

北京地区荷斯坦牛乳蛋白遗传标记应用研究

祝梅香 张沅

(中国农业大学动物科技学院)

摘要 本研究选取北京市4个牛场共731头健康荷斯坦奶牛,利用聚丙烯酰胺凝胶垂直板状电泳(PAGE)对其乳蛋白进行分型,采用动物模型(单基因位点模型和多基因位点模型)来分析乳蛋白多态性与奶牛产奶性能间的关系,旨在证明乳蛋白多态性作为遗传标记进行辅助选择的可能性。动物模型遗传效应统计分析表明:单基因位点模型中某些乳蛋白位点的效应不是乳蛋白本身的效应,而是连锁基因的效应。 β -CN位点B基因或连锁基因显著影响乳蛋白率、乳脂率; κ -CN位点和 β -Lg位点的B基因或连锁基因分别对乳蛋白率、乳脂率有显著效应。

关键词 荷斯坦牛; 乳蛋白; 产奶性能; 动物模型; 遗传标记

分类号 S823.91; S188

Application of Milk Proteins as Genetic Markers in Holstein Cattle in Beijing

Zhu Meixiang Zhang Yuan

(College of Animal Sciences and Technology, CAU)

Abstract A total of 731 Holstein cows from Beijing area was used to determine the genotypic and gene frequencies of milk protein types, and the relationships between milk protein loci and milk production traits. Milk samples were typed by polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE). Effects of milk protein loci on milk performance were examined using animal model (single-gene analysis in which each milk protein locus was analysed separately and multigene analysis in which all milk protein loci were analysed simultaneously), aimed to demonstrate the possibility of milk protein polymorphism to conduct subsidiary selection as a genetic marker. The results of animal model indicated that some effects ascribed to certain milk protein genes in the single-gene analysis were not effects of the milk protein gene itself but of linked genes. Variant B or a very closely linked gene of β -casein, κ -casein, β -lactoglobulin affected percentages of milk protein and milk fat, respectively.

Key words Holstein cows; milk protein; milk performance; animal model; genetic marker

多年来,公牛和母牛的选择主要依据由多基因位点控制的数量性状,如产奶量、乳脂率等。数量性状的遗传进展受微效多基因控制,且受环境因素的影响,因而使用表型值经过统计推断方法对种牛进行遗传评定,会降低对公牛和母牛的育种值估计的准确性。另外,部分奶牛育种工作者从体躯、乳房形态上与泌乳能力相联系,未从生物活性物质担负机能上考虑。近二十几年兴起的动物生化遗传学,把灵敏度极高的一些生化手段应用于动物育种中,其主要目的是寻找在发生生理学上可较早地测定的生化参量作为育种中选择有经济意义的生产性状的辅助选择性状^[1]。动物生化性状分为生化质量性状和生化数量性状,生化质量性状即遗传多态性,主要是指血液、酶或蛋白质的变异。这些性状受单基因控制,而且性状的表达不受环境的影响。

收稿日期: 1999-12-16

祝梅香, 中国医学科学院 中国协和医科大学实验动物研究所, 100021

泌乳是许多生理生化反应的复杂过程, 乳汁为其终产物。参与该反应的酶、蛋白质、代谢物、激素等活性因子无疑是该功能的直接体现者。其构型的异同, 量的大小必定反映到产奶量上来, 表现出相关关系。由于酶、蛋白质等生化性状的结构和功能与生同来, 终生保持相对稳定性, 对外界环境保持相对独立性, 如能找到生化性状与产奶性能间可靠的相关关系, 就可提早选种, 加快遗传改进速度。

近年来, 许多研究表明, 乳蛋白类型和产奶性能之间存在着一定程度的相关关系。1953 年, A schaffenburg 和 D rew ry 首次运用纸层析法对荷斯坦牛 β -乳球蛋白进行分析^[2], 得到 A, B 两种不同的遗传变异体, 引起人们对牛乳蛋白多态性的极大兴趣, 揭开了研究乳蛋白多态性的序幕。目前对乳蛋白多态性的研究主要集中在 2 个方面: 一是利用乳蛋白多态型基因频率, 计算遗传距离或遗传相似系数, 并据此确定不同品种(类型)间的差异程度, 进行聚类分析, 绘制系统图, 从而估计品种(类型)间的亲缘关系, 考证品种的起源与分化; 二是研究乳蛋白多态性与泌乳性能和生长发育性能等方面的遗传关系, 试图发现乳蛋白多态性与产奶性能在基因上的紧密连锁, 以求把它作为生化标记基因来辅助选择优良种畜, 改进家畜品质, 提高产奶性能。

