

贵州黄牛 mtDNA D-loop 遗传多样性研究

刘若余^{1,2}, 夏先林², 雷初朝¹, 张明忠³, 陈宏¹, 杨公社¹

(1. 西北农林科技大学动物科技学院, 陕西省农业分子生物学重点实验室, 杨凌 712100;

2. 贵州大学动物科技学院, 贵阳 550025; 3. 贵州省农业厅, 贵阳 550001)

摘要:对贵州 4 个地方黄牛品种共计 82 个个体的线粒体 DNA D-loop 区全序列 910 bp 进行分析, 检测到 31 种单倍型, 其核苷酸多态位点 65 个, 约占所测核苷酸总长的 7.14%, 其中有 62 个转换, 2 个颠换, 1 个转换/颠换共存。贵州 4 个黄牛品种 mtDNA D-loop 区核苷酸多样性(π 值)为 2.16%~2.61%, 单倍型多样性(H)为 0.695~0.909, 表明贵州黄牛 mtDNA 遗传多样性比较丰富。根据单倍型构建了贵州 4 个黄牛品种的 NJ 分子系统树。聚类表明, 贵州黄牛有普通牛和瘤牛 2 大母系起源, 其影响较为均一。并探讨了用核苷酸多样性 π 值的大小来衡量黄牛群体遗传分化程度的可行性。

关键词: 贵州黄牛; 线粒体 DNA; D-loop; 遗传多样性; 起源

中图分类号: S828

文献标识码: A

文章编号: 0253-9772(2006)03-0279-06

Genetic Diversity of Mitochondrial DNA D-loop Sequences in Cattle Breeds in Guizhou

LIU Ruo-Yu^{1,2}, XIA Xian-Lin², LEI Chu-Zhao¹,
ZHANG Ming-Zhong³, CHEN Hong¹, YANG Gong-She¹

(1. College of Animal Science and Technology, Northwest A&F University, Shaanxi Key Laboratory of Molecular Biology for Agriculture, Yangling 712100, China; 2. College of Animal Science and Technology, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. Agricultural Department of Guizhou Province, Guiyang 550001, China)

Abstract: The complete mitochondrial D-loop sequences, 910 bp in length, in 82 individual cattle from 4 breeds in Guizhou province were analyzed. The results revealed 31 mitochondrial haplotypes, 65 polymorphic sites, covering 7.14% of the entire length of the sequence. Among these polymorphic sites, there were 62 transitions, 2 transversions and 1 coexistent site of transition and transversion. The nucleotide diversity (π value) and haplotype diversity (H) estimated from mtDNA D-loop region in 4 cattle breeds in Guizhou varied from 2.16%~2.61% and 0.695~0.909, respectively, showing that abundant mitochondrial genetic diversity exists in Guizhou cattle breeds. The Neighbor-Joining molecular phylogenetic tree of mtDNA D-loop of 4 Guizhou cattle breeds was constructed according to the 31 haplotypes. The NJ tree indicated that the origin of cattle breeds was from *Bos taurus* and *Bos indicus* which had nearly the same influence on cattle breeds in Guizhou. The feasibility of applying nucleotide diversity (π value) to the evaluation of bovine genetic differentiation was discussed.

Key words: Guizhou cattle; mitochondrial DNA; D-loop; genetic diversity; origin

收稿日期: 2005-04-02; 修回日期: 2005-06-07

基金项目: 贵州省十五攻关项目“贵州优质肉牛产业化技术研究及示范工程”(黔科合农社字(2001)1143号); 国家自然科学基金(编号: 30471238)[Supported by 10th Five Years Plan Special Research Programme of Guizhou Province“High Quality Beef Cattle Industrialization and Demonstration Programme in Guizhou Province”(No. 2001-1143) and the National Natural Science Foundation of China (No. 30471238)]

作者简介: 刘若余(1963—), 男, 湖南人, 副教授, 博士, 研究方向: 动物遗传育种。E-mail: liury04@163.com

通讯作者: 杨公社(1959—), 男, 陕西人, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向: 生物技术与动物育种。E-mail: gsyang999@sohu.com

