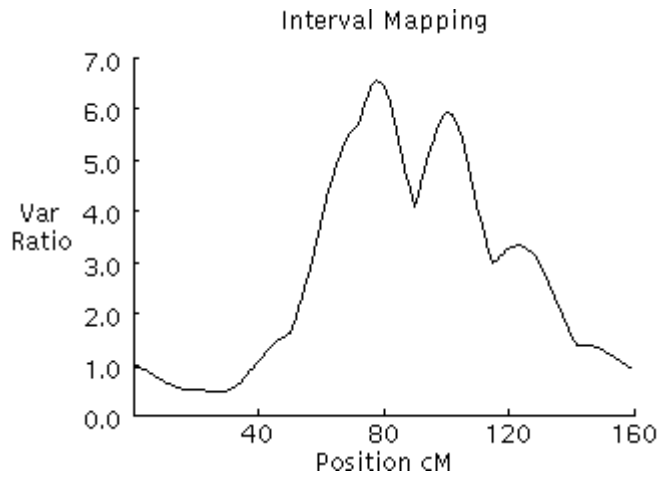


Figure 35. F-ratio curves for carcass weight on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

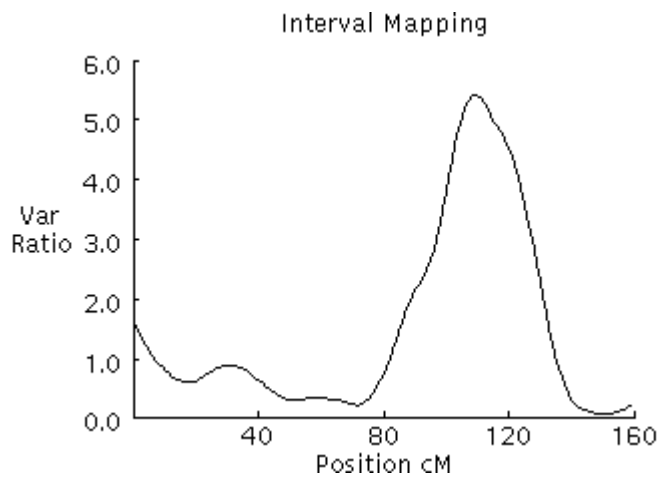


Figure 36. F-ratio curves for cooking loss on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

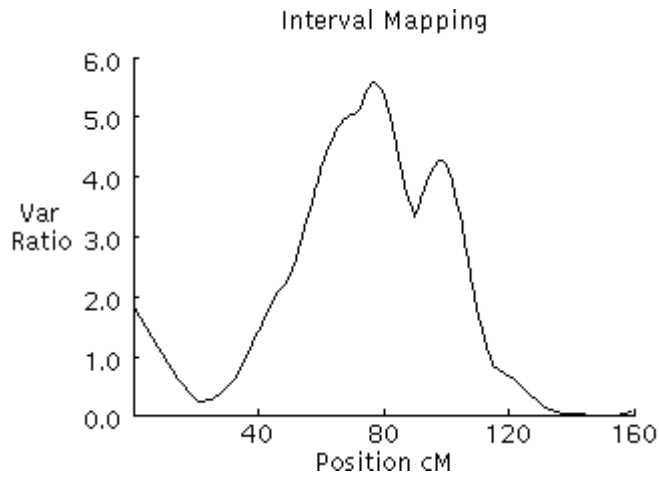


Figure 37. F-ratio curves for body weight at 5 weeks of age on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

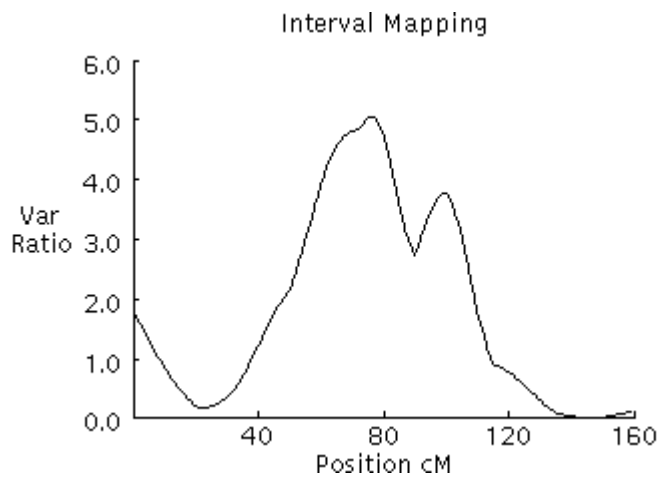


Figure 38. F-ratio curves for average daily gain from birth to 5 weeks of age on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

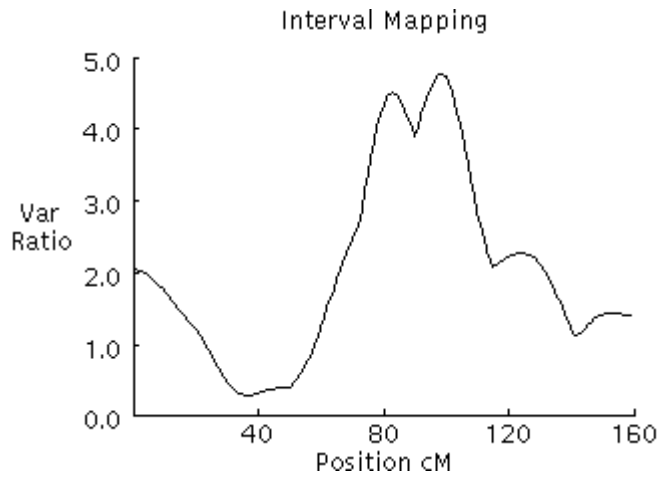


Figure 39. F-ratio curves for body fat on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

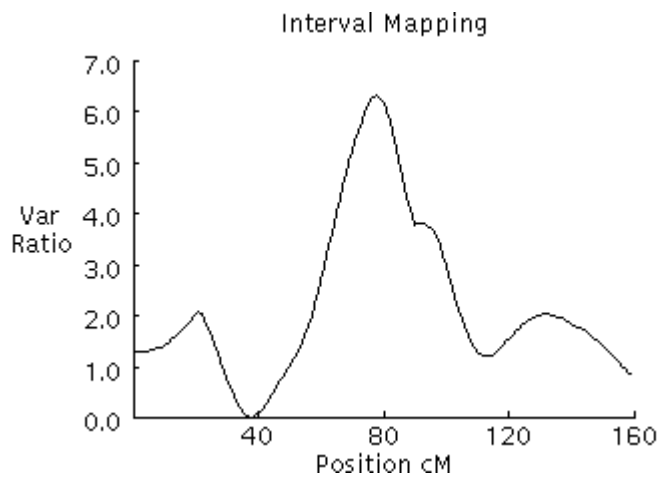


Figure 40. F-ratio curves for body weight at 12 weeks of age on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

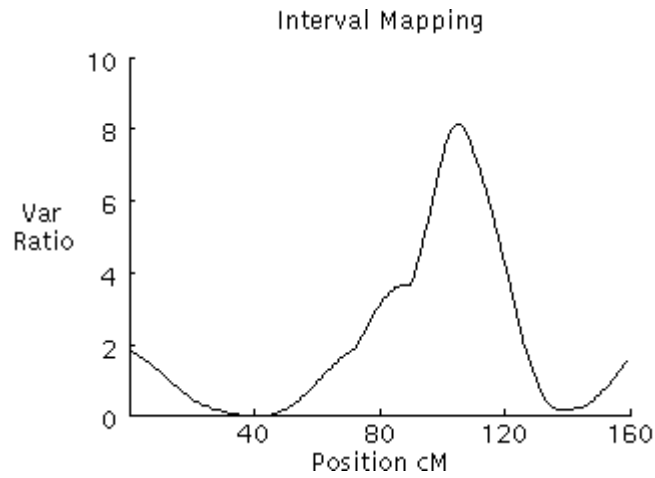


Figure 41. F-ratio curves for intramuscular fat on chromosome 6. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

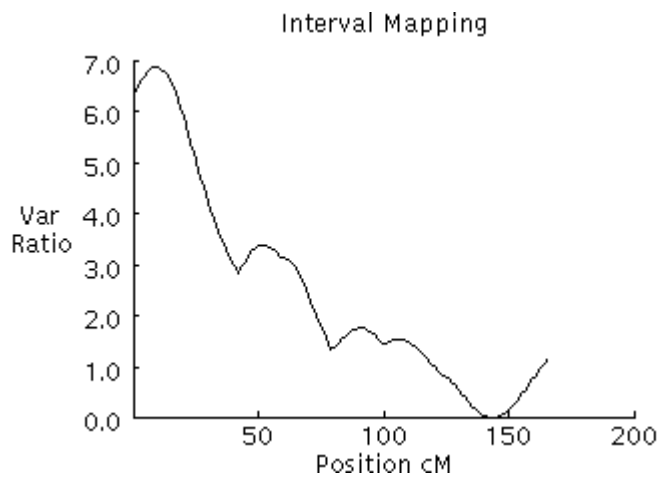


Figure 42. F-ratio curves for muscle pH at 24 h after slaughtering on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

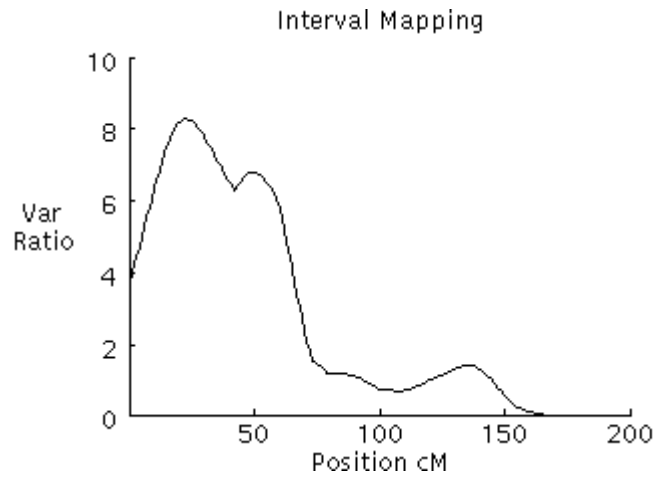


Figure 43. F-ratio curves for body fat on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

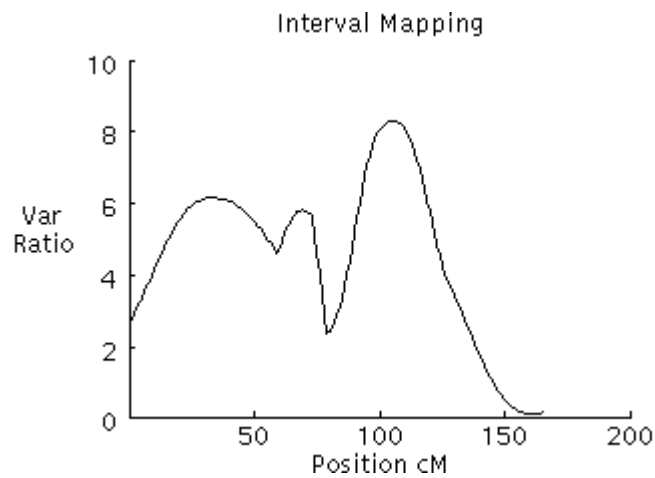


Figure 44. F-ratio curves for Hunter-a on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

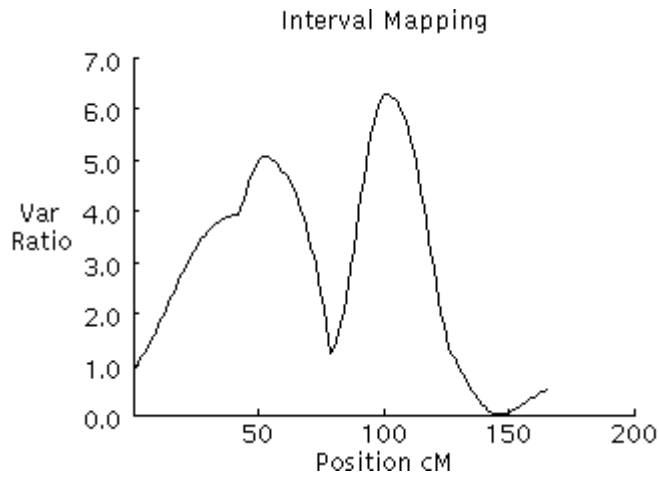


Figure 45. F-ratio curves for Hunter-b on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

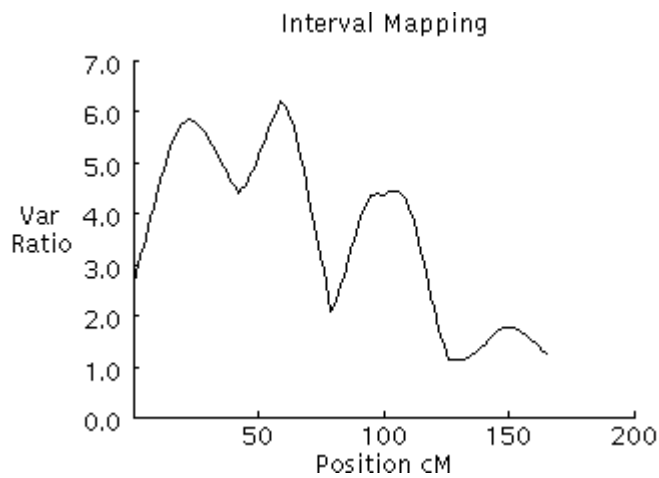


Figure 46. F-ratio curves for shear force on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

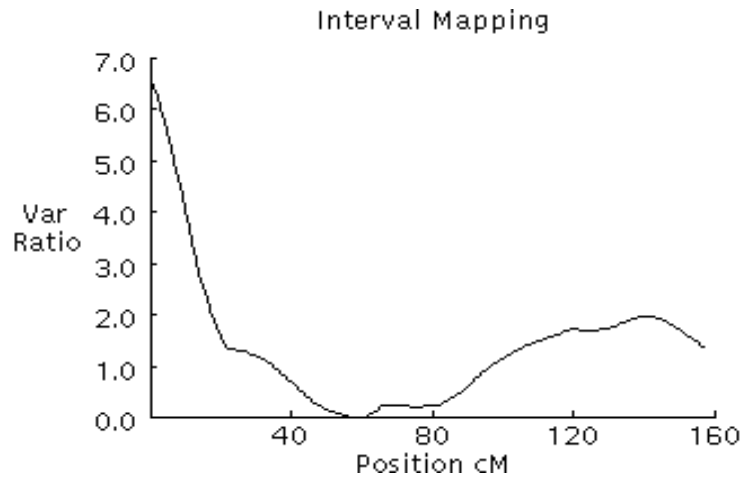


Figure 47. F-ratio curves for body weight at 30 weeks of age on chromosome 8. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line represents the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

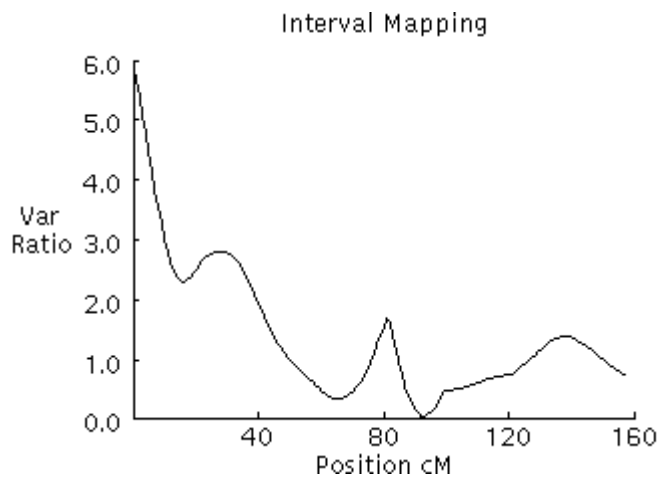


Figure 48. F-ratio curves for body weight at 12 weeks of age on chromosome 8. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

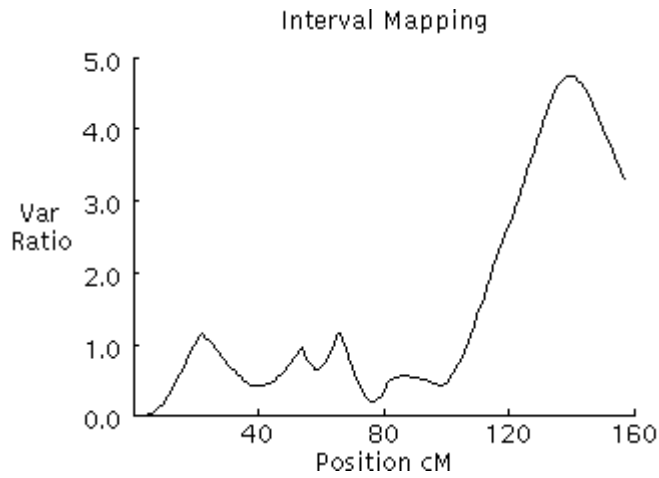


Figure 49. F-ratio curves for birth weight on chromosome 8. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

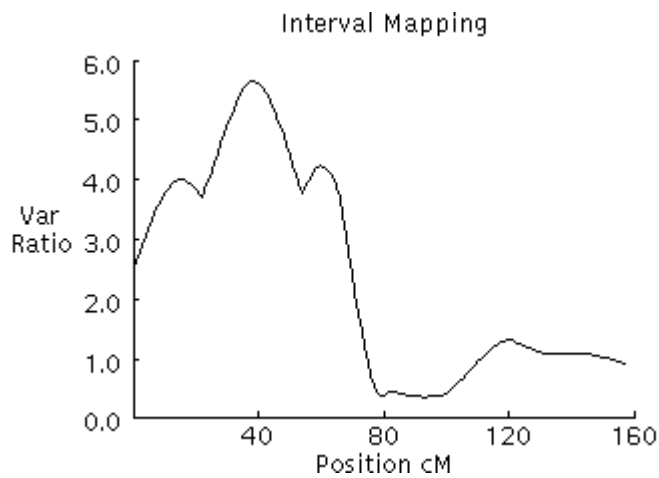


Figure 50. F-ratio curves for intramuscular fat on chromosome 8. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio. The horizontal line indicates the 5% chromosome-wise significance level from the permutation test.