本研究旨在通过对中国荷斯坦牛乳蛋白多态性与产奶性能之间的关系进行分析, 以证明乳蛋白多态性作为遗传标记进行辅助选择的可能性, 从而提高对公牛和母牛的选择的准确性。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取北京市 4 个牛场的健康荷斯坦奶牛共 731 头, 各采奶样约 30 mL (分装于 2 管中, 一管用于测定乳成分, 一管用于电泳分型) 置冰盒内迅速带回实验室备测。

1.2 乳成分含量分析

用 104 型乳成分自动分析仪(丹麦产), 主要分析指标包括乳脂率、乳蛋白率、乳糖、干物质等。

1.3 电泳方法

采用聚丙烯酰胺凝胶垂直板状电泳法对酪蛋白(α_1 -CN、 β -CN、 κ -CN)和乳清蛋白(α L、 β L_g)进行电泳分型^[3~5]。具体操作方法可参见中国农业大学周顺伍主编的《生物化学实验技术》^[6]。

1.4 产奶量分析

本研究的产奶量资料直接来自于牛场的产奶记录。在分析过程中, 剔除泌乳天数少于 90 d 的个体, 对泌乳天数多于 305 d 的个体只取其 305 d 的产奶量, 对介于 90 d 与 305 d 的个体则根据校正公式^[7]校正成 305 d 奶量。

1.5 乳成分分析

在测定乳成分时, 仅一个场取 3 班奶以 3:3:4(早、中、晚)比例混合测定, 而另外 3 个牛场由于条件所限, 只取早班奶, 根据公式校正成 3 班奶的指标^[8]。

1.6 统计分析模型——动物模型^[9]

由于动物个体间往往存在着亲缘关系, 所以采用动物模型进行基因型效应值的估计, 将会获得更可靠的结果。

1.6.1 基因位点模型 即将各种乳蛋白单独考虑, 进行基因型效应值分析。

$$(1) Y_{ijkm} = hys_i + p_j + b_1(c_{ijkm} - \bar{c}) + b_2(c_{ijkm} - \bar{c})^2 + mp_k + a_1 + e_{ijkm}$$

(1) 式为分析产奶量使用。

式中: Y_{ijkm} 为产奶量观察值; hys_i 为产犊牛场年季效应; b_1 为产犊年龄的线性回归系数; \bar{c} 为全群平均产犊年龄; mp_k 为乳蛋白基因型固定效应; m_{sk} 为泌乳阶段效应值。

$$(2) Y_{ijkmn} = hys_i + p_j + m_{sk} + b_1(c_{ijkmn} - \bar{c}) + b_2(c_{ijkmn} - \bar{c})^2 + mp_1 + a_m + e_{ijkmn}$$

(2) 式为分析乳成分使用, 以下相同。

式中: Y_{ijkmn} 为乳成分观察值; p_j 为胎次效应; c_{ijkm} 为个体的产犊年龄(月); b_2 为产犊年龄的二次回归系数; a_1 为母牛的随机效应; e_{ijkl} 为随机残差效应值。

1.6.2 多基因位点模型 由于酪蛋白位点间是紧密连锁的, 用单基因位点模型估计某一种酪蛋白的基因型效应时可能会受到其他酪蛋白的影响, 而利用多基因位点模型同时考虑各种酪蛋白, 就可校正酪蛋白之间的影响作用。

$$(1) Y_{ijkmnop} = hys_i + p_j + b_1(c_{ijkmnop} - \bar{c}) + b_2(c_{ijkmnop} - \bar{c})^2 + \alpha_1-CN_k + \beta-CN_l + \kappa-CN_m + \beta-Lg_n + a_o + e_{ijkmnop}$$

$$(2) Y_{ijkmnopq} = hys_i + p_j + m_{sk} + b_1(c_{ijkmnop} - \bar{c}) + b_2(c_{ijkmnopq} - \bar{c})^2 + \alpha_1-CN_l + \beta-CN_m + \kappa-CN_n + \beta-Lg_o + a_p + e_{ijkmnopq}$$