线粒体是细胞中重要的细胞器之一,也是重要的遗传信息载体。高等动物线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 是共价闭合的双链分子,约 16.5 kb,无组织特异性;mtDNA 严格遵循母系遗传,其基因组织结构简单、稳定,但进化速率快,约为单拷贝核 DNA 的 5~10 倍,且 mtDNA 的变异主要来源于突变而非重组。线粒体 DNA D-loop 区的进化速率较其他区域又高 5~10 倍,是目前线粒体 DNA 研究的热点。正由于 mtDNA 具有这些遗传特性而被广泛地用于分子进化、生物分类、群体遗传结构及家畜经济性状等方面的研究^[1~4]。

黄牛的起源和分化一直是科学界感兴趣的问题。陈宏等^[5]通过对我国一些黄牛 Y 染色体多态性研究,发现北方黄牛受普通牛的影响大,南方黄牛受瘤牛的影响大,中原黄牛同时受普通牛和瘤牛的影响。由于 Y 染色体遵循父系遗传方式,因而这个指标只能用于调查黄牛的父系起源。陈幼春^[6]根据血液蛋白位点和 Y 染色体特征,辅以体态、毛色特征及史料的考证,认为中国黄牛可能有 4 种起源:欧洲普通牛、印度瘤牛、斑腾牛 (*Bos banteng*) 和褐牛 (*Bos gaurus*)。Yu 等^[7]对中国 12 个南方黄牛品种 154 头个体进行 mtDNA RFLP 分析,揭示普通牛与瘤牛是中国南方黄牛的主要起源,但瘤牛的影响更大一些,而且还发现在迪庆黄牛中存在牦牛基因。何正权等^[8]用 15 种限制性内切酶分析了贵州黄牛的 mtDNA RFLP,发现贵州黄牛有两种类型的 mtDNA 分子,即普通牛类型和瘤牛类型,两者的频率分别是 44.07% 和 55.93%。目前利用 mtDNA D-loop 碱基序列对中国黄牛的分子进化方面的研究较少。本研究对贵州省 4 个地方黄牛品种 mtDNA D-loop 区全序列进行了测定,对其遗传结构和起源进化做了初步研究,以期对贵州黄牛的遗传资源保护、杂交利用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 动物来源

采集了贵州关岭黄牛(22 头)、黎平黄牛(20 头)、思南黄牛(21 头)和威宁黄牛(19 头)的血样,共计 82 份。另外从 GenBank 中下载了欧洲牛(用 EU 表示,GenBank 登录号为:L27735),以及印度瘤牛的序列作对照(用 IND 表示,GenBank 登录号为:L27732)。

1.2 DNA 提取及序列测定

按照 Chen 等^[9]的方法提取牛的总 DNA。线粒体 DNA D-loop 扩增的引物为黄牛的特异性引物,引物设计参考雷初朝^[10]。正链引物为:5'-CTG-CAGTCTCACCATCAACC-3';反链引物为:5'-GGGGTGTAGATGOTTGC-3'。PCR 反应体系总体积为 50 μ L,反应条件为:95 $^{\circ}$ C 预变性 1 min,35 个循环,包括 94 $^{\circ}$ C 变性 60 s,60 $^{\circ}$ C 复性 60 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 60 s,最后 72 $^{\circ}$ C 充分延伸 10 min,4 $^{\circ}$ C 保存。PCR 产物用 1.5% 的琼脂糖凝胶电泳检测其大小、纯度及亮度。每个样品取 2 μ L 用于检测,用 Omega 公司(美国)回收试剂盒对 PCR 产物进行纯化与回收。回收后的 PCR 产物由宝生物工程(大连)有限公司测序。

1.3 数据处理

所测序列应用 Clustalw 软件和 DNASTAR 软件包中的 SeqMan 程序排列同源序列,并进行人工核对与校正。通过与 GenBank 中牛 mtDNA D-loop 序列(登录号为 NC-001567)进行比较^[11],确定贵州黄牛 mtDNA D-loop 序列长度及位置,用 DNASP3.0 和 Mega2.1 软件统计单倍型及构建邻接树(Neighbor-Joining Tree)。