2) 번식형질 QTL

(1) 유두수(teat number)

번식형질 중 유두수는 어미돼지가 포유 시킬 수 있는 한배새끼 돼지의 수와 밀접한 관계를 가지고 있어 암돼지의 포유능력(Mothering ability)을 평가할 수 있는 중요형질이기에 때문에 양돈사업에서의 전통적 선발요소로 응용되어져 왔다(Pumfrey 등, 1980). 특히, 복당산자수보다 유두수가 적을 때 막대한 영향을 미치며 일반적으로 이유자돈의 수가 유두수보다 많은 경우는 극히 드물다(Skjervold, 1963).

Permutation test에 의해 결정되어진 threshold 보다 높은 값의 검정통계량(F-ratio)이 산출되는 지점에 바로 QTL이 존재하는 것으로 추정 할 수 있다. 좌측, 우측 및 전체 유두수로 나누어 조사한 결과, Table 72에서 보는 바와 같이 유두수에 영향을 미치는 QTL은 18개의 상염색체 중 4개의 염색체에 4개의 QTL 지역이 존재하는 것으로 나타났다.

3번 염색체와 7번 염색체에서 5% 유의수준일 때 전체 유두수에 대한 QTL이 있을 것으로 추정되었고, 9번 염색체에서 1%의 높은 유의수준에서 우측과 전체 유두수에 대한 QTL이 존재할 것으로 나타났다. 14번 염색체에서 좌측 유두수에 대한 QTL이 5% 유의수준에서 나타났다.

염색체 3번에 존재하는 QTL은 Fig. 51에서 나타낸 바와 같이 76cM(SW902~S0167)으로 SW902(75.9cM)의 위치와 거의 일치한다. Rohrer 등(2000)에 의하면 유두수에 영향을 미치는 QTL은 3번 염색체의 84cM지역(SW142, SW1693, S0358)이었으며, SW902의 위치는 약 55cM에서 60cM 사이로 본 연구 결과와는 차이가 나타났다. 또한 Fig. 52에서는 염색체 7번에서 나타난 암시적인 QTL이 67cM지역(SW1856~SWR2036)으로 표지인자 SW1856(66.9cM)와 거의 일치하는 위치를 보이고 있다. Wada 등(2000)이 100~120cM 사이에서(SW1122, F20, SJ047, SW147) genome-wise 유의수준이 0.1%인 QTL을 보고 한 것과 위치의 차이를 보였다. 또한 Cassidy 등(2001)이 62cM(SW2155~TNF)지역에서 10%의 유의수준의 QTL이 있는 것으로 보고한 바 본 논문의 결과와 유사한 지역으로 추정된다.

Fig. 53 및 Fig. 54에서는 9번 염색체에서 우측과 전체 유두수에 영향을 미치는 고도의 유의적인 QTL이 136cM(S0295~SW749)으로 거의 염색체 말단부위에 있는 것으로 나타났다. Wilkie 등(1999)은 이 지역에서 임신기간에 영향을 미치는 유의적인 수준 ($p < 0.005$)의 QTL이 존재하는 것으로 보고하였으며, 표지인자 간격(SW174~SW1651)은 23.5cM이었다. 또한 Fig. 55의 14번 염색체에서 나타난 좌측 유두수에 영향을 미치는 QTL은 30cM지역에서 발견되었다.

Rohrer(2000)는 유두수에 영향을 미치는 QTL을 1번, 3번 및 10번 염색체에서 발견하고, 3번과 10번 염색체의 QTL은 유두수를 증가시키지만 1번 염색체의 QTL은 유두수를 오히려 감소시킨다고 보고하였다. 서 등(1996)에 의하면 좌측이나 우측 유두수와 전체 유두수간 상관관계가 매우 높게 추정되므로, 전체 유두수에 대하여 선발하면 선발된 형질 뿐만 아니라 좌측 유두수나 우측 유두수에도 개량의 효과가 나타날 것으로 보고하였다. 이에 좌측이나 우측중 한 곳에 대해 영향을 미치는 QTL보다 전체 유두수에 대해 영향을 미치는 QTL이 유두수에 대해 보다 큰 영향력을 미치는 QTL로 추정할 수 있을 것이다.

유전력이 낮은 형질들 중 특히 번식 형질에 관한 QTL을 찾고자 하는 연구는 활발히 진행되고 있으나, 다른 양적 형질들에 비해 많은 시간과 노력을 필요로 하며 정확한 결과를 위해서는 조사되어지는 기준집단의 크기와 수가 절대적 영향을 미치게 된다. 유두수는 직접 MAS에 적용하기에는 적합하지 않지만, 다른 번식형질에 비해 관찰이 용이하다는 장점을 가지고 있으며 다른 축종에서 볼 수 없는 품종간, 개체간 유두수의 차이를 보이므로 생물학적 기능의 이해를 위한 기회로 충분히 이용될 수 있다(Cassady 등, 2001).

Table 74. Chromosome-wide significant and suggestive associations of chromosomal regions with teat number

SSC	Teat Side	Locus (cM)	F-ratio	Additive effect	Dominance effect	Threshold	
						5%	1%
3	Total	76	5.02*	-0.313±0.102	0.134±0.143	4.834	6.99
7	Total	67	5.02*	-0.314±0.102	0.109±0.144	4.973	7.04
9	Right	136	7.69**	-0.281±0.080	-0.209±0.121	4.885	6.891
	Total	136	8.99**	-0.485±0.131	-0.401±0.198	5.011	7.169
14	Left	30	5.11*	0.216±0.070	0.079±0.109	4.705	7.121

*p<0.05, **p<0.01

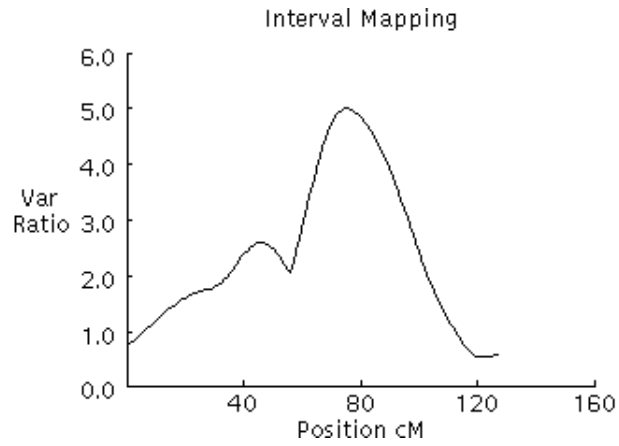


Figure 51. F-ratio curve for number of total teat on chromosome 3. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio.

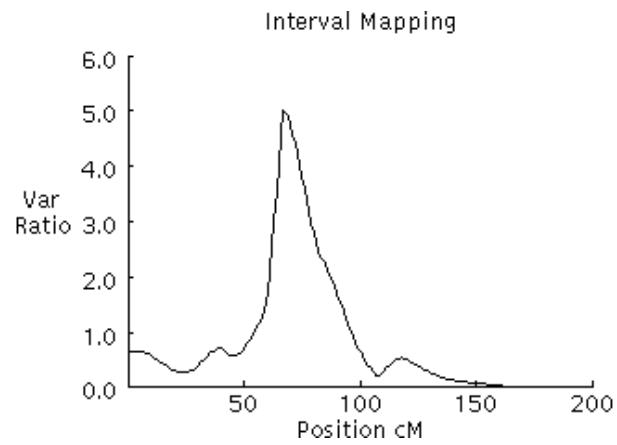


Figure 52. F-ratio curve for number of total teat on chromosome 7. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio.

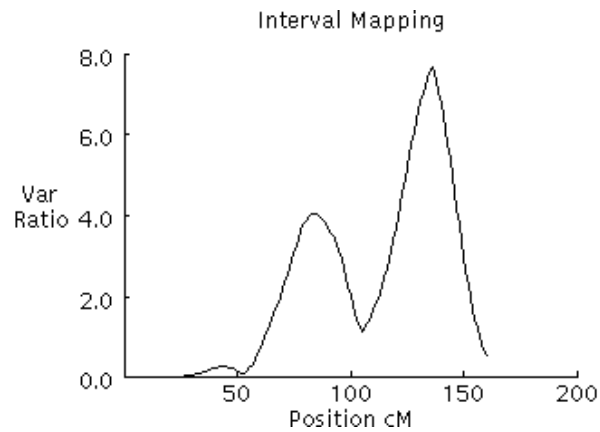


Figure 53. F-ratio curve for number of right teat on chromosome 9. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio.

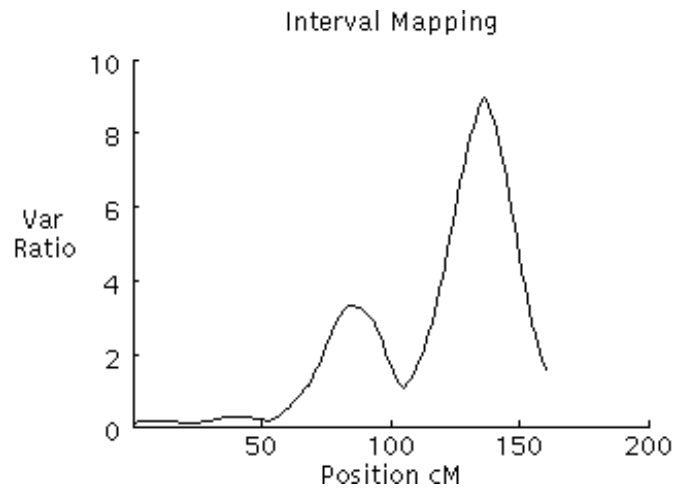


Figure 54. F-ratio curve for number of total teat on chromosome 9. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio.

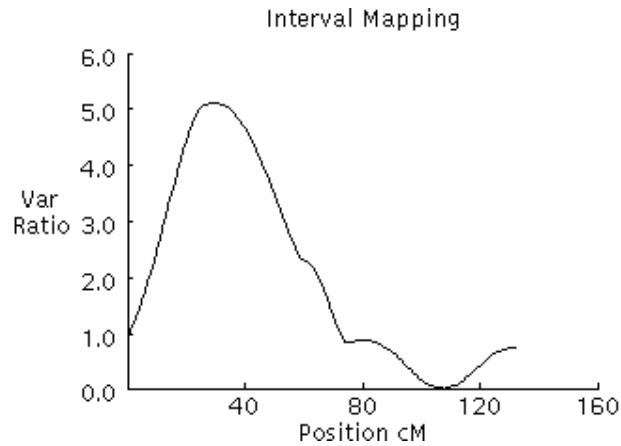


Figure 55. F-ratio curve for number of left teat on chromosome 14. The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio.

(2) 산자수(litter size)

Wilkie 등(1996)은 Meishan과 Yorkshire 교배집단을 이용하여 난소길이와 배란율에 대한 QTL을 염색체 8번, 복당산자수에 관여하는 QTL을 염색체 6번, 그리고 자궁길이에 대한 QTL을 염색체 8번에 존재하는 것으로 보고하였다. 프랑스의 Milan 등(1998)의 실험에 의하면 산자수 1두를 증가시키는 QTL은 Rathje 등(1997)의 결과와 마찬가지로 8번 염색체에서 발견되었다. 8번 염색체에 존재하는 다배란에 관련된 QTL은 상당히 흥미로운 사실이며 이는 면양의 Booroola 유전자와도 같은 지역에 위치한다. Short 등(1997)은 상업돈군에서 이 유전자가 산자수에 효과가 있는 것으로 밝혀냈다.

Table 75. Chromosome-wide significant and suggestive associations of chromosomal regions with litter size.

SSC	Traits	Locus (cM)	F-ratio	Additive effect	Dominance effect	Threshold	
						5%	1%
13	litter size	61	114.53	-0.313±0.102	0.134±0.143	46.313	87.015
16	litter size	30	17.22	-0.314±0.102	0.109±0.144	11.521	20.324

이 밖에도 몇 개의 제한된 염색체에서 번식형질과 관련된 QTL 확인이 이루어지고 있는데, 4번, 6번(Wilkie 등, 1996), 7번(Wilkie 등, 1996; Milan 등, 1998) 그리고 4번, 13번, 15번 염색체(Rathje 등, 1997)에서 주로 연구중에 있다. 본 연구에서 산자수에 대한 QTL은 염색체 13번, 16번에서 감지되었다(Table 75, Fig. 56).

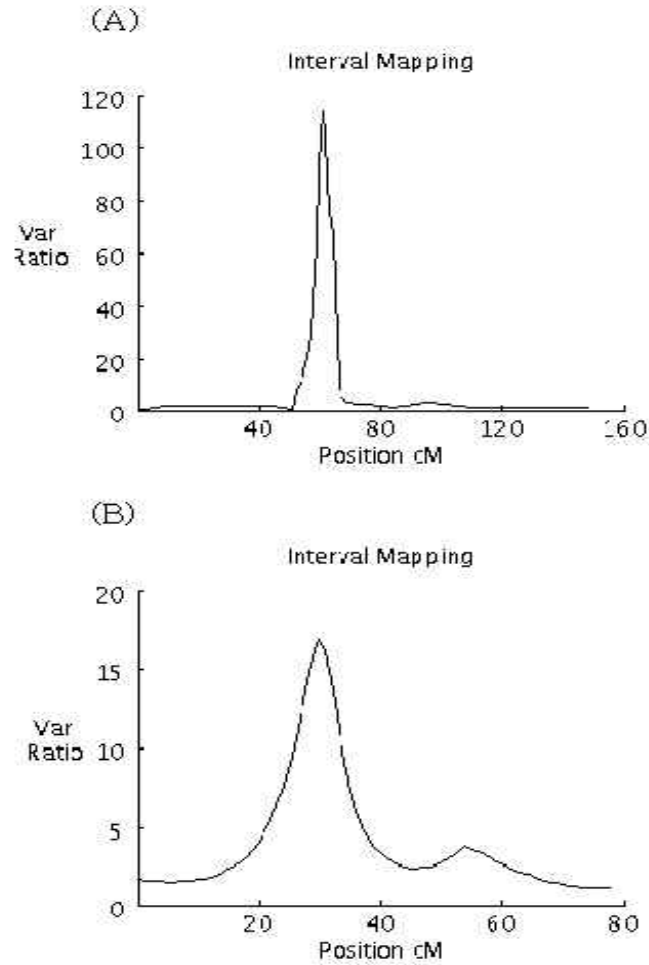


Figure 56. F-ratio curves for litter size on chromosome 13(A) and on chromosome 16(B). The x-axis indicates the relative position on the linkage map. The y-axis represents the F-ratio

Table 76은 육질관련 형질에 대한 상가적 효과와 우성효과를 포함한 Mendelian 모델로 Chromosome-wide와 Single position에서의 5%와 1%의 threshold와 imprinting 효과까지 포함한 imprinting 모델에서의 threshold를 나타내었다.

Table 76. Chromosome-wide and single position significance thresholds by permutation under Mendelian genetic model and full imprinting model for meat quality

Chr.	Trait	Mendelian model ^a				Imprinting model ^b			
		Chromosome-wide		Single position		Chromosome-wide		Single position	
		5%	1%	5%	1%	5%	1%	5%	1%
SSC2	<i>24-pH</i>	4.70	6.13	2.70	3.95	4.21	5.65	2.94	4.03
	<i>BFT</i>	4.65	5.60	2.74	3.58	4.19	5.94	2.75	3.79
	<i>FAT</i>	4.75	5.51	2.63	3.69	4.40	5.87	3.04	3.58
	<i>Hun-a</i>	4.89	5.56	2.78	4.24	4.30	6.03	3.12	4.17
	<i>Hun-b</i>	4.64	5.57	2.58	3.51	4.49	6.19	2.89	4.50
	<i>Shear</i>	4.59	5.67	2.71	3.88	4.37	6.17	3.10	3.07
SSC6	<i>24-pH</i>	4.70	6.51	2.79	5.04	4.29	6.05	2.69	4.08
	<i>BFT</i>	4.81	7.04	3.11	5.20	4.40	5.96	2.78	4.18
	<i>FAT</i>	4.60	7.21	3.08	5.15	4.48	5.94	2.68	3.88
	<i>Heatloss</i>	4.84	7.41	2.87	4.95	4.81	6.17	2.59	3.99
	<i>Hun-a</i>	4.53	7.15	2.75	4.87	4.37	5.92	2.92	3.79
SSC7	<i>24-PH</i>	4.39	6.36	3.00	4.83	4.29	5.88	2.87	3.95
	<i>BFT</i>	4.67	5.45	2.95	3.88	4.37	5.97	2.84	3.89
	<i>FAT</i>	4.54	5.77	2.73	3.61	4.25	5.78	2.56	3.76
	<i>Hun-a</i>	4.77	5.39	2.52	3.68	4.50	5.92	2.74	3.94
	<i>Hun-b</i>	4.88	5.17	2.72	4.28	4.08	5.81	2.59	3.95
	<i>Shear</i>	4.65	5.42	2.67	3.33	4.09	6.09	2.97	4.03

^a QTL is the test statistic for the presence of a QTL under a genetic model with additive and dominance effect

(2 d.f.)

^b QTL is the test statistic for the presence of a QTL under a genetic model with additive, dominance and imprinting effect. (3 d.f.)

라. QTL 분석 및 모니터링 설정

1) QTL 검증을 위한 유의적 임계수준 결정(Significant threshold)

염색체 2번, 6번, 7번에서 Mendelian과 Imprinting 모델 하에서 QTL을 발굴하기 위해 permutation test를 통하여 threshold를 결정하였다. Table 77에는 성장관련 형질 및 육질 관련 형질에 대한 상가적 효과와 우성효과를 포함한 Mendelian 모델로 Chromosome-wide와 Single position에서의 5%와 1%의 threshold와 imprinting 효과까지 포함한 imprinting 모델에서의 threshold를 나타내었다.

분석에 설정된 모델별 각각의 검정 통계량을 결정하는 임계수준은 유사한 경향을 보이고 있지만 본 연구에서 볼 때 형질별로는 다소 상이한 임계수준을 보임에 따라 형질별 임계치의 설정을 위해 경험적 분포 모형을 통해 임계수준을 설정할 수 있는 것이 바람직한 것으로 생각된다.

Table 77. Chromosome-wide and single position significance thresholds by permutation under Mendelian genetic model and full imprinting model.