式中, α_1-CN_k 为 α_1-CN 的基因型固定效应值; $\beta-CN_l$ 为 $\beta-CN$ 的基因型固定效应值; $\kappa-CN_m$ 为 $\kappa-CN$ 的基因型固定效应值; $\beta-Lg_n$ 为 $\beta-LG$ 的基因型固定效应值; 其他代表变量的字母含义与单基因位点模型相同。

2 结果与分析

分析数量性状与遗传标记的相关关系, 所用统计模型的合理性有着重要的意义。本研究采用动物模型(一种是单基因位点模型, 一种是多基因位点模型, 二者的区别在于如何考虑各乳蛋白位点间的关系)来估计乳蛋白基因型对产奶性能的效应值。应用动物模型可以充分利用个体的系谱资料, 亦即考虑动物个体间的亲缘关系, 所以目前是最理想的模型。

由于酪蛋白位点间连锁不平衡, 如果仅用单基因位点模型估计其中某一种酪蛋白的基因型效应, 可能会受到其他酪蛋白的影响, 得到不够准确的效应估计值。因此本研究又采用了多基因位点模型, 该模型将四种乳蛋白位点的效应同时考虑, 可以适当校正连锁的影响作用, 得到较可靠的基因型效应估计值。

2.1 各种乳蛋白位点的基因型频率及基因频率

从各种乳蛋白位点的基因型频率及基因频率(表1)可以看出: α_1-CN , $\beta-CN$, $\kappa-CN$ 和 $\beta-Lg$ 四种乳蛋白位点的优势基因型(频率最高的基因型)分别为 BB , A^1A^2 , AB 和 AB 型。 α_1-CN 的 AB , BC , CC 型出现得比较少, 可能与群体规模不够大、代表性不强有关。 $\beta-CN$ 仅发现5种基因型, 分别为 A^1A^1 , A^1A^2 , A^2A^2 , A^1B 和 A^2B , 未发现 A^3 基因型和 BB 纯合子。对 $\kappa-CN$ 与 $\beta-Lg$, 均是 AB 型频率最高。 $\alpha-La$ 只有一种表现型 BB 型, B 基因已处于固定状态, 这与前人报道结果一致^[10, 11], 前人报道的加拿大荷斯坦牛的 $\alpha-La$ 位点 B 基因处于固定状态, 另外 A schaffenburg (1968) 也报道, 除了瘤牛外所有品种牛的 $\alpha-La$ 位点的 B 基因均处于固定状态^[2]。总之, 除了 α_1-CN 和 $\alpha-La$ 外, $\beta-CN$, $\kappa-CN$, $\beta-Lg$ 均是杂合子为优势基因型, 可能是由于群体引进外血进行繁殖, 尚未达到 Hardy-W einburg 平衡。

表 1 各乳蛋白位点基因型频率和基因频率及观察值

乳蛋白位点	基因型	观察数	频率	等位基因	观察数	频率
α_1 -CN	BB	722	0.988	A	3	0.002
	AB	3	0.004	B	1450	0.992
	BC	3	0.004	C	9	0.006
	CC	3	0.004			
β -CN	A ¹ A ¹	23	0.032	A ¹	669	0.457
	A ¹ A ²	612	0.838	A ²	741	0.507
	A ² A ²	43	0.059	B	52	0.036
	A ¹ B	10	0.014			
	A ² B	42	0.057			
κ -CN	AA	281	0.385	A	930	0.637
	AB	368	0.504	B	530	0.363
	BB	81	0.111			
α -L a	AA	0	0	B	1460	1.000
	AB	0	0			
	BB	730	1.000			
β -L g	AA	80	0.112	A	545	0.373
	AB	381	0.521	B	917	0.627
	BB	268	0.367			

α_1 -CN, β -CN, κ -CN, β -L g 四种乳蛋白位点的优势基因(频率最高的基因)分别为 B, A², A, B; α_1 -CN 的 A, C 基因为稀有基因; β -CN 的 A¹ 基因频率也较高, 接近于 A² 基因; B 基因则少得多, 且未发现 A³ 基因。对 κ -CN 与 β -L g, 则分别是 A 基因和 B 基因居多, 频率均超过 0.6, 这与许多研究者的研究结果是一致的^[10-12]。