2 结果与分析

2.1 贵州黄牛 mtDNA D-loop 区单倍型及核苷酸变异

牛的 mtDNA 基因组总长为 16 338 bp,其中 D-loop 区的全序列长度为 910 bp^[11]。本研究测定了 82 头贵州黄牛 mtDNA D-loop 区全序列(GenBank 登录号为:AY515664~AY515678,AY515610~AY515663,AY491441~AY491436,AY495548~AY495557)。82 头贵州黄牛 D-loop 序列长度为 910~912 bp,主要是在 221 位点处插入 1~2 个碱基 C 引起。

利用 Clustal W 软件对贵州黄牛 82 条 mtDNA D-loop 序列进行同源序列比对,界定了 31 种单倍型。在这 31 种单倍型中,共发现 65 个多态位点,约占所测核苷酸总长的 7.14%,其中有 62 个转换,2 个颠换,1 个转换/颠换共存(图 1)。

贵州黄牛 mtDNA D-loop 序列表现出的 31 种单倍型中,24 种单倍型用 GZB1~GZB24 表示,7 种单倍型用 GZI1~GZI7 表示。研究发现,GZI1 和 GZB1

| | | | | | | |
|-------|---------------|-------------|-------------|-------------|--------------|---------------------|
| | 1111111111 | 1111111111 | 1111111111 | 1111111111 | 1111111111 | 11 |
| | 5555553566 | 6666666666 | 6666666666 | 6666666666 | 6666666666 | 66 |
| | 8899999900 | 0000000000 | 0111111111 | 1111111111 | 12221122223 | 33 1111222 222223 |
| | 1914555924 | 4555557888 | 9001111112 | 23333444489 | 90223344590 | 00 30667023 344990 |
| | 8603139422 | 9035784245 | 3291236791 | 20789136756 | 70891278560 | 12896693612 389680 |
| GZB8 | ATTGTCGAGT | CCTTGCTGCT | GGTATTTGCG | TTTTCTAATGG | G*GACCCCTTA | CGGCTAGAT*T TC'TTAG |
| GZB2 | ...C..... | | | | *A..... |* |
| GZB1 | | | | | *A..... |* |
| GZB18 |C T..... |A..... |T..... | | *A..... |A.....* |
| GZB19 |C..... |A..... |T..... | | *A..... |A.....C..... |
| GZB16 | |A..... |T..... | | *A..... |A.....* |
| GZB17 | |A..... | | | *A..... |A.....* |
| GZB15 |C..... | | | | *A..... |A.....* |
| GZB21 | ..C..... | ..C..... | ..C..T..... | | *A..... |C..... |
| GZB20 | G..... | ..C..... |T..... | | *A..... |*.....C.. |
| GZB12 | | ..C..... |T..... | | *A..... |* |
| GZB23 |G.... | |T..... |C.G.... | *A....C.... | *..... |
| GZB24 | | ..C..... |T..... |A..... | *A.T...C.. |C...*..T.... |
| GZB22 | ..C..... | ..C..... | ..C..T..... | | *A..... |* |
| GZB9 | | |T..... | | *A..... |* |
| EU | | |T..... | | *A..... |A..C..... |
| GZB11 | | |T..... | | *A..... | T.....C..... |
| GZB10 | | | | | *A..... | T.....* |
| GZB7 | | | | | *A.T..... |C..... |
| GZB5 | | |T..... | | *A..... |* |
| GZB4 | | |C..... | | *A..... |* |
| GZB6 | | | | | *A..... |A.....* |
| GZB3 | | | | | *A..... |G.*..... |
| GZB14 | | |T..... | | A*A..... |C.....* |
| GZB13 | | | | | *A..... |C.AG.*..... |
| GZ13 | G...CGAGA. | T...ATCAT. | .AC...CCA.A | CCCC...*C.A | .AAG..TT.CG | T.A.CGAGC*C CTCC.A |
| GZ11 | G...CGAGA. | T...ATCAT. | .AC...CCA.A | CCCC...*C.A | .AAG..TT..G | T.A.CGAGC*C CTCC.A |
| GZ12 | G...CGAGA. | T...A.CAT. | .AC...CCA.A | CCCC...*C.A | .AAG..TT..G | T.A.CGAGCCC CTCC.A |
| GZ14 | G...CGAGA. | T..C.AT.AT. | .ACG.CCA.A | CCCC...*C.A | .AAG.TTT..G | T.A.CGAGCCC CTCCGA |
| IND | G...CGAGA. | TT..AT.AT. | .AC...CCA.A | CCCC.C*C.A | .AAG..TT..G | T.A.CGAGCCC CTCC.A |
| GZ16 | G...CTAGA. | T...ATCA.C | .AC...CCA.A | CCCC.C*C.A | .AAG.TTT..G | T.ATCGAGC*C CTCC.A |
| GZ17 | G...CGAGA. | T...ATCA.C | .AC...CCA.A | CCCC.C*C.A | .AAG.TTT..G | T.ATCGAGCCC CTCC.A |
| GZ15 | GC...CGAGA. | T...ATCA.C | .AC...CCA.A | CCCC.C*C.A | .AAG.TTT...T | .ATCGA.CCC CTCC.A |