Chr.	Trait	Mendelian model ^a				Imprinting model ^b			
		Chromosome-wide		Single position		Chromosome-wide		Single position	
		5%	1%	5%	1%	5%	1%	5%	1%
SSC2	<i>Bwt</i>								
	<i>Postwadg</i>	4.80	6.30	2.70	4.29	4.18	5.88	3.07	3.79
SSC6	<i>Carcw</i>	4.64	5.82	2.70	4.65	4.25	5.79	2.67	3.99
	<i>t</i>	4.99	6.98	2.90	4.81	4.31	5.88	2.85	4.17
	<i>Startwt</i>	4.78	7.30	3.21	5.04	4.67	6.09	2.98	3.84
	<i>Postwadg</i>	4.57	6.70	3.20	5.27	4.14	5.68	3.05	4.10
SSC7	<i>Wt5kw</i>	4.90	7.10	2.85	4.88	4.30	5.79	3.11	3.96
	<i>Bwt</i>	4.62	6.02	2.59	3.49	4.27	6.10	2.88	4.14
	<i>Postwadg</i>	4.71	6.17	2.60	3.27	4.25	5.90	3.07	3.99

^aQTL is the test statistics for the presence of a QTL under a genetic model with additive and dominance effect(2 d.f.)

^bQTL is the test statistics for the presence of a QTL under a genetic model with additive, dominance and imprinting effect(2 d.f.)

Table 78. Chromosome-wide and single position significance thresholds by permutation under Mendelian genetic model and full imprinting model.

Chr.	Trait	Mendelian model ^a				Imprinting model ^b			
		Chromosome-wide		Single position		Chromosome-wide		Single position	
		5%	1%	5%	1%	5%	1%	5%	1%
<i>SSC2</i>	<i>24-pH</i>	4.70	6.13	2.70	3.95	4.21	5.65	2.94	4.03
	<i>BFT</i>	4.65	5.60	2.74	3.58	4.19	5.94	2.75	3.79
	<i>FAT</i>	4.75	5.51	2.63	3.69	4.40	5.87	3.04	3.58
	<i>Hun-a</i>	4.89	5.56	2.78	4.24	4.30	6.03	3.12	4.17
	<i>Hun-b</i>	4.64	5.57	2.58	3.51	4.49	6.19	2.89	4.50
	<i>Shear</i>	4.59	5.67	2.71	3.88	4.37	6.17	3.10	3.07
<i>SSC6</i>	<i>24-pH</i>	4.70	6.51	2.79	5.04	4.29	6.05	2.69	4.08
	<i>BFT</i>	4.81	7.04	3.11	5.20	4.40	5.96	2.78	4.18
	<i>FAT</i>	4.60	7.21	3.08	5.15	4.48	5.94	2.68	3.88
	<i>Heatloss</i>	4.84	7.41	2.87	4.95	4.81	6.17	2.59	3.99
	<i>Hun-a</i>	4.53	7.15	2.75	4.87	4.37	5.92	2.92	3.79
<i>SSC7</i>	<i>24-pH</i>	4.39	6.36	3.00	4.83	4.29	5.88	2.87	3.95
	<i>BFT</i>	4.67	5.45	2.95	3.88	4.37	5.97	2.84	3.89
	<i>FAT</i>	4.54	5.77	2.73	3.61	4.25	5.78	2.56	3.76
	<i>Hun-a</i>	4.77	5.39	2.52	3.68	4.50	5.92	2.74	3.94
	<i>Hun-b</i>	4.88	5.17	2.72	4.28	4.08	5.81	2.59	3.95
	<i>Shear</i>	4.65	5.42	2.67	3.33	4.09	6.09	2.97	4.03

^aQTL is the test statistics for the presence of a QTL under a genetic model with additive and dominance effect(2 d.f.)

^bQTL is the test statistics for the presence of a QTL under a genetic model with additive, dominance and imprinting effect(2 d.f.)

최근 발표되고 있는 몇몇 보고를 보면(Jeon;2001, De Korning;2002 등) 경제형질과 연관된 몇몇 주요유전자의 발현 양상이 일반적인 멘델리안 패턴을 보이지 않는 경우가 있으며 특히 genome scanning 에 의한 QTL 좌위 역시 imprinting pattern을 보인다는 결과를 제시하고 있다. 따라서 현재 발표되는 QTL 좌위의 발현 양상에 대한 검증이 요구되고 있으며 이러한 측면에서 QTL의 imprinting 여부와 관련된 분석이 요구되고 있다.

본 연구에서는 일반적인 멘델리안 모형과 임프린팅 모형을 통해 분석되어 확인된 일정한 유의 수준을 가지고 있는 QTL의 발현 양상을 비교 분석하였다.

분석모형(mendelian , imprinting model)에 따른 최종 QTL의 발현 양상에 대한 검증결과를 보면 (table 78) 염색체 2번에서 확인된 24-Ph 연관 QTL과 염색체 6번에서 확인된 Total teat 형질 및 이유후의 일당증체량(Postwadg) 연관 QTL이 imprinting pattern을 보일 수 있는 가능성이 높은 것으로 분석 되었다(Fig 57-71).

Table 79. Test statistics and location of QTL that exceed single test significance (5%) under regression method

Chr.	Trait	Genetic model			
		Mendelian model		Imprinting model	
		Location(cM)	F-Value	Location(cM)	F-Value
	<i>Bwt</i>	25	4.88*	26	3.29
SSC2	<i>Postwadg</i>	155	6.03*	155	4.25*
	<i>Carcwt</i>	78	6.55*	103	4.76*
SSC6	<i>Startwt</i>	78	6.31*	80	5.87*
	<i>Postwadg</i>	0	4.28	0	4.16
	<i>Wt5kw</i>	77	5.58*	79	4.25*
	<i>Bwt</i>	126	4.45	126	3.00
SSC7	<i>Postwadg</i>	16	4.52	59	4.00

* Significant at the 5% chromosomewide level

Table 80. Test statistics and location of QTL that exceed single test significance (5%) under regression method

Chr.	Trait	Genetic model			
		Mendelian model		Imprinting model	
		Location(cM)	F-Value	Location(cM)	F-Value
<i>SSC2</i>	<i>BFT</i>	-	NS	141	2.86
	<i>FAT</i>	131	3.30	-	NS
	<i>Hun-a</i>	147	3.24	-	NS
	<i>Shear</i>	96	4.10	95	2.96
<i>SSC6</i>	<i>24-pH</i>	72	5.04*	72	4.22*
	<i>BFT</i>	99	3.95	103	3.59
	<i>FAT</i>	98	4.78*	110	5.80*
	<i>Heatloss</i>	109	5.43*	112	3.71
	<i>Hun-a</i>	109	3.34	-	NS
<i>SSC7</i>	<i>24-pH</i>	9	6.45*	9	4.56*
	<i>BFT</i>	100	3.13	-	NS
	<i>FAT</i>	25	9.81**	22	5.53*
	<i>Hun-a</i>	105	8.14**	107	6.10**
	<i>Hun-b</i>	103	6.13*	103	4.54*
	<i>Shear</i>	59	5.80*	59	4.32*

NS : not significant (no QTL)

* Significant at the 5% chromosomewide level

** Significant at the 1% chromosomewide level

Table 81. QTL analysis for pig chromosome 2, 6, and 7 for crossbred between Korean Native Pig and Landrace

Chr.	Trait	QTL ^b		Imprinting ^c		Map position (cM)
		<i>F</i> ratio ^a	LOD	<i>F</i> ratio ^a	LOD	
SSC2	<i>Bwt</i>	3.29	2.04	N.S.	2.07	26
	<i>Postwadg</i>	4.25*	2.49	N.S.	2.64	155
SSC6	<i>Carcwt</i>	4.76*	2.72	1.07	2.95	103
	<i>Startwt</i>	5.87*	2.62	4.30*	3.61	80
	<i>Postwadg</i>	4.16	-	4.44*	2.59	0
	<i>Wt5kw</i>	4.25*	2.32	1.03	2.64	79
SSC7	<i>Postwadg</i>	4.00	2.42	0.39	2.49	59

N.S. non significant, * $P < 0.05$ ($F > 3.92$)

^a The test statistic showed evidence of suggestive linkage.

^b QTL is the test statistic for the presence of a QTL under a genetic model with additive, dominance, and imprinting effect (3 d.f.)

^c Imprinting is the test statistic for the presence of an imprinting effect (1 d.f.)

Table 82. QTL analysis for pig chromosome 2, 6, and 7 for crossbred between Korean Native Pig and Landrace

Chr.	Trait	QTL ^b		Imprinting ^c		Map position (cM)
		<i>F</i> ratio ^a	LOD	<i>F</i> ratio ^a	LOD	
SSC2	<i>BWT</i>	3.29		NS		26
	<i>Postwadg</i>	6.03		NS		155
	<i>24-pHP</i>	4.22*	2.11	5.03*	2.64	72
SSC6	<i>BFT</i>	3.59	-	2.56	2.26	103
	<i>FAT</i>	5.80*	2.00	2.54	3.57	110
	<i>Heatloss</i>	3.71*	-	2.76	2.33	112
	<i>24-pH</i>	4.56*	2.68	1.79	2.84	9
SSC7	<i>FAT</i>	5.53*	3.98	2.96	3.41	22
	<i>Hun-a</i>	6.10*	3.34	3.09	3.74	107
	<i>Hun-b</i>	4.54*	2.55	1.84	2.83	103
	<i>Shear</i>	4.32*	2.42	0.81	2.70	59

* $P < 0.05$ ($F > 3.92$), ** $P < 0.01$ ($F > 6.84$)

^a The test statistic showed evidence of suggestive linkage.

^b QTL is the test statistic for the presence of a QTL under a genetic model with additive, dominance, and imprinting effect (3 d.f.)

^c Imprinting is the test statistic for the presence of an imprinting effect (1 d.f.)

Table 83. Evidence for QTL significant at the 5% chromosome-wise level for various economic traits. Estimated significance levels(F-Value), location and

SSC	Trait	Genetic mode	Test statistic (Position,CM)	Genetic effect(s.e.)		
				Additive b	Dominance	Imprinting
SSC2	Bwt	Mendelian	4.88* (25)	-0.08(0.03)	-0.12(0.06)	
	Postwadg	Mendelian	6.03* (155)	0.02(0.02)	0.10(0.02)	
SSC6	Carcwt	Mendelian	6.55 (78)	-2.34(1.87)	9.34(2.77)	-
	24-PH	Imprinting	5.04 (72)	-0.03(0.03)	-0.14(0.04)	0.05(0.03)
	FAT	Mendelian	4.78 (98)	-1.50(0.72)	2.81(1.11)	-
	Heat loss	Mendelian	5.43 (109)	-1.54(0.56)	1.84(0.83)	-
	Start wt	Imprinting	5.87 (80)	-1.30(0.85)	4.53(1.33)	1.92(0.86)
	Total-teat	Imprinting	4.47 (142)	-0.36(0.13)	0.09(0.06)	0.32(0.14)
	Wt 5kw	Mendelian	5.58 (77)	-0.049(0.24)	1.23(0.37)	-
	Postwadg	Imprinting	4.16 (0)	-0.00(0.01)	-0.06(0.02)	-0.04(0.02)
SSC7	24-PH	Mendelian	6.45* (9)	-0.14(0.05)	-0.15(0.09)	
	FAT	Mendelian	9.81** (25)	1.86(0.52)	-3.28(1.01)	
	Hun-a	Mendelian	8.14** (107)	0.81(0.32)	1.50(0.51)	
	Hun-b	Mendelian	6.14* (103)	0.27(0.22)	0.998(0.33)	
	Shear	Mendelian	5.82* (59)	0.55(0.15)	-0.06(0.24)	

genetic effect.* significant at the 5% chromosome-wise level.

** s ignificant at the 1% chromosome-wise level.

b. Additive (a) and dominance(d) QTL effects correspond to genotype values of +a, d, and a for respectively, individuals having inherited two korean native alleles, heterozygotes and individuals with two Yorkshire alleles. Positive additive effects indicate that korean native alleles increased the trait. Negative that the korean native pigs alleles decreased it. Dominance effects are relative to the mean of the two homozygotes.

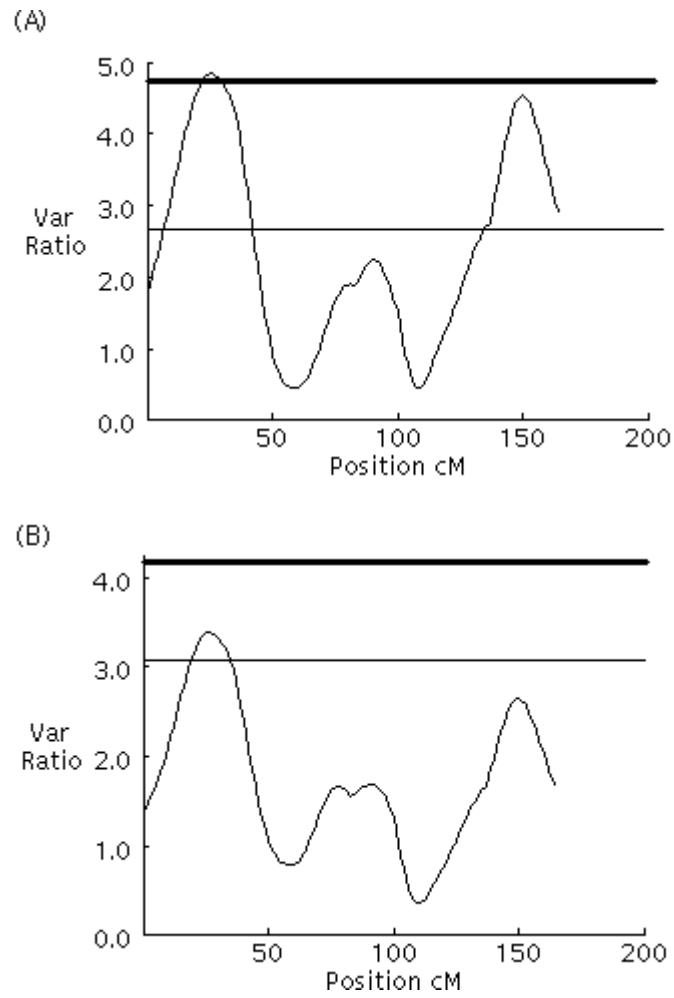


Figure 57. Test statistics profiles for chromosome 2 that might exhibit characteristics of QTL expression for BWT : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (---) significance level from the permutation test.

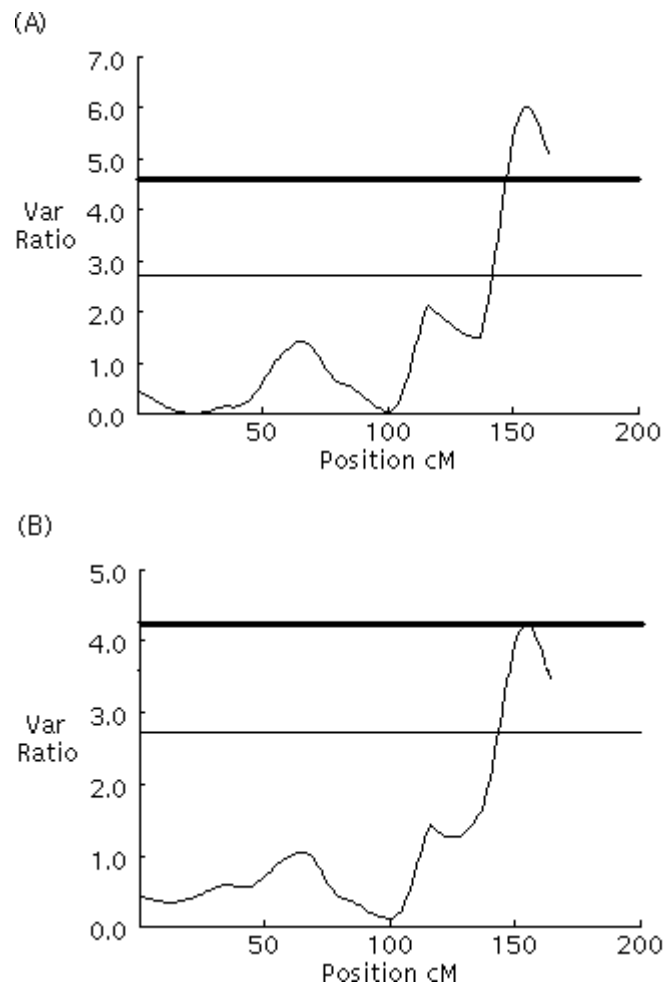


Figure 58. Test statistics profiles for chromosome 2 that might exhibit characteristics of QTL expression for PSTWADG : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

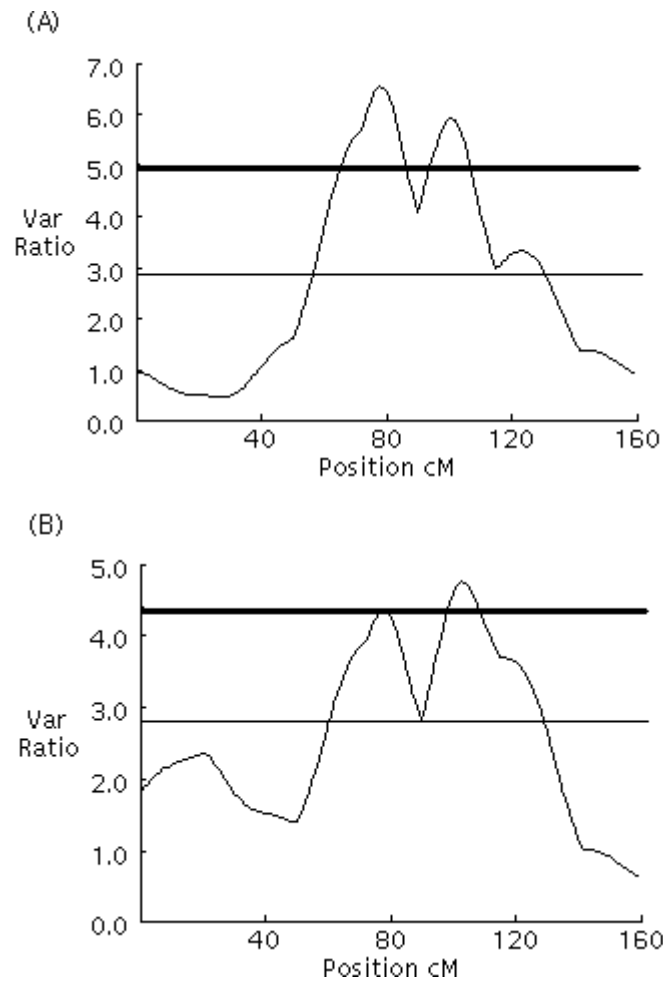


Figure 59. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for CARCWT : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