2.2 用单基因位点模型对效应值的估计

表 2 列出了利用单基因位点模型得到的奶牛各项产奶性能的效应估计值。与 BB 型相比, 带有 α_1 -CN AB 型、BC 型奶牛分别多产 101 kg、224 kg 奶, 而 CC 型的奶牛则少产 165 kg 奶。带有 BB 型的奶牛的乳脂率与乳脂量低于其他基因型, 而具有较高的乳蛋白率与乳蛋白量。

就产奶量而言, β -CN A²B 型最高, 而 A¹B 型最低。A¹B 型对乳脂率、乳脂量、乳蛋白率、乳蛋白量及干物质率均有显著正效应, 其乳脂率、乳蛋白率、干物质率分别比 A²B 型高出 0.28%, 0.29%, 0.61%。其他研究者运用单基因位点动物模型进行遗传效应估计时, 同样发现 A¹B 对乳脂率、乳蛋白率的效应, 并认为其中主要是 B 基因的效应, 同时还发现 A³ 基因对乳脂率、乳蛋白率的显著效应^[9]。

从表 2 还可看出, 带有 κ -CN 的 BB 型的奶牛产奶量、乳蛋白率、干物质率较高, 而乳脂率低, 其中乳蛋白率比 AA 型奶牛高 0.09%。有报道 κ -CN 的 B 基因的优良乳品加工特性是由于 κ -CN BB 基因型的乳酪蛋白胶粒小, 同质性好, 对乳蛋白率的正效应作用造成的^[12, 13]。

与 BB 型相比, β -L g 的 AA 型奶牛产奶量高出 148 kg, 这与 A leandri(1990) 的试验结果一致, 曾报道 β -L g 的 AA 型与 BB 型相比, 产奶量显著提高^[14]; 就乳脂率、乳蛋白率和干物质率而言, AA 型比 BB 型分别低 0.12%、0.04% 和 0.08%, 其他研究者也发现 BB 型个体乳脂率较高^[15], AA 型有降低乳脂率的作用^[11, 16]。

表2 单基因位点动物模型分析乳蛋白基因型对产奶性能效应的估计值

乳蛋白位点	基因型	305 d 产奶量	乳脂率	乳脂量	乳蛋白率	乳蛋白量	干物质
		<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%	<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%	<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%
α_1 -CN	BB	0	0	0	0	0	0
	AB	101	0.06	22.10	-0.17	-9.60	-0.23
	BC	224					
	CC	-165					
β -CN	A ¹ A ²	0	-0.06	-2.09	-0.01	-0.99	-0.03
	A ¹ A ¹	-194	0.37	6.31	-0.02	-10.80	0.66
	A ² A ²	62	-0.27	-5.24	-0.07	-8.40	-0.31
	A ¹ B	-296	0.28	2.09	0.29	26.30	0.61
	A ² B	167	0	0	0	0	0
κ -CN	AA	-69	-0.15	6.47	-0.01	1.90	-0.25
	AB	-138	0	0.99	0	-3.10	0
	BB	0	-0.08	0	0.08	0	-0.13
β -Lg	AA	148	-0.12	-11.50	-0.04	0.90	-0.08
	AB	-73	-0.43	-6.90	0.02	-2.60	-0.01
	BB	0	0	0	0	0	0

2.3 用多基因位点模型对效应值的估计

表3列出了多基因位点动物模型的分析结果。比较单基因位点模型和多基因位点模型效应估计值结果可以发现,从总体来讲,酪蛋白基因型的效应值有所降低。

表3 多基因动物模型分析乳蛋白基因型对产奶性能效应的估计值

乳蛋白位点	基因型	305 d 产奶量	乳脂率	乳脂量	乳蛋白率	乳蛋白量	干物质
		<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%	<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%	<i>m</i> /kg	<i>w</i> /%
α_1 -CN	BB	0	0	0	0	0	0
	AB	98	0.05	11.5	-0.12	-8.4	-0.10
	BC	186					
	CC	-183					
β -CN	A ¹ A ²	0	0	0	0	0	0
	A ¹ A ¹	-233	0.12	24.5	-0.02	-9.7	0.58
	A ² A ²	56	-0.22	-21.6	-0.05	-7.8	-0.27
	A ¹ B	-275	0.30	10.8	0.25	27.6	0.55
	A ² B	205	0.03	2.2	-0.01	2.1	0.01
κ -CN	AA	44	-0.29	8.5	0.03	4.8	-0.19
	AB	0	0	0	0	0	0
	BB	147	-0.05	1.1	-0.07	3.2	-0.18
β -Lg	AA	184	-0.17	-11.8	-0.07	0.2	-0.07
	AB	-57	-0.39	-6.5	0.01	-3.0	0
	BB	0	0	0	0	0	-0.02