图 1 贵州黄牛 mtDNA D-loop 区 31 个单倍型及其多态位点

普通牛和瘤牛为对照,“·”代表与第一条序列碱基相同,“*”代表插入/缺失。

Fig. 1 31 mtDNA D-loop haplotypes and polymorphic sites in 4 cattle breeds in Guizhou

Bos taurus and *Bos indicus* as controls. Identity with the first sequence is denoted by a dot and deletions by asterisks.

是 82 个个体中出现频率最多和最主要的单倍型。单倍型 GZ11 共出现 35 次(关岭黄牛 6 次、黎平黄牛 11 次、思南黄牛 8 次和威宁黄牛 10 次),单倍型 GZ13 为关岭黄牛特有,单倍型 GZ12、GZ15、GZ16 为思南黄牛特有,单倍型 GZ14、GZ17 为黎平黄牛特有。单倍型 GZB1 共出现 13 次(关岭黄牛 4 次、黎平黄牛 3 次、思南黄牛 3 次和威宁黄牛 3 次),单倍型 GZB3 和 GZB5 在思南黄牛和威宁黄牛中各出现一次,单倍型 GZB7 在关岭黄牛和黎平黄牛中各一次,单倍型 GZB16 在思南黄牛和黎平黄牛中各一次,单倍型 GZB19 在思南黄牛和关岭黄牛中各一次。单倍型 GZB6、GZB9、GZB11、GZB13、GZB14、GZB17、GZB21、GZB22、GZB23 共 9 种为关岭黄牛特有,单

倍型 GZB2、GZB8、GZB20、GZB24 共 4 种为思南黄牛特有,单倍型 GZB4、GZB10、GZB12、GZB17 共 4 种为思南黄牛特有。群体间共享单倍型的存在可能源于古老单倍型,也可能是群体近期分歧或者群体间存在一些基因流,导致两个群体中出现单倍型共享现象。

2.2 贵州黄牛系统发育树的构建

根据 GenBank 已发表的欧洲普通牛和印度瘤牛 mtDNA D-loop 单倍型为对照,构建了贵州 4 个黄牛品种 31 个单倍型的邻接树(图 2)。从图 2 可以看出,4 个黄牛品种分为普通牛和瘤牛两大分支,说明贵州黄牛为普通牛和瘤牛的混合母系起源。