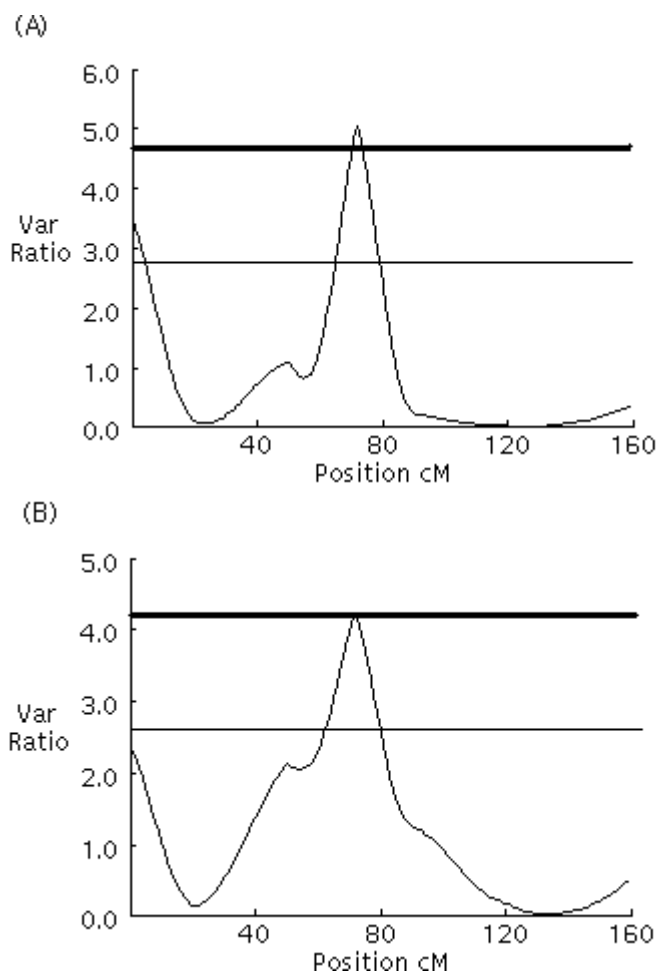


Figure 60. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for 24h_PH : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

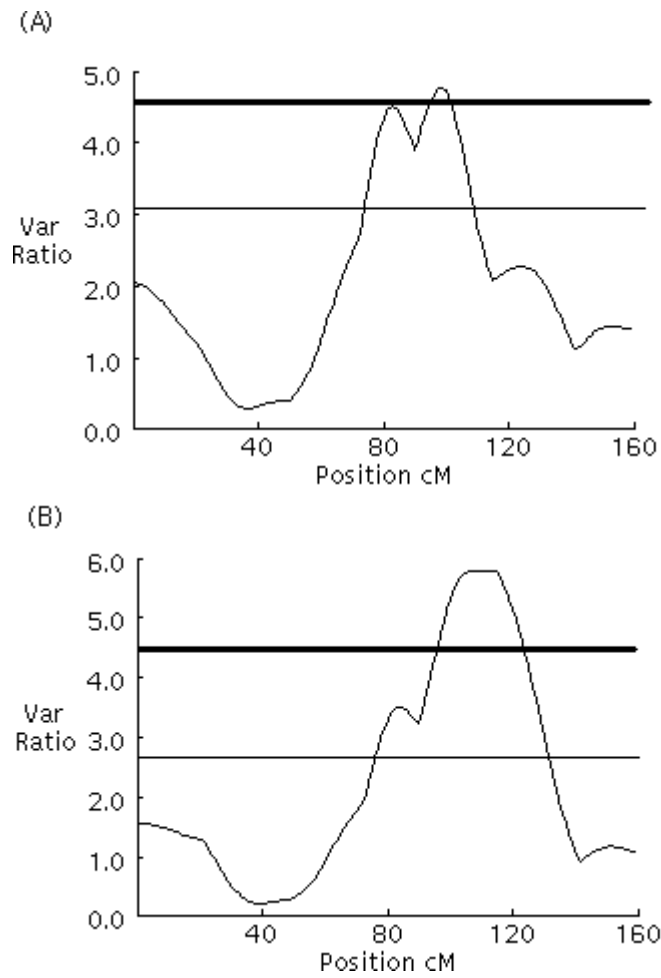


Figure 61. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for FAT : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

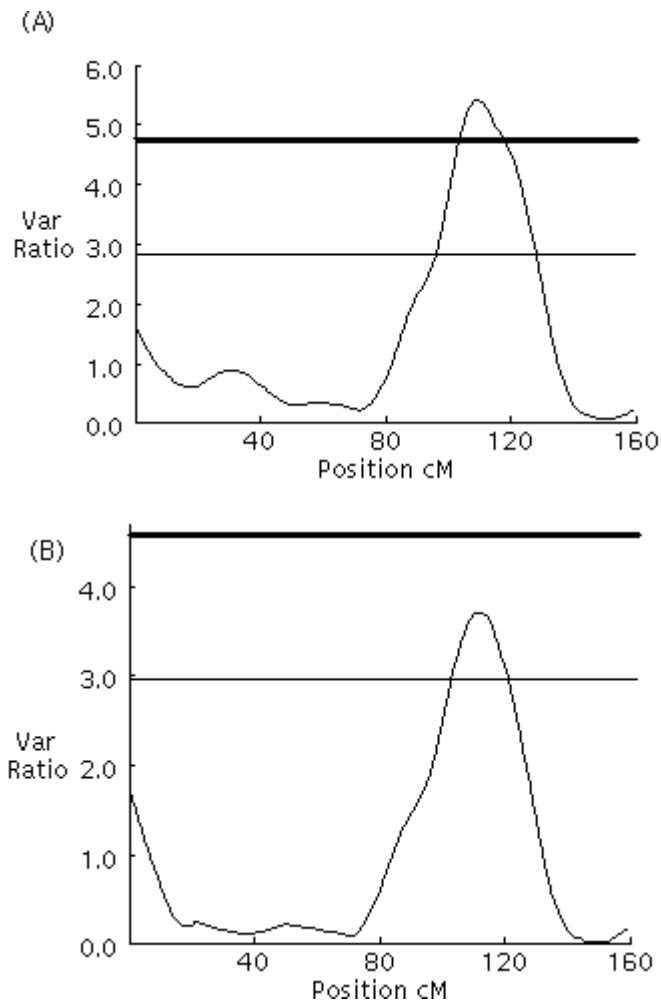


Figure 62. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for HEATLOSS : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

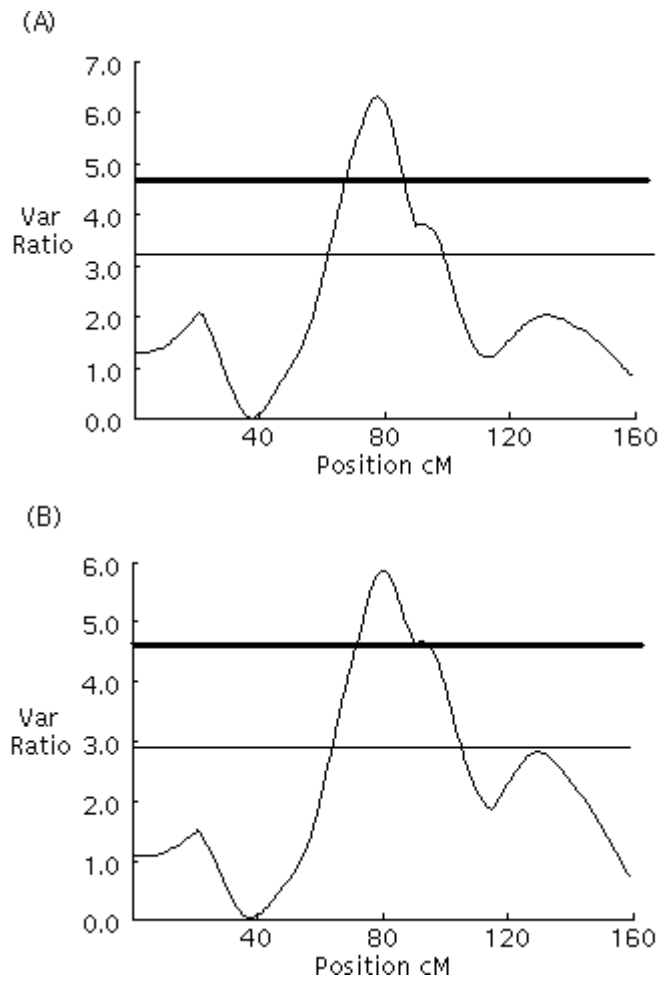


Figure 63. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for STARTWT : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

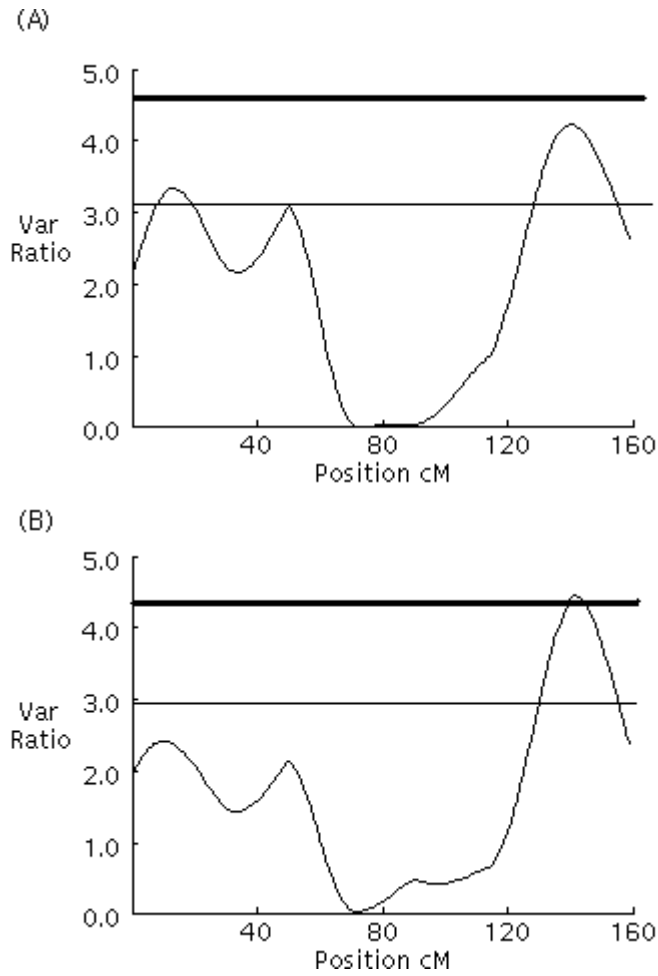


Figure 64. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for TOTAL-TEAT: Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

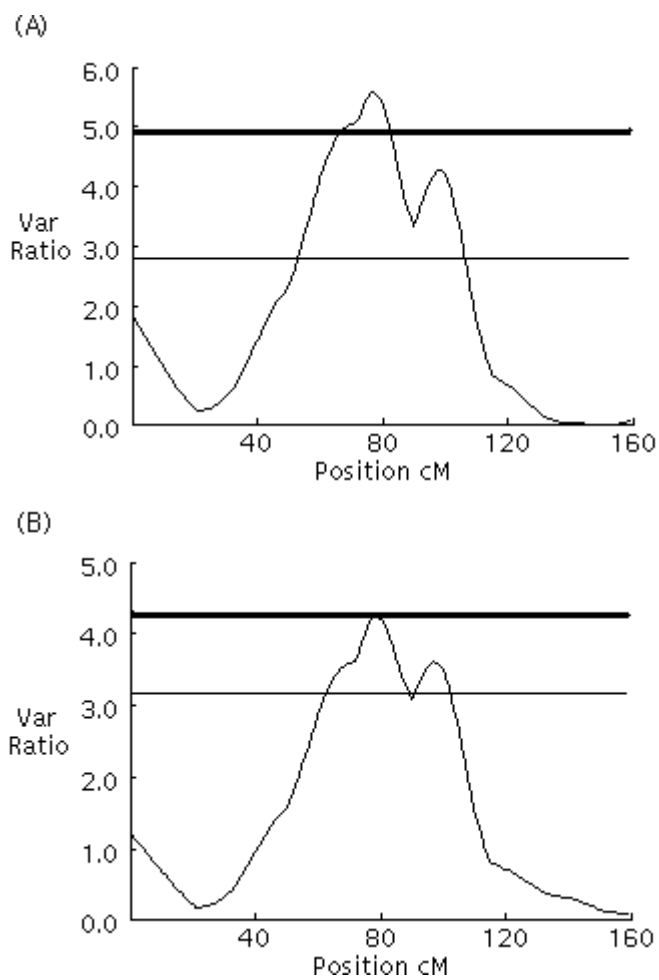


Figure 65. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for WT5WK : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

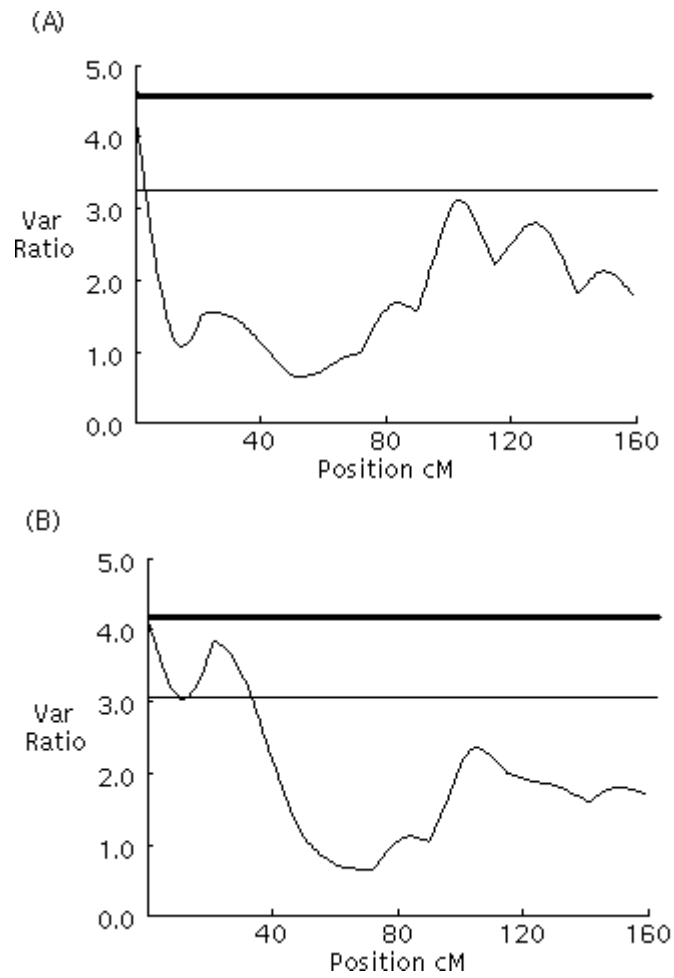


Figure 66. Test statistics profiles for chromosome 6 that might exhibit characteristics of QTL expression for POSTWADG : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

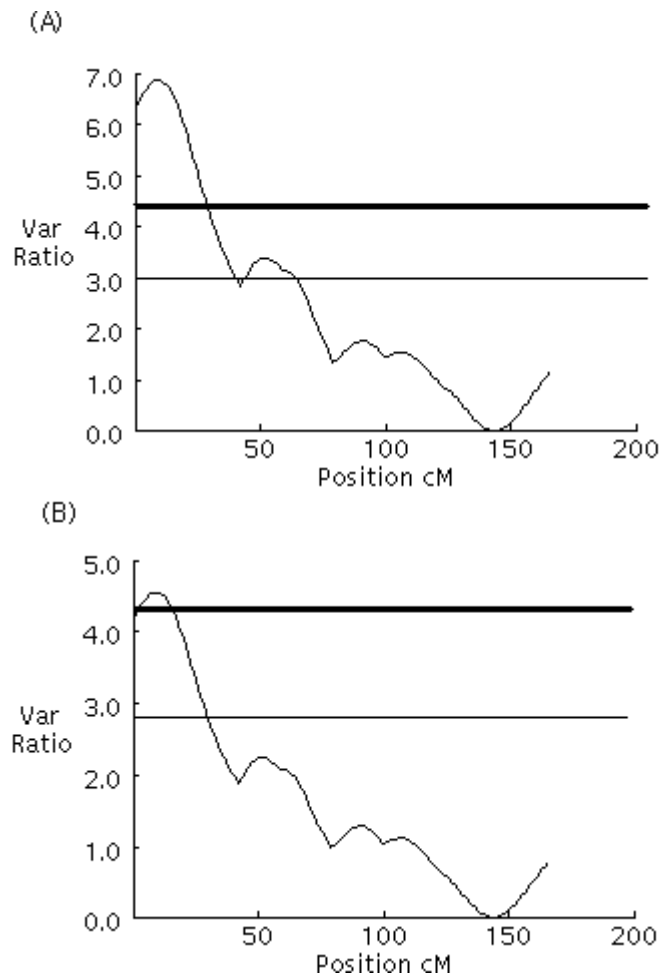


Figure 67. Test statistics profiles for chromosome 7 that might exhibit characteristics of QTL expression for 24h-PH : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