对 α_1 -CN, AB 型对产奶量、乳脂率、乳蛋白率的估计效应值分别由 101 kg, 0.06%, -0.17% 降为 98 kg, 0.05%, -0.12%; 同时乳脂量、乳蛋白量的估计效应值也有一定程度的下降, 这可能是由于同时考虑其他酪蛋白的效应所致。 β -CN A²B 型对产奶量的效应估计值有所提高, 而 A¹B 型对乳蛋白率的效应估计值降低 0.04%, 由 0.29% 变为 0.25%。与单基因位点模型相比, κ -CN 的 BB 型对乳脂率、乳蛋白率的估计效应值分别由 -0.08%、0.08% 变为 -0.05%、0.07%, 干物质率也略有降低。

分别运用单基因位点模型和多基因位点模型对荷斯坦牛进行的遗传效应分析表明^[17]: 运用单基因位点模型, κ -CN 基因影响第一泌乳期乳蛋白率, BB 型提高乳蛋白率但降低产奶量; β -CN 基因型对产奶量、乳脂率、乳蛋白率和乳蛋白量效应显著, 其中主要是 A³, B 基因的效应。 A³ 降低乳脂含量, 提高乳蛋白含量。但运用多基因位点模型则得到, 酪蛋白的效应降低, α_1 -CN 对乳脂率和乳蛋白量, β -CN 对乳蛋白率效应不再显著, 但 β -CN 对产奶量、乳脂率、乳蛋白量的效应仍然保持显著。 κ -CN 对乳脂率、产奶量的效应也不再显著, 但对乳蛋白率的效应未受影响。这一结果说明, 酪蛋白基因处于连锁不平衡状态。

上述 α_1 -CN、 β -CN、 κ -CN 基因型效应值的变化与三者的紧密连锁有关^[18]。运用单基因位点模型, 未能同时考虑各种酪蛋白之间的影响作用, 某些乳蛋白基因的效应可能不是乳蛋白基因本身的效应, 而是连锁基因的效应; 运用多基因位点模型, 将各种酪蛋白的效应同时考虑, 就可剔除连锁基因的效应, 得到各种酪蛋白基因型的较可靠的效应估计值。

β -Lg 各基因型效应值与单基因位点模型分析结果相比变化不大, 主要是由于 β -Lg 位点与酪蛋白位点之间不存在连锁, 无所谓连锁基因效应, 其效应不因对酪蛋白基因型效应值的校正而受到影响。

3 讨论与结论

(1) 在家畜育种中, 借助各种遗传标记进行辅助选择, 已有很长的历史^[19]。在早期, 是以体型外貌为标记, 促使品种外貌达到一致性, 通过外貌标记来选择优良种畜, 这主要是基于一些体型外貌性状与重要经济性性状间的相关关系, 但是经过多年研究与实践已证明, 这些相关是很低的。因此, 单纯用体型外貌特征作为重要经济性性状的标记是很粗糙的。

从家畜育种观点出发, 作为遗传标记必须符合以下几个条件: 具有稳定的遗传基础或较高的遗传力; 与重要经济性性状有较高的遗传相关; 测定方法简单, 重复率高; 可以在生命早期表现出来并且不受性别限制。

乳蛋白多态性是和乳成分直接相关, 表现为简单的孟德尔遗传, 呈共显性的质量性状, 不受环境因素的影响。根据本研究结果及大量文献表明, 乳蛋白基因型与奶牛产奶性能间存在着一定程度的相关性, 因此以乳蛋白基因型作为预测公、母牛产奶性能的遗传标记, 将其应用到公、母牛育种的辅助选择中, 实现早期选择, 加快育种速度, 是可行的。

奶牛的产奶性能是受微效多基因控制和受环境因素影响的相当复杂的数量性状, 在已有的研究中, 多数是根据某一位点上的某一等位基因与产奶性能的关系衡量其作为遗传标记的可能性, 所得结果不尽相同。如果能综合几个位点的基因进行综合选择, 辅助选择的价值将大大提高。不过目前这方面工作进行得比较少, 还需进一步研究。