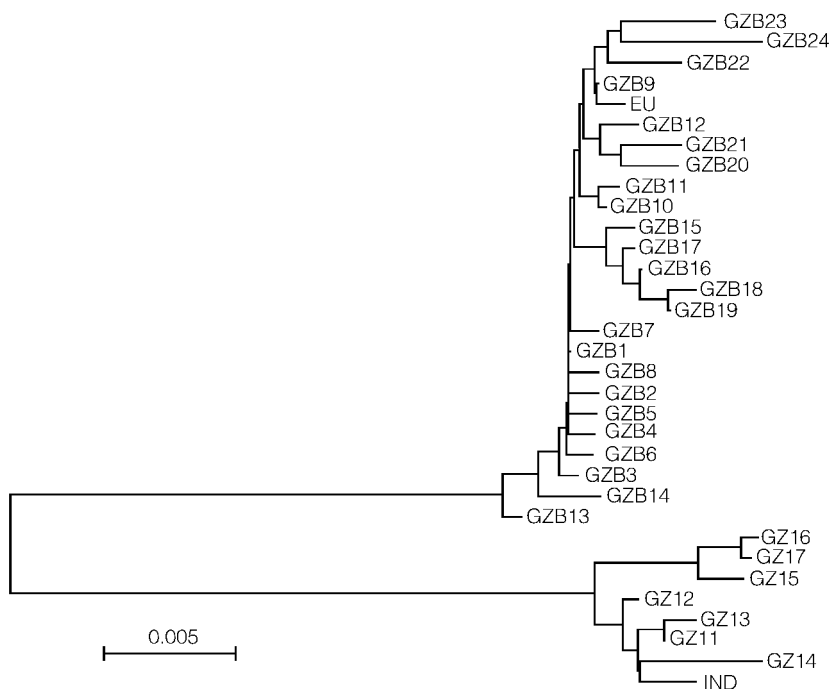


图 2 贵州 4 个黄牛品种 D-loop 全序列 NJ 分子系统树
普通牛与瘤牛为对照。

Fig.2 NJ tree of D-loop sequences of 4 cattle breeds in Guizhou

Bos taurus and *Bos indicus* as controls.

2.3 贵州黄牛种群遗传结构分析

根据贵州 4 个黄牛品种 82 个个体所具有的 31 单倍型,统计了贵州黄牛中普通牛和瘤牛两种类型在各品种中的分布以及所占有的单倍型类型(表 1)。从表 1 可见,从整体上看,普通牛和瘤牛对贵州黄牛的影响较为均一。相对而言,思南黄牛和威宁

黄牛受普通牛和瘤牛的影响较为均一,而黎平黄牛受瘤牛的影响较大,关岭黄牛受普通牛的影响较大。贵州黄牛具有丰富的普通牛单倍型(24/41),但瘤牛单倍型较贫乏(7/41),例如在威宁黄牛中仅发现一种瘤牛单倍型。

表 1 普通牛和瘤牛类型在贵州 4 个黄牛品种中的分布

Table 1 Distribution of *Bos taurus* and *Bos indicus* in 4 cattle breeds in Guizhou

| | 关岭黄牛 Guanling cattle | 黎平黄牛 Liping cattle | 思南黄牛 Sinan cattle | 威宁黄牛 Weining cattle | 贵州黄牛 Guizhou cattle |
|-----------------------|-------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|------------------------|
| 普通牛 <i>Bos taurus</i> | 15(12) | 6(3) | 11(9) | 9(7) | 41(24) |
| 瘤牛 <i>Bos indicus</i> | 7(2) | 14(5) | 10(3) | 10(1) | 41(7) |

注:括号内数字为各品种中所观察到的单倍型数。

Note: Haplotype numbers observed among Guizhou cattle breeds are in the parentheses.

贵州 4 个黄牛品种的单倍型多样性(H)和核苷酸多样性(π 值)见表 2。从表 2 可以看出,关岭黄牛 H 值最大(为 0.909),黎平黄牛 H 值最小(为

0.695)。思南黄牛 π 值最大(为 2.61%),黎平黄牛 π 值最小(为 2.16%),说明贵州黄牛群体具有较丰富的遗传多样性。

表 2 贵州黄牛的 单倍型多样性(H)和核苷酸多样性(π)Table 2 Haplotype diversity(H) and nucleotide diversity(π) in Guizhou cattle breeds

| | 关岭黄牛 Guanling cattle | 黎平黄牛 Liping cattle | 思南黄牛 Sinan cattle | 威宁黄牛 Weining cattle | 贵州黄牛 Guizhou cattle |
|--|-------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|------------------------|
| 单倍型多样性(H) Haplotype diversity(H) | 0.909 | 0.695 | 0.852 | 0.719 | 0.796 |
| 核苷酸多样性(π) Nucleotide diversity(π) | 2.29% | 2.16% | 2.61% | 2.42% | 2.45% |