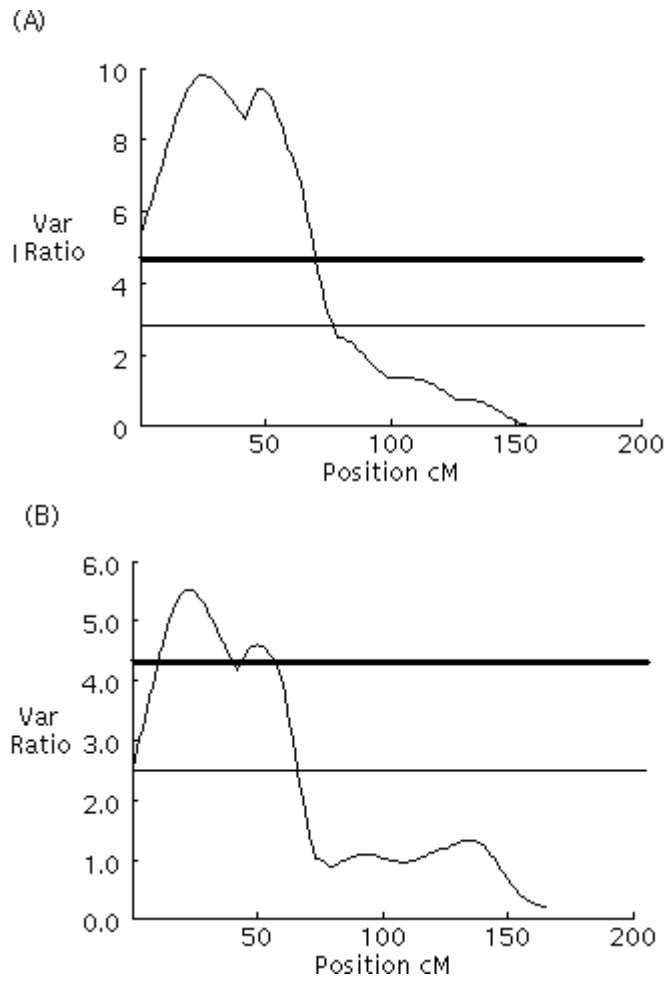


Figure 68. Test statistics profiles for chromosome 7 that might exhibit characteristics of QTL expression for FAT : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

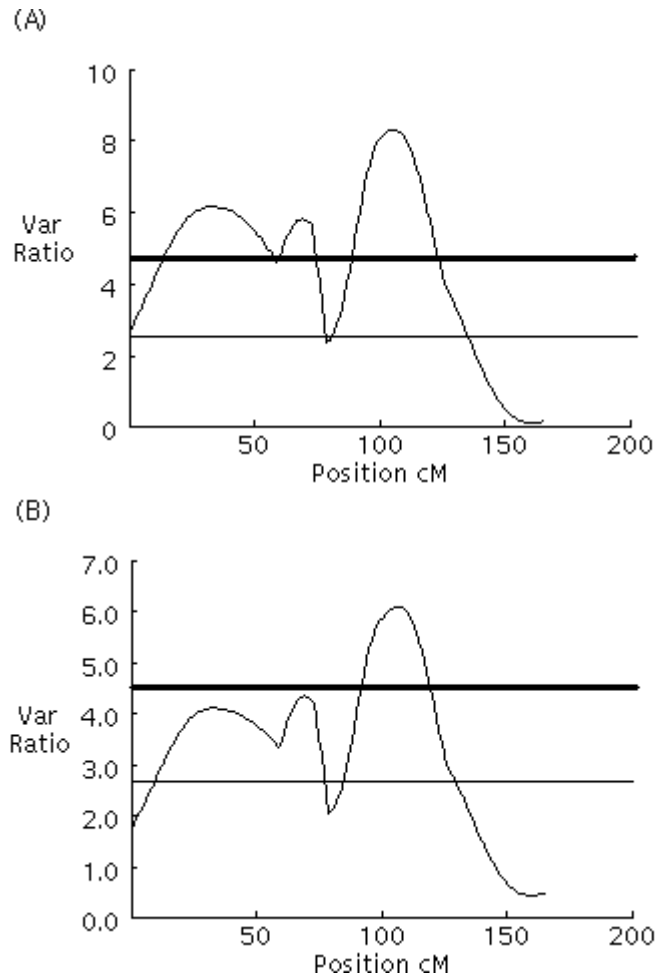


Figure 69. Test statistics profiles for chromosome 7 that might exhibit characteristics of QTL expression for HUN-A : Mendelian model (A), imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

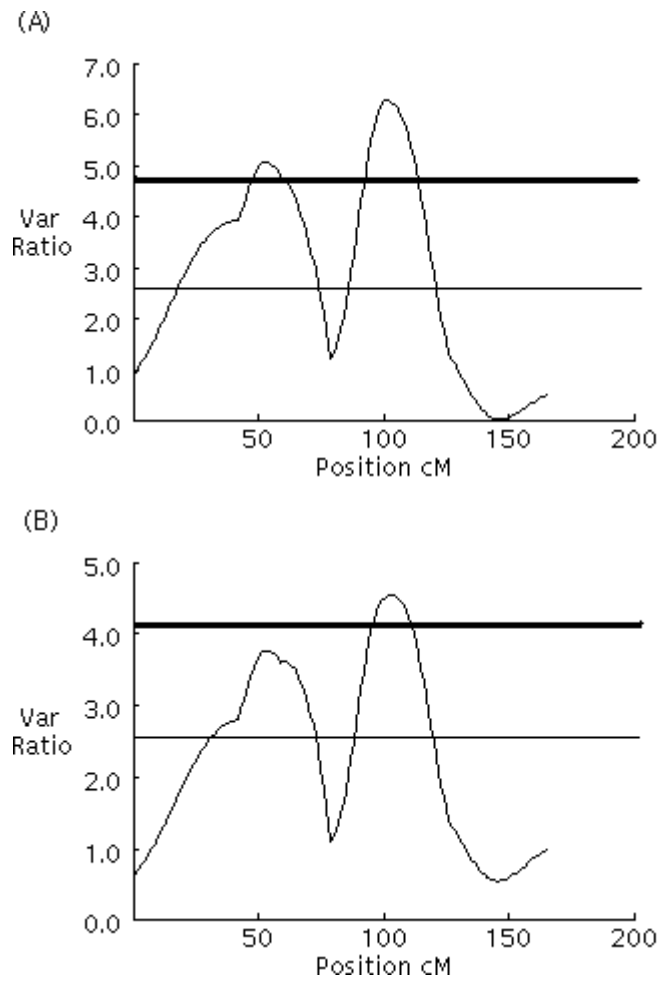


Figure 70. Test statistics profiles for chromosome 7 that might exhibit characteristics of QTL expression for HUNT-B : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

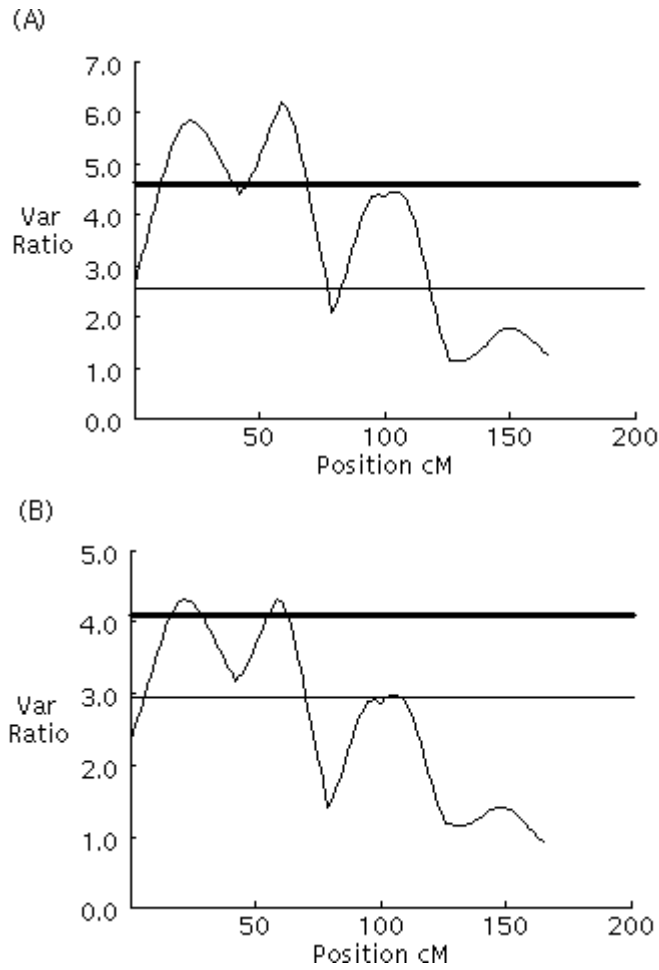


Figure 71. Test statistics profiles for chromosome 7 that might exhibit characteristics of QTL expression for SHEAR : Mendelian model (A) and imprinting model (B). Two lines present the 5% chromosome-wise (—) and 1% chromosome-wise (—) significance level from the permutation test.

마. Marker를 이용한 선발 지수 설정

현행 돼지의 부계 및 모계의 선발지수식에 포함하는 표현형 형질에 QTL과 연관된 marker를 포함시킴으로서 선발의 정확도를 높이며 또한 유전적 개량을 가속화할 수 있다. 현행의 선발지수식은 다음과 같다.

1) 부계 지수식 :

$$I_1 = \text{일당증체} + \text{등지방두께} + \text{사료요구율}$$

2) 모계 지수식 :

$$I_2 = \text{일당증체} + \text{등지방두께} + \text{사료요구율} + \text{산자수} + \text{이유두수}$$

위에서 열거한 현행 선발 지수식에 경제적 가치가 우수한 육질 관련 marker SW674 (6번 염색체에 존재:105cM 인접부위) 와 SW874 marke(8번 염색체에 존:38cM 인접부위)에 대한 유전체정보를 이용하여 각각의 유전자형을 선발에 활용할 경우 당대에서 조사할 수 없는 육질에 대한 개량효과를 얻을 수 있을 것으로 생각된다.

따라서 위의 부계 및 모계 지수식에 포함 시킴으로서 산육, 번식 및 육질의 유전적 개량을 가속화 할 수 있을 것으로 기대된다. SW674 marker는 6번 염색체의 105 cM에 위치하는 QTL과 상당한 연관성을 나타내었고(F-value=9.34), SW874 marker는 8번 염색체 38 cM에 위치하는 QTL과 밀접한 연관성을 보였다(F-value=5.84).

따라서, 현행의 선발 지수식에 유전적 표지인자를 포함한 부계 및 모계 선발 지수식은 다음과 같다.

3) microsatellite marker(유전자형)를 포함한 선발지수식으로 각각의 가중치는 최종 년차에서 최종 유전분산에서 차지하는 양상의 분석을 통해 산출할 계획임

$$I_1^* = \text{일당증체} + \text{등지방두께} + \text{사료요구율} + \text{SW674} + \text{SW874}$$

$$I_2^* = \text{일당증체} + \text{등지방두께} + \text{사료요구율} + \text{산자수} + \text{이유두수} + \text{SW674} + \text{SW874}$$

향후 선발지수에 포함된 2종류의 유전표지는 연관 부위의 결정적인 후보유전자가 map-base cloning 되고 이들 후보유전자가 특정 경제형질에 대한 유전분산에 차지하는 분산비의 추정 및 association test 가 종료된 이후 최종 선발지수의 효과의 추정이 가능할 것으로 생각된다.

4. 적 요

QTL과 관련된 형질의 유전력이 0.05와 0.10 및 0.30이고, 유전자 표지와 QTL간의 거리가 10, 20, 30cM이면서, QTL에 의한 유전분산이 전체 유전분산의 10%와 20%로 설정된 총 18개의 모집단이 각 조합별로 1,800개씩의 관측치를 가지면서 생성되었다(9개의 유전자형별로 각 200개씩). 상가적 유전효과와 우성편차는 공히 0.3과 0.05로 주어졌으며, 각 모집단에서 자료의 수(n)가 50, 100 및 200개씩을 추출하면서 추정치의 변화를 보았다. 각 표본 크기별로 총 반복을 100회씩 실시하였다. 각 표본에 대하여 QTL과 표지간의 거리는 회귀에 의한 방법으로 추정하였으며, 기대 거리에서의 편차를 변화시키면서 추정치의 변화와 각 추정에서의 잔차를 관찰하였다. 추정치의 표준오차는 반복 표본추출에 따른 추정치간의 편차로써 계산하였다.

상가적 유전효과와 우성효과는 모집단의 모수와 차이가 없었으며, 우성편차에 비해 상가적 효과는 모수와 거의 동등하였다. 또한 표본의 크기가 증가함에 따라 추정치와 모수의 차이가 적었으며, 추정치의 표준오차도 작아지는 경향을 보였다. 그러나 유전력에 따른 차이는 거의 나타나지 않았다.

Mendelian 모델 하의 5% chromosome-wide 수준에서 유의한 4개의 QTL과 21개의 suggestive QTL을 나타내었다. 체중과 관련해서 5% chromosome-wide 수준에서 7개의 유의한 QTL이 발견되었으며 증체율과 관련해서 SSC2와 SSC4에서 5% chromosome-wide 수준에서 3개의 유의한 QTL이 발견되었다.

IMF와 관련해서 SSC6에서 1% chromosome-wide 수준에서 1개의 유의한 QTL이 검색되었으며 육색과 관련해서 5% chromosome-wide 수준에서 유의한 5개의 QTL이 발견되었다. 또한 WHC, cooking loss, shear force와 관련해서 5% chromosome-wide 수준에서 유의한 QTL이 SSC2, SSC6, SSC7에서 각각 발견되었다.

IGF II 유전자가 위치한 염색체 2번(SSC2)에서는 뚜렷한 imprinting 된 QTL의 존재를 확인 할 수 없었으며 염색체 6, 7 (SSC6,SSC7)에서 full imprinting 모델을 통해 8개의 QTL이 유의한 것으로 확인 되었으며 이들 중 최종적으로 24-pH(도살 후 24시간에 측정된 도체의 수소이온 농도값)과 관련된 형질에 관여된 QTL이 imprinting pattern된 것으로 분석되었다.

본 연구에서 확인된 QTL을 통해서 선발에 이용할 수 있는 유전분석 정보를 요약해보면 현재의 Genome-wide scanning(10-20cM) 과정에서 성장률과 번식성과 연관된 유전적 표지인자의 활용은 표현형 성적에 근거한 선발 효과보다 효율성이 높지 않을 것으로 보이며 다만 육질에 영향을 미치는 근내지방도와 24-pH의 경우 fine

mapping에 의한 후보유전자를 확인하거나 MS의 대립 유전자형 정보만으로 도 선발 효과를 충분히 얻을 수 있을 것으로 생각됨.

제 4 장 목표달성도 및 관련분야에의 기여도

제1절 연구목표 달성도

구분	당초 목표	추진내용	목표 달성도
집단의 유전적 특성 분석	- microsatellites 15좌위 - RAPD 15좌위 - 후보유전자 5좌위	- microsatellites 15좌위 - RAPD 15좌위 - 후보유전자 5좌위	100
집단조성	- 384두 F2 생산	- 3 generation 30가계(F2 390 두생산 및 검정 완료)	100
유전자형 분석	- genome scanning(250개 좌위) 10cM 거리	- 289개의 좌위 분석 (genome scan : 14cM, Fine mapping 2-3 cM)	100
연관지도 작성	- 염색체 전반에걸친 연관 지도 작성	- 상염색체(18)에 대한 연관지도 작성	95
QTL mapping	- 성장, 도축(육질 포함), 번식형질에 대한 QTL 연관지도 작성	- 성장 형질(18),도체형질(10) 번식형질 (3)에 대한 QTL 연관지도 작성 및 검정	100
QTL mapping 프로그램 개발	-linkage mapping, QTL mapping program	-Linkage mapping, QTL mapping (mendelian model, imprinting model) threshold setting 관련 program 설정	100

제2절. 관련 분야의 기술 발전에의 기여도

■ 재래유전자원의 유전특성 규명 측면

- 재래유전자원인 재래돼지의 품종으로서의 육성 방법
- 재래돼지의 경제적 가치를 부각시키는 체계적인 능력 검정 시도
- 재래돼지의 표현형적 특성 기준 확립 및 교잡된 상황에서의 경제 형질 발현 양상 확인으로 재래돼지를 사육하는 농가에 대한 표준 능력검정 지표제시

■ 한국재래돼지의 표현형적 특성과 연관된 유전학적 검증결과 도출을 통한 부가가치 부여 측면

- 재래돼지가 가지고 있는 유전학적 특성을 외래 품종과 체계적인 교배 방법으로 교배시켜 분리 시킴으로 인해 경제적 부가가치를 부여 할 수 있는 기초자료를 확보

■ 한국의 재래돼지에 대한 경제형질의 유전자(QTL, Type II gene)에 대한 지도 작성 측면

- 국내에서 최초, 국제적으로 7번째 (미국 일본 유럽(3개국)로 Microsatellite 유전표지(Type II) 및 경제형 질 연관 QTL 좌위의 염색체내 위치를 확인 검증(국내 재래돈 집단)함으로서 부가가치 유전자 탐색, 분자육종을 위한 다양한 종자 개량 연구에 큰 획을 제시하였음 (향후 관련 연구의 국제 논문화에 결정적인 역할을 제공함)
- 돼지 및 타 축종 또한 인간에서 발현되는 경제형질(complex traits)과 연관된 유전자기능연구 (functional genomics, SNP 탐색)에 중요한 표준 자료를 제공하여 관련 연구의 가속화 유도

■ 가축에서 우리나라 최초로 QTL mapping에 대한 연구과제 수행으로 관련분야의 기술발전에 대한 많은 기여를 한 것으로 판단됨

- 집단조성의 방법 제시
- QTL 유전자 지도 작성방법
- Microsatellite marker의 개발
- 미세 유전자 지도의 작성

- 동물의 분자유종 시도와 관련된 연구 체계화 확산 측면
 - 분자유종 집단조성의 방법 제시
 - QTL 탐색을 위한 생물 통계기법 확립
 - 경제형질관련 후보유전자를 탐색을 위한 실증적 방법 제시
 - 1단계: 염색체 6번에서 집단 특이적인 근내지방 연관 QTL 발견
 - 2단계: 유사지역의 미세지도 작성
 - 3단계: 관련 지역내 DNA를 포함한 BAC library 작성
 - 4단계: BAC library에 대한 염기서열 분석
 - 5단계: 관련 염기정보의 비교 분석(생물정보학적 접근)
 - 6단계: 대상유전자의 확인(비교 유전체 해석 병행)
 - 7단계: 특정 유전자에 대한 SNP 분석 확인 및 최소 연관 분석
 - 미세 유전자 지도의 작성

제 5 장 연구개발결과의 활용계획

제 1 절 추가연구의 필요성

본 연구에서 얻어진 돼지의 주요 경제형질과 연관된 QTL 연구결과를 산업적으로 활용하기 위해서는 추가적인 연구가 필요할 것으로 판단된다. 즉 얻어진 주요 경제형질 유전좌위(QTL)를 조절하는 주 유전자의 발굴, 유전자 구조 및 기능분석을 통한 산업적 활용에 관한 추가적인 연구를 수행할 필요성이 있다고 판단된다.