(2) 由于传统的电泳分型方法是在蛋白水平上的研究, 其缺陷是显而易见的^[20]: 不能进

行早期测定; 泌乳属限性性状, 只能对母牛的乳蛋白进行分型, 对公牛则不能检测; 对某些性状, 如犊牛存活率无法检测, 因为只有存活者才能被分型。

随着分子遗传学和DNA 分析技术的发展, 如限制性片段长度多态性(RFLP)和聚合酶链反应(PCR)分析方法^[4, 20], 可以利用血液、精液样品提取DNA 对乳蛋白基因进行直接分型, 不受性别、年龄的限制, 克服了传统生化方法的缺陷, 为种畜的谱系鉴定和早期选择提供了一种十分可行的方法。总之, 分子生物学技术在奶牛乳蛋白分型和育种中的应用潜力很大, 具有广阔的发展前景。今后几年内随着分子生物学技术的不断改进和完善, 形成规范化的、高度精确且简便易行的DNA 水平的分析手段, 进行遗传改良的标记辅助选择育种计划会很快付诸实施。

参 考 文 献

- 1 张沅 现代动物育种原理和方法 北京: 中国农业大学出版社, 1989
- 2 A sschaffenburg Review s of the Progress of Dairy Science Section G Genetics Genetic variants of milk proteins their breed distribution. J Dairy Res, 1968, 35(3): 447~ 460
- 3 M c lean J F, et al, Effects of milk protein genetic variants on milk yield and composition. J Dairy Res, 1984, 51(4): 531
- 4 Peterson R F, Kopfler F C. Detection of new types of β casein by polyacrylamide gel electrophoresis at acid pH: a proposed nomenclature. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1966, 22(4): 388~ 392
- 5 Van Eenennaam A, Medrano J F. Milk protein polymorphisms in California dairy cattle. J Dairy Sci, 1991, 74: 1730~ 1742
- 6 周顺伍 生物化学实验技术 北京: 中国农业大学出版社, 1989
- 7 徐慧如, 张斌, 王桂英 北京市黑白花奶牛产奶量校正系数研究的结果与应用 中国畜牧杂志, 1984, 20(4): 3~ 8
- 8 周士磐, 王瑛珍 简化牛奶乳脂测定的采样方法 北京: 南郊牛奶公司技术科, 1994
- 9 Lin C Y, et al, Effects of milk protein loci on first lactation performance in dairy cattle 1986, 69(3): 704
- 10 Ng-Kwai-Hang K F, et al Rapid separation and qualification of major casein and whey protein of bovine milk by electrophoresis J Dairy Sci, 1984, 67(12): 3052
- 11 Medrano J F. Lind a Sharrow, Milk protein typing of bovine mammary gland tissue used to generate a complementary deoxyribonucleic acid library. J Dairy Sci, 1989, 72: 3190~ 3196
- 12 Lin C Y, et al Direct typing of milk proteins as an aid for genetic improvement of dairy bulls and cows: a review. Animal Breeding Abstracts, 1992, 60(1): 1~ 9
- 13 Van Eenennaam A, Medrano J F. Differences in allelic protein expression in the milk of heterozygous κ casein cows J Dairy Sci, 1991, 74: 1491~ 1496
- 14 Aleandri R, et al The effects of milk protein polymorphism on milk components and cheese producing ability. J Dairy Sci, 1990, 73(2): 241
- 15 李竞, 等 黑白花奶牛乳蛋白遗传多肽性及其与生产性能的关系 畜牧兽医学报, 1992, 23(2): 112~ 117
- 16 Cowan C M. Chromosome substitution effects associated with κ -casein and β -Lactoglobulin in Holstein cattle J Dairy Sci, 1992, 75(4): 1097~ 1104
- 17 Henk B, et al The potential contribution of milk protein loci to improvement of dairy cattle Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 1994: 311~ 318
- 18 Sabour M P. A association between milk protein genetic variants and genetic values of Canadian Holstein bulls for milk yield traits J Dairy Sci, 1996, 79(6): 1050~ 1056
- 19 秦志锐 奶牛的遗传改良 北京: 中国农业科技出版社, 1993
- 20 Henk Bovenhuis, et al. A associations between milk protein polymorphisms and milk production traits J Dairy Sci, 1992, 75(9): 2549~ 2559