3 讨 论

3.1 贵州黄牛的起源进化

线粒体 DNA 的非编码区是 mtDNA 分子中突变率最高的区域,为编码区的 5~10 倍,受选择的压力小而在进化过程中积累了更多的突变,且没有重组,因此这些突变忠实地遗留下来,为研究群体间遗传分化关系提供了真实的素材。在整个贵州黄牛群体中,具有普通牛起源的 41 个个体中检测到 34 种单倍型,表现较丰富的遗传多样性;而在 41 头具有瘤牛起源的个体中,仅检测到 7 种单倍型,遗传多样性贫乏,这可能是由于瘤牛祖先引入贵州较晚或引入的瘤牛类型单一,因此,积累的突变比较少。根据 mtDNA D-loop 区的序列变异进行分析,贵州 4 个地方黄牛品种均受到瘤牛和普通牛的影响,影响程度略有差异,从整体看普通牛和瘤牛对贵州黄牛影响较为均一。这一研究结果与何正权等^[8]结论基本一致。

3.2 mtDNA 核苷酸多样性与黄牛群体遗传分化

一般认为,群体中 mtDNA 核苷酸多样性(π 值)是衡量群体多态程度和群体遗传分化的重要指标之

一, π 值越大,群体多态程度越高。聂龙等^[12]根据 mtDNA 的 RFLPs 数据报道的海南黄牛和徐闻黄牛的 π 值为 0.024%,何正权等^[8]根据 mtDNA 的 RFLPs 数据得到贵州黄牛的 π 值为 0.193%;雷初朝等^[10]利用 mtDNA D-loop 序列得到中国 8 个黄牛品种的 π 值为 0.55%~5.39%,而 Loftus^[13]揭示欧洲牛、非洲牛和印度瘤牛的 π 值为 0.11%~0.92%,赖松家等^[14]揭示中国牦牛的 π 值为 0.336%~2.132%。本研究发现贵州 4 个黄牛品种 π 值为 2.16%~2.61%。由于限制性内切酶只能识别 DNA 分子的特异性位点,不能像核苷酸序列测定那样充分揭示出 DNA 片段的每一个变异位点,所以聂龙等^[12]和何正权等^[8]根据 mtDNA 的 RFLPs 得到的黄牛 π 值较低,雷初朝等^[10]用核苷酸序列分析 mtDNA D-loop 得到的黄牛 π 值则较高。欧洲牛、非洲牛和印度瘤牛都分别是单一起源;中国北方黄牛主要是普通牛起源,南方黄牛主要是瘤牛起源,故其 π 值相对较低,这种现象在雷初朝等^[10]和 Loftus^[13]都得到证实。由于贵州黄牛同时具有普通牛和瘤牛的混合起源,故所测 π 值就较高,这是由于普通牛

和瘤牛祖先分化较早,序列间的变异较大的缘故,因此本研究认为单纯用 π 值的大小来衡量具有混合起源的黄牛群体的遗传分化程度高低值得商榷。

参考文献(References):