구체적인 접근방법을 제시하면 다음과 같다.

- 주요 경제형질 좌위에 대한 미세지도의 작성: 1-2cM
 - 미세지도 작성을 위해서는 추가적인 새로운 마커의 발굴이 요구됨
- 좁혀진 QTL 영역에 대한 BAC library를 이용한 물리지도 작성
 - BAC clones screening
 - BAC end sequencing 및 contig mapping
- DNA sequencing 및 assembly
 - Shout gun library 구축
 - DNA sequencing
 - DNA assembly
- Gene annotation
 - Gene annotation program 등 생물정보 도구를 이용한 후보 유전자 예측
- 유전자 구조 및 기능 분석
 - 유전자 기능 및 구조 분석
- 유전자 활용기술 개발
 - 유전자 조절 기술의 개발 등

제 2 절 타 연구에의 응용

- 본 연구에서 얻어진 QTL mapping 기술은 다른 동물의 QTL mapping을 위한 모델로 활용이 가능

- 본 연구에서 얻어진 주요 경제형질과 연관된 microsattelites를 이용한 MAS 기술 개발의 활용
- 본 연구에서 얻어진 연구를 활용하여 종축 개량기술의 개발

제 6 장 연구개발과정에서 수집한 해외과학기술정보

최근 10년 동안 분자생물학의 발전으로 가축의 포괄적 연관지도 연구가 활발하게 이루어져 왔으며 RH판넬 이나 BAC library와 같은 기술이 이용되고 인간과 생쥐로부터 얻어진 유전체 정보를 비교유전자 지도를 통해 적용함으로써 보다 구체적인 가축 genome상의 물리적 지도와 유전자적 지도를 얻을 수 있게 되었다. QTL 연관지도는 가축 genome상의 물리적 지도와 유전자적 지도에 대한 연구를 통하여 가축의 주요 형질과의 연관성을 규명함으로써 가축의 특정 표현형질이 genome 상의 특정 유전자좌위의 영향을 받았는지를 알려주게 된다.

Table 1은 세계적으로 15개 연구그룹의 QTL mapping programme을 요약한 내용이다. 실험에 이용된 돼지집단은 약 200에서 1000개체 정도이다. 발견되어지는 QTL 좌위와 상관되어지는 대표적인 형질은 성장형질 및 사료효율, 도체형질(등지방두께), 육질형질 (근내지방함량), 번식형질, 면역형질(질병저항성) 등이다.

가장 첫 번째로 QTL 분석은 야생돼지와 라지화이트의 3세대 동안의 가계를 이용하여 실시 되었는데, 4번 염색체에 있는 등지방 두께와 복부지방의 표현형 분산의 20%를 설명하는 주요 QTL 유전자를 발굴하였다. 성장과 관련한 QTL은 13번 염색체에서 발견되었는데 표현형 변이의 7~12%를 설명하고 있다. 4번 염색체에서의 결과는 지속적으로 발견되고 중국 돼지를 포함한 교잡에서도 발견되고 있다. 후보유전자 분석을 통하여 PRT1 유전자는 등지방과 생시체중과 연관성있는 것으로 밝혀졌고, 이 유전자가 13번 염색체 중앙에 있는 것으로 엔더스 등에 의하여 밝혀졌다. 13번 염색체에 있는 QTL좌위는 야생돼지와 피에트랜 교잡에 의해서 PRT1이 있는 지역에서 21일과 35일령 체중과 연관성 있는 것으로 나타났다. 현재 염색체상에 존재하는 PRT1의 효과인지 다른 유전자에 의한 것인지 연구중에 있다. 지금까지 발표되어진 돼지의 성장형질 관련 QTL을 보면 염색체 15번을 제외하고 전체 염색체에 걸쳐 고루 분포되어있다(Figure 1). 성장형질관련 대표적인 유전자 좌위를 보면 염색체 1번의 MC4R은 돼지의 일당증체량과 유의성이 있다고 보고하였다(Kim et al., 2000). 염색체 1번, 4번과 7번에서 성장형질 관련 QTL이 많이 분포하고 있고 여러 연구자들과 연구결과가 일치하였다.

Table 1. Main QTL mapping programmes in pigs

Country	Institution	Population*	Animals	Markers	Traits*	References
Belgium	Liege University	LW x P1	1032	11(SSC) 2)	GR, CC	Mezer <i>et al.</i> (1998)
France	INRA	MS x LW	1103	137	GR, CC, MQ, RE, BE	Bidanel <i>et al.</i> (2000-2001a,b;2002); Milan <i>et al.</i> (2002a,b)
Germany	Hohenheim university	P1 x (MS or WB)	979	121	GR, CC, MQ	Moser <i>et al.</i> (1998)
Japan		MS x PM	215	318	GR, CC	Wata <i>et al.</i> (2000)
Netherlands	Wageningen University	MS x LW	800	127-132	GR, CC, MQ	De Koning <i>et al.</i> (1999; 2000; 2001a; b); Harlizius <i>et al.</i> (2000)
Norway	Agricultural University of Norway	(DU x LP) x LW	305	11(SSC) 4); 9(SSC) 6); 9(SSC) 7)	MQ	Grindflek <i>et al.</i> (2001)
Scotland	Roslin Institute	MS x LW	390	9(SSC) 4)	GR, CC	Walling <i>et al.</i> (1998a,b)
Spain	IRTA-MIA	LR x IB	500	7(SSC) 6)	GR, CC, MQ	Ovilo <i>et al.</i> (2000); Perez-Enciso <i>et al.</i> (2000)
Sweden	University of Uppsala	WB x LW	191	117-236	GR, CC, MQ, DR	Andersson <i>et al.</i> (1994); Knott <i>et al.</i> (1998); Andersson-Eklund <i>et al.</i> (1998;2000); Edfors-Lille <i>et al.</i> (1998;2000); Jeon <i>et al.</i> (1999)
USA	Iowa State University	CH x YO	294	5(SSC) 4); 10(SSC) 7)	GR, CC, MQ	Rothschild <i>et al.</i> (1995); Wang <i>et al.</i> (1998)
USA	Iowa State University	BE x YO	500	125	GR, CC, MQ	Melek <i>et al.</i> (2001 a; b)
USA	University of Minnesota	MS x LW	298	119	GR, CC	Posler <i>et al.</i> (1999); White <i>et al.</i> (1999)
USA	USDA	MS x SL	540	157	GR, CC, RE	Rohrer and Keele(1996); b); Rohrer <i>et al.</i> (1999); Rohrer (2000); Rohrer <i>et al.</i> (2001)
USA	University of Nebraska	OEL x CL	306	151	RE	Rattle <i>et al.</i> (1997); Cassady <i>et al.</i> (2001)
USA	University of Wisconsin	HGL x LGL	240	75	GR	Casas-Carillo <i>et al.</i> (1997)

BE=Belgian; CH=Chinese breeds; IB=Iberian breed; CL=control line; CaL=commercial line; HGL, LGL=the parents for high and low growth rate, respectively; LR=Landrace/LW=Large White; MS=Meishan; OEL=line selected for ovulation rate and embryo survival; P=Parthen; SL= synthetic line; WB=wild boar; YO=Yorubans; BE=behavioral trait; CC=carcass composition; DR=disease resistance; GR=growth; MQ=meat quality; RE=reproduction

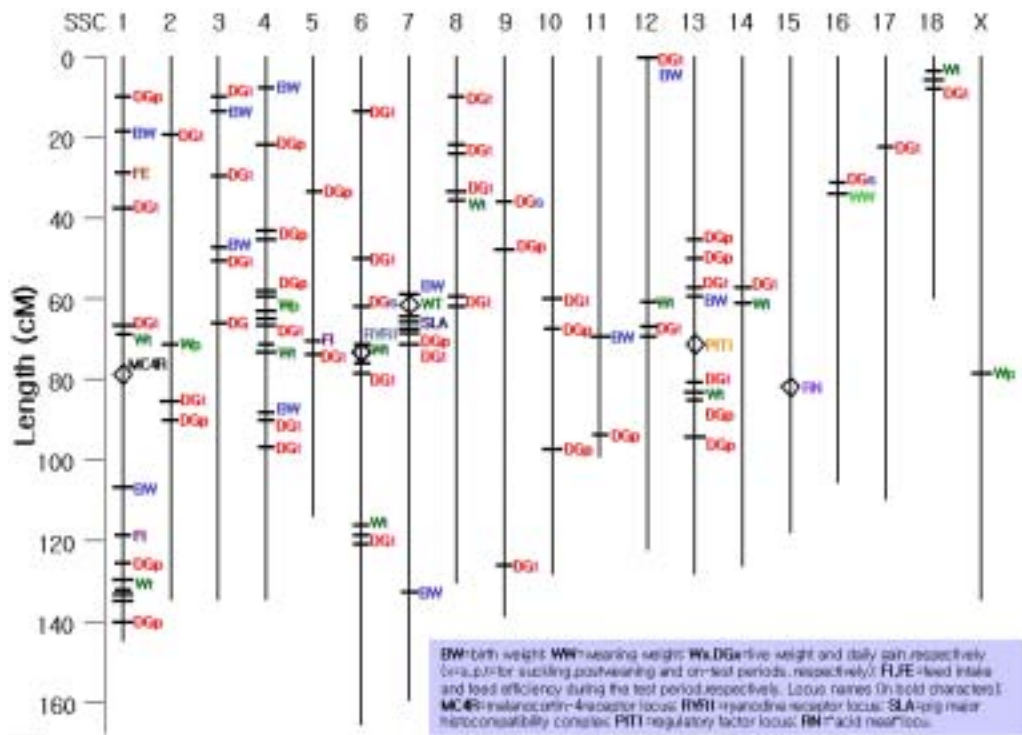


Figure 1. Candidate genes and QTL detected for growth traits.

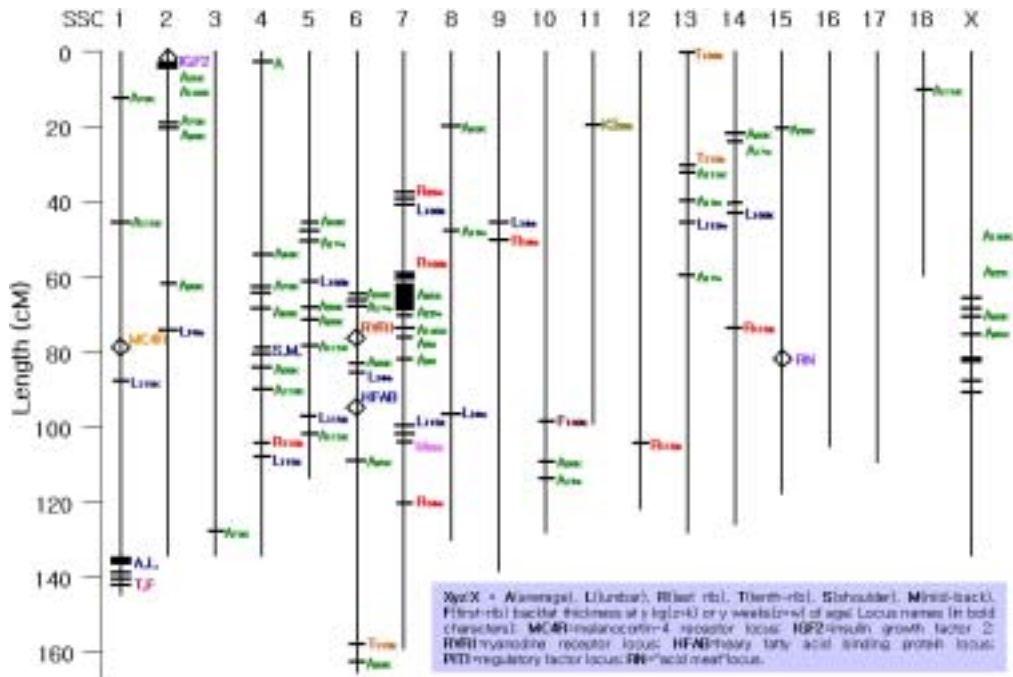


Figure 2. Candidate genes and QTL detected for backfat thickness.

Figure 2는 돼지 염색체를 통하여 등지방두께와 연관된 QTL 좌위를 나타내고 있다. 염색체 16번과 17번을 제외하고 전염색체에 걸쳐 감지되고 있다. RYR1 과 RN 유전자좌위는 등지방두께와 유의적 연관성을 가지고 있고 일반적으로 상당수의 유전자 좌위가 성장형질과 관련하여 염색체상의 그 위치가 일치하고 있다(Andersson *et al.*, 2000)

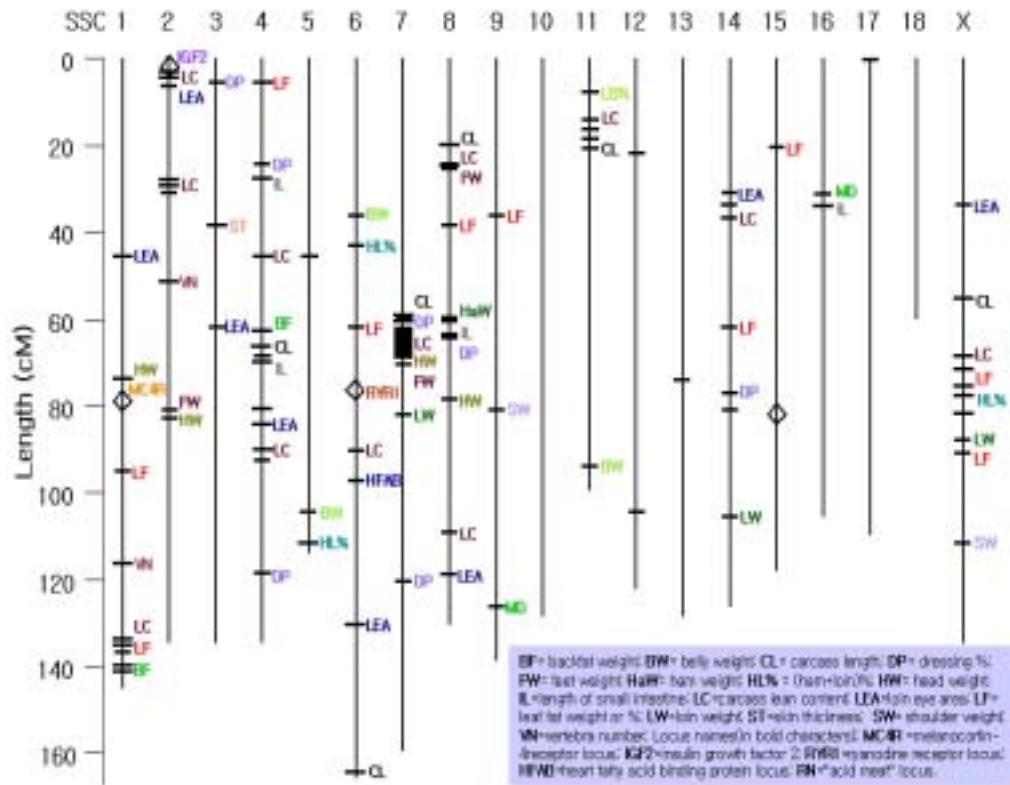


Figure 3. Candidate genes and QTL detected for carcass composition traits.

물돼지(PSE)는 6번 염색체에 있는 RYR1에 의해 야기되는 것으로 보고 되어왔다. 이 결과는 피에트린 돼지에서 유래한 F2 집단에서 물돼지(PSE)와 관련한 여러 육질 형질들과 연관성 있는 것으로 나타났다. 햄프샤 또한 육질에 있어서 높은 글라이코겐 함량과 낮은 산도와 연관성있는 RN유전자에 대한 연구의 관심이 집중되고 있다. RN유전자는 현재 15번 염색체상에서 작성되어 왔고 양쪽의 표지인자들 사이에 존재한다. 최근의 보고에 의하면 RN유전자 DNA검사가 PIC 연구자에 의해 발견되었다.

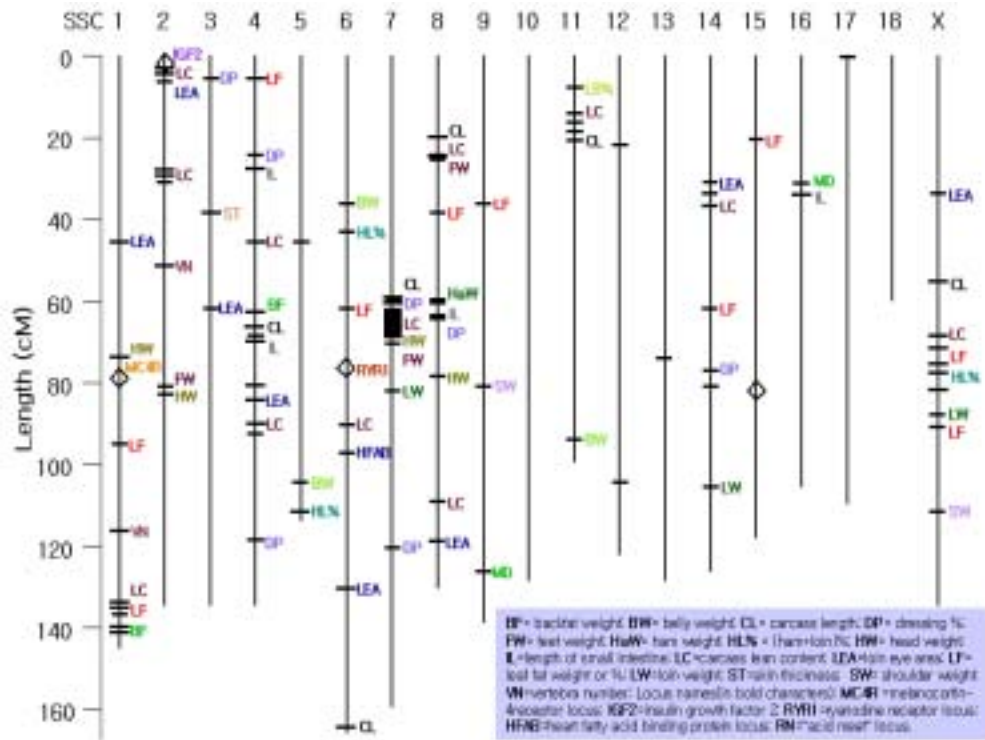


Figure 4. Candidate genes and QTL detected for meat and quality traits.

앤더슨과 그의 동료들에 따르면 F2 191마리에서 234개의 표지 인자를 이용하여 육질에 관한 가장 완벽한 QTL 좌위를 지도 작성하였다. 여러 육질형질(PH, 보수력, 색소)들에 관한 QTL좌위가 2번, 12번 염색체에 존재하는 것으로 발견되었다. 미국의 로스 차일드와 그의 동료들은 육색과 육질의 단단한 점수(firm score)가 4번, 7번 염색체와 연관성이 있는 것으로 보고하였다.

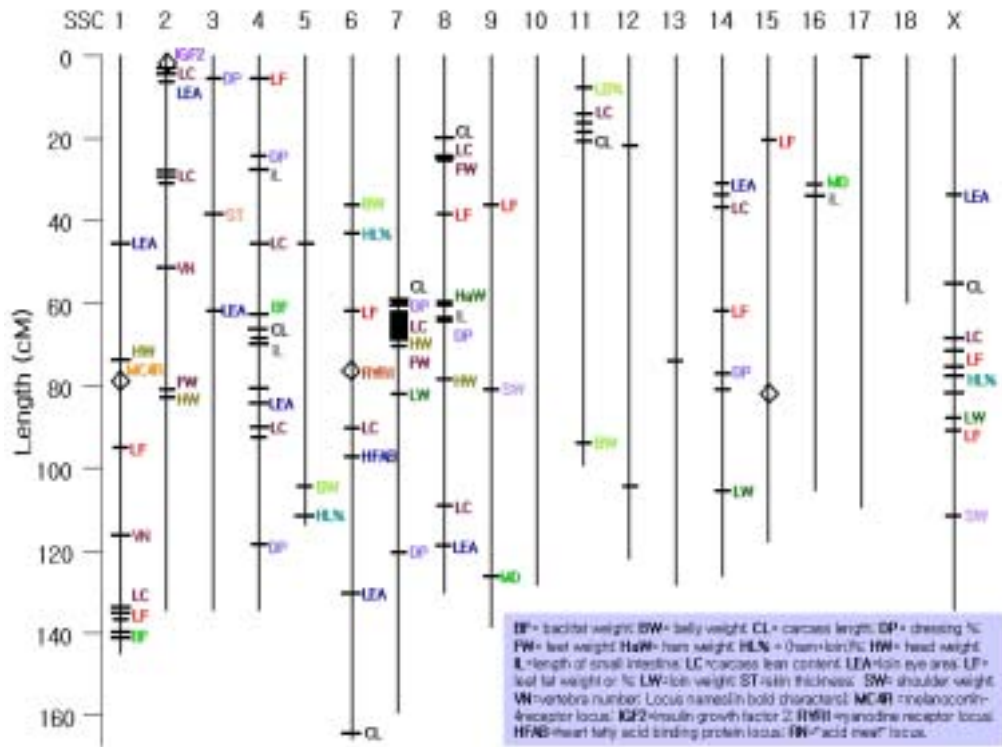


Figure 5. Candidate genes and QTL detected for reproductive traits.

번식 형질에 대한 정보를 얻기 위한 시간과 어려움 그리고 많은 가계의 필요성 때문에 번식 형질에 대한 QTL 좌위의 탐색은 상당히 제한적이다. 최초의 발견은 8번 염색체에서 상당히 전망이 있는 것으로 나타났다. Wilkie 등의 보고에 따르면 비록 서로 다른 염색체에 존재하지만 난소길이와 배란율에 대한 QTL좌위를 보고한 바 있다. Rathje 등의 보고에 따르면 8번 염색체에 배란율이 관련하는 QTL 좌위가 발견되었지만 Wilkie와 동료 연구자에 의하면 배란율에 관여하는 QTL에 의한 보고는 그들의 결과와 약간의 차이가 있었다. 프랑스의 Milan 등의 실험에 의하면 산자수 1두를 증가 시키는 QTL좌위를 Rathje의 결과와 마찬가지로 8번 염색체에서 발견하였다. 8번 염색체의 다배란과 관련한 QTL 좌위는 상당히 흥미로운 사실이며 이는 면양의 Booroola 유전자와도 같은 지역에 있기 때문이다. 흥미롭게도, Short 등의 상업돈군에서 이 유전자좌위가 산자수에 효과가 있는 것으로 밝혀냈다. 4, 6, 7, 13, 15번 염색체등에서도 번식형질과 관련한 QTL분석이 제한적으로 연구중에 있다. 번식에 대한 후보유전자 분석은 상당한 장점을 갖고 있다. 에스트로젠 유전자는 산자수

와 대단히 밀접한 관계가 있는 것으로 명확히 밝혀졌다. 유전자의 효과는 품종 마다 차이가 있는데 라지화이트중에서는 산자당 0.42두 증가를 보이고 메산돈에서는 산자당 1.15두 증가를 보인다. 이러한 결과는 메산돈과 라지화이트의 교배를 이용한 QTL 탐색에서는 아직 밝혀지진 않았다. 이러한 결과는 표본의 수가 작았기 때문이며 혹은 ESR B 대립유전자가 두 부모계통 에서 동시에 존재하며 그 실험에서 정확하게 유전자형을 찾을수 없었기 때문이다. 좀 더 최근의 결과에 의하면 프로락틴 수용체 좌위가 산자수와 유의한 연관성이 있는 것으로 밝혀졌다. 대부분의 후보유전자 분석은 QTL 분석보다 더 많은 부돈과 산자수를 필요로 한다.

제 7 장 참고문헌

Alexander, L. J., G. A. Rohrer, and C. W. Beattie. 1996. Cloning and characterization of 414 polymorphic porcine microsatellites. *Anim. Genet.*, 27:137-148.

Andersson L, Haley CS, Ellegren H, Knott SA, Johansson M et al. (1994) Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. *Science* 263, 1771-1774

Andersson, L. ; Halley. C.S. ; Ellegren, H; Knott. S. A. ; Johanson. M.; Andersson. K. Andersson-Eklund. L.; Edfors-Lundstorm. K. (1994) Genetic mapping of Quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. *Science* 263. 1771-1774

Andersson, L., C. S. Haley, H. Ellegren, S. A. Knott, M. Johansson, K. Andersson, L. Andersson-Eklund, I. Edfors-Lilja, M. Fredholm, I. Hansson, J. Hakansson, and K. Lundstrom. 1994. Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. *Science*. 263:1771-1774.

Andersson-Eklund, L., L. Marklund, K. Lundstrom, C. S. Haley, K. Andersson, I. Hansson, M. Moller, and L. Andersson. 1998. Mapping quantitative trait loci for carcass and meat trait in a Wild boar × Large White intercross. *J. Anim. Sci.*, 76:694-700.

Andersson-Eklund, L., Uhlhorn, H., Lundeheim, N., Dalin, G., Andersson, L. (2000) Mapping quantitative trait loci for principal components of bone measurements and osteochondrosis scores in wild boar x Large White intercross. *Journal of Animal Science* 76, 694-700.

Andersson-Eklund. L.; Marklund. L.; Lundstrom. K.; Haley. C.S.; Andersson. K.

Hanson. I.; Moller. M.; Andersson. L. (1998) Mapping quantitative trait loci for carcass and meat quality traits in a Wild boar × Large White intercross . Journal of Animal Science 76. 694-700

Andersson-Eklund. L.; Uhlhorn. H.; Lundeheim. N; Dalin. G.; Andersson. L.(2000) Mapping quantitative trait loci for principal components of bone measurements and osteochondrosis scores in a Wild boar × Large White intercross. Genetical Research 75. 223-230

Archibald A, Brown J, Couperwhite S, McQueen H, Nicholson D et al. (1994) The PiGMap consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*). Mamm Genome 6,157-175

Archibald, A. L. 1994. Mapping of the pig genome. Current Opinion in Genetics and Development, 4:395-400.

Archibald, A. L., C. S. Haley, J. P. Brown, and 50 others. 1995. Mamm. Genome, 6:157-175.

Archibald, A. L., Haley, C. S., Brown, J. F., Couperwhite, S., McQueen, H. A., Nicholson, D., Coppeters, W., Vandeweghe, A., Stratil, A., Wintero, A. K., Fredholm, M., Larsen, N. J., Nielsen, V. H., Milan, D., Woloszyn, N., Robic, A., Dalens, M., Riquet, J., Gellin, J., Caritez, J. C., Burgaud, G., Ollivier, L., Bidanel, J. P., Vaiman, M., Renard, C., Geldermann, H., Davoli, R., Ruyter, D., Verstege, E. J. M., Groenen, M. A. M., Davies, W., Hoyheim, B., Keiserud, A., Andersson, L., Ellegren, H., Johansson, M., Marklund, L., Miller, J. R., Dear, D. V. R., Signer, E., Jeffreys, A. J., Moran, C., Letissier, P., Rothschild, M. F., Tuggle, C. K., Vaske, D., Helm, J., Liu, H. C., Rahman, A., Yu, T. P., Larson, R. G., and Schmitz, C. B. 1995. The Pigmap Consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*). Mamm Genome 6:157-175.

Barendse, W., S. M. Armitage, L. M. Kossarek, A. Shalom, B. W.

Kirkpatrick, A. M. Shalom, D. Clayton, L. Li, H. L. Neibergs, N. Zhang, W. M. Grosse, J. Weiss, P. Creighton, F. McCarthy, M. Ron, A. J. Teale, R. Fries, R. A. McGraw, S. S. Moore, M. Georges, M. Soller, J. E. Womack, and D. J. S. Hetzel. 1994. A genetic linkage map of the bovine genome. *Nature Genet.*, 6:227-235.

Bidanel, J.P., Milan, D., Chevalet, C., Woloszyn, N., Caritez, J.C., Gruand, J., Le Roy, P., Bonneau, M., Renard, C., Vaiman, M., Gellin, J., and Ollivier, L. 1996. Chromosome 7 mapping of a quantitative trait locus for fat androstenone level in Meishan X Large White F2 entire male pigs. *Proceedings EAAP meetings*.

Bidanel. J.P. ; Milan. D.; Iannuccelli. N.; Amigues. Y.; Boscher. M. Y.; Bourgeois. F.; Caritez. J. C.;Gruand. J.; Le Roy. P.; Lagant. H.; Bonneau. M.; Lefaucheur. L.; Mourot. J.; Prunier. A.; Desautes. C ;Mormede P.;Renard. C.;Vaiman. M.;rohic.A.;Gellin .J.;olliveier. L.; chevalet. C.(2000) Detection de locus a quantitatifs dans le croisement entre les races porcines Large White et Meisehan. *Resultats et perspectives. Journess de la Recherche Porcine en France* 32. 369-383.

Bishop, M. D., S. M. Kappes, J. W. Keele, R. T. Stone, S. L. F. Sunden, G. A. Hawkins, S. S. Toldo, R. Fries, M. D. Grosz, J. Yoo, and C. W. Beattie. 1994. A genetic linkage map for cattle. *Genetics*, 136:619-639.

Britten, R. J. and D. Khone. 1968. Repeated sequence in DNA. *Science*, 161:529-540.

Brown, J. F., T. Hardge, G. Rettenberger, and A. L. Archibald. 1994. Four new porcine polymorphic microsatellite loci(S0032, S0034, S0036 and S0037). *Anim. Genetics*, 25:365.

Casas-Carillo. E.; Prill-Adams. A.; Price. S.G.; clutter. A.C.; Kirkpatrick. B.W.;(1997). Mapping genomic regions associated with growth rate in pigs.

Journal of Animal Science 75. 2047-2053.

Cassady, J. P., R. K. Johnson, D. Pomp, G. A. Rohrer, L. D. Van Vleck, E. K. Spiegel, and K. M. Gilson. 2001. Identification of quantitative trait loci affecting reproduction in pigs. *J. Anim. Sci.*, 79:623-633.

Cassady. J.P.; Johnson. R.K.; Pomp.D.; Rohrer. G.A; Van Vleck. L.D.; Spiegel. E.K.; Gilson. K.M.(2001). Identification of quantitative trait loci affecting reproduction in pigs. *Journal of Animal Science* 79. 623-633.

Christian, L. L. and J. W. Mabry. 1989. Stress susceptibility of swine. In: Young, L. D. (ed.) *Genetics of Swine*. USDA-ARS. Clay Center. Nebraska. p.49.

Churchill GA, Doerge RW (1994) Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics* 138, 963-971

Clayton, G. A., J. C. Powell, and P. G. Hiley. 1981. Inheritance of teat number and teat inversion in pigs. *Anim. Prod.*, 33:229-304.

Conlon, L. and M. Raff. 1999. Size control in animal development. *Cell*, 96:235-244.

Coppieters, W., A. Van de Weghe, L. Peelman, A. Depicker, A. Van Zeveren, and Y. Bouquet. 1993. Characterization of porcine polymorphic microsatellite loci. *Anim. Genet.*, 24:163-170.

Davies, W., B. Hoyheim, B. Chaput, A. L. Archibale, and G. Frelat. 1994. Characterization of microsatellites from flow-sorted porcine chromosome 13. *Mamm. Genome*, 5:707.

De King . D J.; Janss. L.L.G.;Rattink A.P.;van der Poel. JJ.; deGoroot. P. N.; Brascamp. E. W.; van Arendonk. J.A.M.(1999) Detection of Quantitative trait

locifor backfat thickness and intramuscular fat content in pigs(sus scrofa) genetics 152. 1679-1690

de Koning D, Harlizius B, Rattink AP, Bovenhuis H, Groenen MAM et al. (2000a) Detection and characterization of quantitative trait loci for carcass and meat quality traits in pigs. Proc Europ Assoc Anim Prod 6, 3

De Koning D, Janss LLG, Rattink AP, van Oers PAM, de Vries BJ et al. (1999) Detection of quantitative trait loci for back fat thickness and intramuscular fat content in Pigs (Sus scrofa). Genetics 152, 1679-1690

De Koning D, Rattink A P, Harlizius B, van Arendonk A M J, Brascamp WE et al.(2000b) Genome- wide scan for body composition in pigs reveals important role of imprinting. Proc Natl Acad Sci 97, 7947-7950

De Koning, D. J., B. Harlizius, A. P. Rattink, M. A. M. Groenen, W. E. Brascamp, and J. A. M. van Arendonk. 2001. Detection and characterization of quantitative trait loci for meat quality trait in pigs. J. Anim. Sci., 79:2812-2819.

Desautes.c.; Wattrang. E.; Milan. D.; Iannuacelli, N.; Amigues. Y.; Bourgeois. F cartiez. J.C.;Renard. C.;Chevalet. C.;Marmede. P.(2002) genetic mapping of quantiative trait loci for behavioural and neuroendocrine trait in pig. journal of Animal Science(in press)

Dodgson, J. B., H. H. Cheng, and R. Okimoto. 1997. DNA marker technology: a resolution in animal genetics. Poul. Sci., 76:1108-1114.

Eikelenboom, G. and D. Minkema. 1974. Prediction of pale. soft. exudative muscle with a nonlethal test for the halothane-induced porcine malignant hyperthermia syndrom. Tijdschrift voor Diergenee- skunde, 99:421.

Ellegren, H. and T. Basu. 1995. Filling the gaps in the porcine linkage map:

isolation of microsatellite from chromosome 18 using flow sorting and SINE-PCR. *Cytogenet Cell Genet.*, 71:370-373.

Ellegren, H., B. P. Chowdhary, M. Johansson, L. Marklund, M. Fredholm, I. Gustavsson, and L. Andersson. 1994. A primary linkage map of the porcine genome reveals a low rate of genetic recombination. *Genetics*, 137:1089-1100.

Ellegren, H., Chowdhary, B. P., Johansson, M., Marklund, L., Fredholm, M., Gustavsson, I., and Andersson, L. 1994. A primary linkage map of the porcine genome reveals a low rate of genetic recombination. *Genetics* 137:1089-1100.

Fisher R. A. (1935). The logic of inductive inference. *J. Roy. Stat. Soc.* 98:39-54

Fredholm, M., A. K. Wintero, K. Christensen, B. Kristensne, P. B. Nielsen, W. Davies, and A. Archibald. 1993. Characterization of 24 porcine (dA-dC)_n-(dT-dG)_n microsatellites: genotyping of unrelated animals from four breeds and linkage studies. *Mamm. Genome*, 4:187-192.

Fujii, J., K. Otsu, F. Zorzato, S. De Leo, V. K. Khanna, J. E. Weiler, P. J. O'Brien, and D. H. MacLennan. 1991. Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. *Science*, 253:448.

Georges, M., D. Nielsen, M. Mackinnon, A. Mishra, R. Okimoto, A. T. Pasquito, L. S. Sargeant, A. Soresen, M. R. Steel, X. Zhano, J. E. Womack, and L. Hoeschele. 1995. Mapping quantitative trait loci controlling milk production in dairy cattle by exploiting progenytesting. *Genetics*, 139:907-920.

Georges, M., D. W. Gunawarane, M. Threadgill, I. Lathrop, A. Olsaker, L. L. Mishra, A. Sargeant, M. R. Schoeberlein, C. Steel, D. S. Terry, X. Threadgill, T. Zhano, R. Holm, R. Fries, and J. E. Womack. 1991. Characterization of a set of variable number of tandem repeat markers conserved in bovidae. *Genomics*,

11:24-32.

Green P, Falls K, and Crooks S (1990) Documentation for CRIMAP, version 2.4. Washington Univ. School of Medicine, St. Louis, MO.

Green, P., K. Falls, and S. Crooks. 1990. Documentation for CRIMAP, version 2.4. Washington Univ. School of Medicine, St. Louis, MO.

Haley CS, Knott SA (1992) A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. *Heredity* 69, 315-324

Haley CS, Knott SA and Elsen JM (1994) Mapping quantitative trait loci in crosses between outbred lines using least squares. *Genetics* 136, 1195-1207

Haley, C. S. 1994. Livestock QTLs-bringing home the bacon?. *Trend. Genet.*, 11:488-492.