- [1] Anderson S, Bankier A T, Barrell B G. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 1981, 290: 457~465.
- [2] Brown W M. Evolution of Animal Mitochondrial DNA. In: Nei M and Koehn R K eds. *Evolution of Genes and Proteins*. Sinauer Associates Inc.: Sunderland, Massachusetts, 1983, 62~68.
- [3] Boettcher P J, Steverin D W, Beitz D C, Freeman A E, McDaniel B T. Multiple herd evaluation of the effects of maternal lineage in yield traits of Holstein cattle. *J Dairy Sci*, 1996, 79: 655~662.
- [4] Mannen H, Morimoto M, Oyama K, Mukai F, Tsuji S. Identification of mitochondrial DNA substitutions related to meat quality in Japanese black cattle. *J Anim Sci*, 2003, 81: 68~73.
- [5] CHEN Hong, QIU Huai, ZHAN Tie-Sheng, JIA Jing-Xiao. Studies on sex chromosome polymorphism of four local cattle (*Bos taurus*) breeds in China. *Hereditas* (Beijing), 1993, 15(4): 14~17.
陈宏,邱怀,詹铁生,贾敬肖. 中国四个地方黄牛品种性染色体多态性的研究. *遗传*, 1993, 15(4): 14~17.
- [6] CHEN You-Chun. Characteristics of Chinese Yellow Cattle Eco-species and their Course of Utilization. Edited by the Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences. Beijing: Agricultural Publishing House, 1990, 3~7.
陈幼春. 中国黄牛生态种特征及其利用方向. 中国农业科学院畜牧研究所编. 北京: 农业出版社, 1990, 3~7.
- [7] Yu Y, Nie L, He Z Q, Wen J K, Jian C S, Zhang Y P. Mitochondrial DNA variation in cattle of South China: origin and introgression. *Animal Genetics*, 1999, 30: 245~250.
- [8] HE Zheng-Quan, ZHANG Ya-Ping, JIAN Cheng-Song, ZHU Wen-Shi, YU Ying-Huai, SHI Xian-Wei, JIA Yong-Hong, LI Tong-Quan, LIAO Zheng-Lu. Study on mtDNA RFLP of Guizhou yellow cattle breeds. *Zoological Research*, 1999, 20(1): 7~11.
何正权,张亚平,简承松,朱文适,余应淮,史宪伟,贾永红,李通权,廖正录. 贵州黄牛品种间 mtDNA 的限制性片段长度多态性研究. *动物学研究*, 1999, 20(1): 7~11.
- [9] Chen H, Leibenguth F. Studies on multilocus fingerprints, RAPD markers and mitochondrial DNA of a gynogenetic fish (*Carassius auratus gibelio*). *Biochem Genet*, 1995, 33: 297~306.
- [10] LEI Chu-Zhao, CHEN Hong, YANG Gong-She, SONG Lin-Sheng, LEI Xue-Qin, SUN Wei-Bin, LI Rui-Biao, LIU Xiao-Lin. Study on mitochondrial DNA genetic diversity of some cattle breeds in China. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31(1): 57~62.
雷初朝,陈宏,杨公社,宋林生,雷雪芹,孙维斌,李瑞彪,刘小林. 中国部分黄牛品种 mtDNA 遗传多态性研究. *遗传学报*, 2004, 31(1): 57~62.
- [11] Anderson S, de Bruijn M H L, Coulson A B, Eperon I C, Sanger F, Young I G. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA conserved features of the mammalian mitochondrial genome. *J Mol Biol*, 1982, 156: 683~717.
- [12] NIE Long, CHEN Yong-Jiu, WANG Wen, SU Bing, LAN Hong, ZHANG Ya-Ping, YANG Guan-Fu, ZHANG Xi-Quan, LI Jia-Qi. Mitochondrial DNA polymorphism in Xuwen Yellow cattle and Hainan yellow cattle. *Zoological Research*, 1996, 17(3): 269~274.
聂龙,陈永久,王文,宿兵,兰宏,张亚平,杨关福,张细权,李加琪. 海南黄牛和徐闻黄牛线粒体 DNA 多态性及其品种分化关系. *动物学研究*, 1996, 17(3): 269~274.
- [13] Loftus R T, MacHugh D E, Bradley D G, Sharp P M, Cunningham P. Evidence for two independent domestication in cattle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 2575~2761.
- [14] LAI Song-Jia, WANG Ling, LIU Yi-Ping, LI Xue-Wei. Study on mitochondrial DNA genetic polymorphism of some yak breeds in China. *Acta Genetica Sinica*, 2005, 32(5): 463~460.
赖松家,王玲,刘益平,李学伟. 中国部分牦牛品种线粒体 DNA 遗传多态性研究. *遗传学报*, 2005, 32(5): 463~470.