Haley, C. S., G. J. Lee, and M. Ritchie. 1995. Comparative reproductive performance in Meishan and large white pigs and their crosses. *Anim. Sci.*, 60:259-267.

Harris, D. L. 1998. Livestock improvement art, science, or industry?. *J. Anim. Sci.*, 76:2284-2302.

Hirooka, H., D. J. De Koning, B. Harlizius, J. A. M. van Arendonk, A. P. Rattink, M. A. M. Groenen, E. W. Brascamp, and H. Bovenhuis. 2001. A Whole-genome scan for quantitative trait loci affecting teat number in pigs. *J. Anim. Sci.*, 79:2320-2326.

Hoyheim, B., A. Keiserud, and P. D. Thomsen. 1994. A highly polymorphic porcine dinucleotide repeat S0301(BHT 12) at chromosome 4p15. *Anim. Genet.*, 25:432.

Jacob, H. J., K. Lindpaintner, S. E. Lincoln, K. Kusumi, R. K. Bunker, Y. P. Mao, D. Ganten, V. J. Dzau, and E. S. Lander. 1991. Genetic mapping of a gene causing hypertension in the stroke-prone spontaneously hypertensive rat. *Cell*, 67:213-224.

Jeffreys, A. J., V. Wilson, and S. L. Thein. 1985. Hypervariable 'minisatellite' region in human DNA. *Nature*, 314:67.

Jeon, J. T., O. Carlbog, A. Tornsten, E. Giuffra, V. Amarger, P. Chardon, L. Andersson-Eklund, K. Andersson, I. Hansson, K. Lundstrom, and L. Andersson. 1999. A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the *IGF 2* locus. *Nat. Genet.*, 21:157-158.

Kim, K. S., Larsen, N., Short, T., Plastow, G., Rothschild, M. (2000) A missense variant of the melanocortin 4 receptor (MC4R) gene is associated with fatness, growth and feed intake traits. *Mammalian Genome* 11, 131-135.

Lander ES, Bostein D (1989) Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121,185-190

Lander ES, Kruglyak L (1995) Genetic dissection of complex traits: guide lines for interpreting and reporting linkage results. *Nature Genetics* 11, 315-324

Litt, M. and J. A. Luty. 1989. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *American Journal of Human Genetics*, 44:397-401.

Love, J. M., A. M. Knight, M. A. McAleer, and J. A. Todd. 1990. Towards construction of a high resolution map of the mouse genome using PCR-analysed microsatellites. *Nucleic Acids Research*, 18:4123- 4129.

Ma, R. Z., I. Russ, C. Park, D. W. Heyen, J. E. Beever, C. A. Green, and H. A. Lewin. 1996. Isolation and characterization of 45 polymorphic microsatellite from the bovine genome. *Anim. Genet.*, 27:43-47.

Maciejowski, J. and J. Zieba. 1982. *Genetics and Animal Breeding ; Part A. Biological and Genetic foundations of animal breeding.* Elsevier.

Mailan. D.; J. T.;Looft. C.;Amarger. V. ; Robic. A. ; Thelander. M.; Rogel-Gaillard. C.;Paul. s.;lannuccelli. N;Rask. L.;ronne. H.; Lundstorm. K.; Reninsch. N.; Gellin. J.; Kalm. E.;le Roy. P.;Charden. P.;Andersson. L(2000) A Muant in PRKAG3 associated with excess glycogen content in pig skeletal muscle. *Science* 288, 1248-1251

Malek, M., J. C. M. Dekkers, H. K. Lee, T. Baas, and M. F. Rothschild 2001. A Molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. II. Meat and muscle composition. *Mamm. Genome*, 12:630-636.

Malek. M ; Dekkers. J.C.M ; Lee.H.K.; Baas. T.J ; Prusa. K.; Huff-Lonergan. E.;Rothchild. M.F(2001) A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig.II. Meat and muscle composition. *Mammalian Genome* 12. 637-645

Malek. M ; Dekkers. J.C.M ; Lee.H.K.; Baas. T.J ; Rothchild. M.F(2001)A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. I. Growth and body composition. *Mammalian Genome* 12. 630-636.

Marklund L, Nystrom P, Stren S, Andersson L, Andersson E and L (1999) Confirmed quantitative trait loci for fatness and growth on pig chromosome 4. *Heredity* 82, 134-141

Marklund, L., M. Moller, B. Johansson, W. Hoyheim, M. Davies, R. Fredholm, K. Juneja, P. Mariani, W. Coppieters, H. Ellegren, and L. Andersson. 1996. A comprehensive linkage map of the pig based on wild pig-Large white intercross. *Anim. Genet.*, 27:255-269.

Mikawa, S., T. Akita, N. Hisamatsu, Y. Inage, Y. Ito, E. Kobayashi, H. Kusumoto, T. Matsumoto, H. Mikami, M. Minezawa, M., Miyake, S. Shimanuki, C. Sugiyama, Y. Uchida, Y. Wada, S. Yanai, and H. Yasue. 1999. A linkage map of 243 DNA markers in an intercross of Gottingen miniature and Meishan pigs. *Anim. Genet.*, 30:407-417.

Milan, D., J. P. Bidanel, L. P. Roy, C. Chevalet, and N. Woloszyn. 1998. Current status of QTL detection in Large white x Meishian crosses in France. *Proceedings of the 6th World congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 26:414-417.

Morser. G. ; Muller. E. Beeckmann. P. Yue. G. Geldermann. H.(1998) Mapping of QTLs in F2 generation of Wild Boar. Pietran and Meishan Pig Proceeding of the 6 th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production

Moser, G., G. Yue, P. Beeckmann, E. Mijller, S. Cepica, Jr. J. Schroffel, A. Stratil, and H. Geldermann. 1997. Mapping of cryptic QTLs for performance traits on porcine chromosome 7. *TAG*.

Moser, G., Muller, E., Beeckmann, P., Yue, G., and Geldermann, H. 1998. Mapping QTLs in F2 generations of Wild Boar, Pietran and Meishan pigs. *Proc 6th World Congress Quantitative Genetics of Livestock* 26:478-481.

Nezer C, Moreau L, Brouwers B, Coppieters W, Dettleux J et al. (1999) An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the IGF2 locus in pigs. *Nat Genet* 21, 155-156

Nezer. C. ;Moreau. L. ;Bruwer. B. ; Coppieters. W.; Dettleux. J.; Hanset. R. ;Karim. L.; Kvasz. A.; Leory. P.;Geges. M.(1999) An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the IGF2 locus in pigs. *nature Genetics* 21. 155-156.

Nielsen, V. H., R. Davoli, I. R. Korsgaard, B. Thomsen, D. Bigi, and V. Ruso, 1996. Association of a DNA polymorphism in the amino-peptidase N(ANPEP) locus with production traits in pigs. *Anim. Genet.*, 27(Suppl.2):115.

Orita, M., H. Iwahana, H. Kanazawa, K. Hayashi, and T. Sekiya. 1989. Detection of polymorphisms of human DNA by gel electrophoresis single-strand conformation polymorphisms. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA.* 86:2766.

Ovilo. C.; Perez-Enciso.M ; Barragan C.; Clop A.; Rodrigusz. C.; Oliver. M.A.; Toro M. A. ; Noguera. J. L. (2000) A QTL for intramuscular fat and backfat thickness is located on porcine chromosome 6. *Mammalian Genome* 11. 344-346

Pasek A, Wilkie P, Flickeenger G, Rohrer G, Alexander L et al. (1999) Interval mapping of growth in divergent swine cross. *Mamm Genome* 10, 117-122

Paszek. A.A; Wilkie.P.J.; Flickinger. G. H.; Rohrer. G.A.; Alexander. L.J.;Beattie. C.W.;Shook. L.B.(1999) Interval mapping of growth in divergent swine cross. *Mammalian Genome* 10. 117-122

Pumfrey, R. A., P. K. Johnson, P. J. Cunningham, and D. R. Zimmerman. 1980. Inheritance of teat number and its relationship to maternal traits in swine, *J. Anim. Sci.*, 50:1057-1060.

Rassmann, K., C. Schlotterer, and D. Tautz. 1991. Isolation of simple-sequence loci for use in polymerase chain reaction based DNA fingerprinting. *Electrophoresis*, 12:113-118.

Rathje, T. A., G. A. Rohrer, and R. K. Johnson. 1997. Evidence for Quantitative Trait loci Affecting ovulation Rate in pigs. *J. Anim. Sci.*, 75:1486-1494.

Rathje. T.A.; Rohrer. G.A.; Johnson. R.K. (1997). Evidence for quantitative trait loci affecting ovulation rate in pigs. *Journal of Animal Science* 75. 1486-1494.

Robic, A., M. Dalens, N. Woloszyn, D. Milan, J. Riquet, and J. Gellin. 1994. Isolation of 28 new porcine microsatellites revealing polymorphism. *Mamm. Genome*, 5:580-583.

Rohrer GA, Alexander LJ, Hu Z, Smith TPL, Keele JW et al. (1996) A comprehensive map of the porcine genome. *Genome Res* 6, 371-391

Rohrer, G. A. 2000. Identification of quantitative trait loci affecting birth characters and accumulation of backfat and weight in a Meishan-White composite resource population. *J. Anim. Sci.*, 78:2547-2553.

Rohrer, G. A. and J. Keele. 1998a. Identification of quantitative trait loci affecting carcass composition in swine I. Fat deposition traits. *J. Anim. Sci.*, 76:2247-2254.

Rohrer, G. A. and J. Keele. 1998b. Identification of quantitative trait loci affecting carcass composition in swine II. Muscling and wholesale product trait yield traits. *J. Anim. Sci.*, 76:2255-2262.

Rohrer, G. A., Alexander, L. J., Keele, J. W., Smith, T. P., and Beattie, C. W. 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. *Genetics* 136:231-245.

Rohrer, G. A., J. A. Leeson, Z. Hu, T. P. Smith, J. W. Keele, and C. W. Beattie. 1996. A comprehensive map of the porcine genome. *Genome Res.*, 1996 6(5):371-391.

Rohrer, G. A., L. K. Alexander, J. W. Keele, T. P. Smity, and C. W. Beattie. 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. *Genet.*, 136:231-245.

Rohrer. G.A.(2000) Identification of quantitative trait loci affecting birth character and accumulation of backfat and weight in a Meishan-White composite resource population. *Journal of Animal Science* 78. 2547-2553.

Rohrer. G.A.; Ford. J.J.; Wise. T.; Vallet. J.L.; Christenson. R.K.(1999) Identification of quantitative trait loci affecting female reproductive traits in a multigeneration Meishan-White composite swine population. *Journal of Animal Science* 77. 1385-1391.

Rohrer. G.A.; Keele. J.W.(1998a) Identification of quantitative trait loci affecting carcass composition in swine; I. Fat deposition trait. *Journal of Animal Science* 76. 2247-2254.

Rohrer. G.A.; Keele. J.W.(1998b) Identification of quantitative trait loci affecting carcass composition in swine; II. Muscling and wholesale product yield traits. *Journal of Animal Science* 76. 2255-2262.

Rohrer. G.A.; Wise. T.H.; Lunstra.D.D.; Ford. J.J.(2001) Identification of genomic regions controlling plasma FSH concentrations in Meishan-White composite boars. *Physiological Genomics* 6. 145-151.

Rothchild. M.F ; Liu.H.C ; Tuggle. C.K ; Yu. T.P ; Wang.L(1995) Analysis of pig chromosome 7 genetic markers for growth and carcass performance traits. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 112. 341-348

Rothchild. M.F.; Jacobson. C. ;Vaske D.A. ;Tuggle. C. K.; Wang. L.; Short. T.; Erhardt. G.; Sasaki. S. ; Vincent. A.; McLaren.D. G.;southWood . O.;vander steen. H. Mileham. A.; Plastow. G.(1996) the Estrogen receptor locus is

associated with a major gene influencing litter size in pigs. Proceedings of the National Academy of Science USA 93. 201-205

Rothschild MF, Liu HC, TuggleCK, Yu TP, Wang L (1995) Analysis of chromosome 7 genetic markers for growth and carcass performance traits. J Anim Breed Genet 112, 341-348

Ruyter, D., M. Johansson, M. Groenen, and L. Andersson. 1994. A porcine polymorphic microsatellite locus(S0098). Anim. Genet., 25:198.

Short, T. H., O. I. Southwood, A. Devries, D. G. McLaren, G. J. Evans, A. J. Mileham, and G. S. Plaxtow. 1997. Evidence of a new genetic marker for litter size in pigs. J. Anim. Sci., 75(Suppl. 1):29.

Skjervold, H. 1963. Inheritance of teat number in swine and the relationship to performance. Acta Agric. Scand., 13:323.

Smith, C. and P. R. Bampton. 1977. Inheritance of reaction to halothane anaesthesia in pigs. Genetical Research, 29:287.

Smith, P. R., C. P. McPhee, and W. J. Natoli. 1986. Heritability of teat number and its relationship to production characters in male pigs. Australian J. Exp. Agri., 26:539.

Soller, M. 1994. Marker-assisted selection, an overview. Anim Biotech., 5:193-208.

Spelman, R. J., W. Coppieters, L. Karim, J. A. M. Van Arendonk, and H. Bovenhui, 1996 Quantitative trait loci analysis for five milk production traits on chromosome six in the Holstein-Friesian population. Genetics 144: 1799-1808.

Steel, M. R. and M. Georges. 1991. Generation of bovine multisite haplotypes using random cosmid clones. Genomics, 10:889-904.

Sturtevant, A. H. 1913. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. *J. Exp. Zoology*, 14:43-59.

Tautz, D. 1989. Hypervariability of simple sequence as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research*, 12:4127-4138.

Tautz, D. and M. Renz. 1984. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Research*, 12:4127-4138.

Troyer, D., L. Alexander, K. Kirby-Dobbels, G. A. Rohrer, and C. W. Beattie. 1996. An unassigned porcine microsatellite linkage group maps to chromosome 6. *Mamm. Genome*, 7:224-225.

Vos, P., R. M. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, T. van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper, and M. Zabeau. 1995. AFLP; a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Research*, 23:4407-4414.

Wada, Y., T. Akita, T. Furukawa, N. Hisamatsu, Y. Ito, E. Kobayashi, M. Komatsu, H. Kusumoto, H. Mikami, S. Mikawa, M. Minezawa, M. Miyake, S. Shimanuki, T. Sugiyama, Y. Uchida, S. Yanai, and H. Yaue. 2000. Quantitative trait loci (QTL) analysis in Meishan × Goettingen cross population. *Anim. Genet.*, 31:376-384.

Wada. Y. ;Akita. T.; Awata T.; FuruKawa. T.; Sugai. N; Inage. Y.; Ishii. K.; Ito. Y.; Kobayashi.E.; Kusumoto . H.; Matsumoto. TMikwa. S.; Miyake .A.; Shimanuki. S.; Sugiyama. T.; Uchida. Y.; Yanai. S.; yasue. H.(2000) Quantitative trait loci analysis in a Meishan ×Gottingen cross poulation. *Animal Genetic* 30, 376-384

Walling. G. A. ; Archibald. A.L. ; Cattermole . J.A.;Downing. A.C.; Finayson. H.A. Nichoson. D.vischer. P. M.; Walker C.A.; Haley. C.S(1998a) Mapping of

quantitative trait loci on porcine chromosome 4. *Animal Genetics* 29 415-424.

Wang L, Yu TP, Tuggle CK, Liu HC, Rothschild MF (1998) A directed search for quantitative trait loci on chromosomes 4 and 7 in the pig. *J Anim Sci* 76, 2560-2567

Webb, A. J. 1981. The halothane sensitivity test. In: Froystein, T., Slinde, E. and Standal, N. (ed.) *Porcine Stress and Meat Quality: Causes and Possible Solutions to the Problems*. Agricultural Food Research Society, As, Norway. p. 105.

Weber, J. L. and P. E. May. 1989. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *Am. J. Hum. Genet.*, 44:338-396.

Wilkie, K., M. Jung, Y. Chen, and H. Geldermann. 1994. Porcine (GT)_n sequences: structure and association with dispersed and tandem repeats. *Genomics*, 21:63-70.

Wilkie, P. J., A. A. Paszek, C. W. Beattie, L. J. Alexander, M. B. Wheeler, and L. B. Schook. 1999. A genome scan of porcine reproductive traits reveals possible quantitative trait loci(QTLs) for number of corpora lutea. *Mamm. Genome*, 10:573-578.

Wilkie, P. J., A. A. Paszek, G. H. Flinkenger, G. A. Rohrer, L. Alexander, C. W. Beattie, and L. B. Schook. 1996. Scan of eight porcine chromosome for growth, carcass and reproductive traits reveals two likely quantitative trait loci. *Genetics*, 27 (Suppl. 2):117.

Willams, J. G. K., A. R. Kubelik, K. L. Livak, J. A. Rafalski, and S. V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18:6531-6535.

Womack, J. E. and S. R. Kata. 1995. Bovine genome mapping: evolutionary inference and the power of comparative genomics. *Current Opinion in Genetics and Development*, 5:725-733.

Yu, T-P, Wang, L, Tuggle, CK, and Rothschild, MF (1999) Mapping fatness and growth on pig chromosome 13: a search in the region close to the pig PIT1 gene. *J Anim Breed Genet* 16, 269-280

박찬규. 2001. QTL mapping을 이용한 소 분자육종의 현황과 앞으로의 이용 가능성. *동물 유전체 연구현황 및 산업적 활용방안. 동물 유전체 연구 심포지엄*, 99-106.

서강석, 김성훈, 박영일. 1996. 돼지에 있어 유두수에 대한 유전모수의 추정. *한국축산학회지*. 38(2):133-138.

오봉국, 강민수, 김재홍, 김창근, 박영일, 백동훈, 염영훈, 여정수, 오희창, 유병현, 이정구, 정홍우, 최광수, 최연호, 한성욱. 1996. *가축육종학*, 18-19

주 의

1. 이 보고서는 농림부에서 시행한 농림기술개발사업의 연구보고서입니다.
2. 이 보고서 내용을 발표할 때에는 반드시 농림부에서 시행한 농림기술개발사업의 연구결과임을 밝혀야 합니다.
3. 국가과학기술 기밀유지에 필요한 내용은 대외적으로 발표 또는 공개하여서는 아니됩니다.