

ASOCIACIÓN ENTRE MARCADORES GENÉTICOS CAPN-1, CAST Y CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO EN GANADO BRAHMAN EN COSTA RICA¹

Mónica Madrigal-Valverde*, Anthony Valverde^{2*}, Olger Murillo*, Wayner Montero*, Bryan Muñoz*

Palabras clave: μ -calpaína; calpastatina; terneza; marcadores genéticos; polimorfismo de nucleótido simple; ganado; Brahman.

Keywords: μ -calpain; calpastatine; tenderness; genetic markers; single nucleotide polymorphism; cattle; Brahman.

Recibido: 02/11/17

Aceptado: 26/01/18

RESUMEN

El objetivo de este estudio fue evaluar la presencia de polimorfismos de nucleótido simple (SNP's) en genes de μ -calpaína (CAPN-1) y calpastatina (CAST) asociados a atributos de terneza en carne bovina y relacionar la presencia de estos genes con las diferencias esperadas de progenie (DEP's) para características de crecimiento. Se recolectaron muestras de sangre ($n = 82$) de machos reproductores Brahman de registro, pertenecientes a 7 haciendas, ubicadas en 4 regiones geográficas de Costa Rica. Todos los individuos se encontraban incluidos en el programa de mejoramiento genético de bovinos de carne, dirigido por la Corporación Ganadera (CORFOGA). Las muestras de sangre fueron analizadas en el laboratorio de biología molecular del Instituto Tecnológico de Costa Rica, Sede San Carlos. Se analizó la presencia de los SNP's CAPN316, CAPN4751 (gen CAPN-1) y CAST2959 (gen CAST). Se estimaron las frecuencias alélicas en CAPN316 para C (0,006), G (0,994) y genotipos CC (0,000), CG (0,013) y GG (0,987). El marcador CAPN4751 presentó

ABSTRACT

Association between molecular genetics markers CAPN-1, CAST and growth traits in Brahman cattle in Costa Rica. The objective of this study was to evaluate the presence of single nucleotide polymorphisms (SNPs) in μ -calpain (CAPN-1) and calpastatina (CAST) genes associated with beef tenderness, and related to the presence of these genes with the expected progeny differences (EPDs) for growth characteristics. The blood samples ($n= 82$) were collected from Brahman male's bulls registered belonging to 7 farms, located at 4 geographic regions of Costa Rica. All males were included in the breeding program for beef cattle, managed by Corporación Ganadera (CORFOGA). The blood samples were analyzed at the molecular biology laboratory of Technological Institute of Costa Rica, San Carlos Headquarters. The presence of SNPs CAPN316, CAPN4751 (CAPN-1 gene) and CAST2959 (CAST gene) were analyzed. The allele frequencies in CAPN316 were estimated for C (0.006), G (0.994) and for genotypes CC (0.000), CG (0.013) and GG (0.987). The genetic

1 Este proyecto fue financiado conjuntamente con fondos de la Corporación Ganadera y del Instituto Tecnológico de Costa Rica. Proyecto de investigación CF-2151036, inscrito en la Vicerrectoría de Investigación y Extensión, Instituto Tecnológico de Costa Rica.

2 Autor para correspondencia. Correo electrónico: anvalverde@itcr.ac.cr

* Instituto Tecnológico de Costa Rica, Sede Regional San Carlos, Escuela de Agronomía, Costa Rica.

frecuencias alélicas para C (0,165), T (0,835), así como frecuencias genotípicas de CC (0,025), CT (0,279) y TT (0,696). El polimorfismo de nucleótido simple CAST2959 presentó frecuencias alélicas para A (0,667), G (0,333), y genotípicas para AA (0,432), AG (0,469) y GG (0,099). Se observó una baja frecuencia del alelo favorable C del gen CAPN316, sin embargo, se observó una distribución de frecuencias alélicas más equilibrada en CAPN4751 y CAST2959. En el análisis de asociación entre SNP's favorables y DEP's, se encontraron asociaciones muy débiles o incluso ausencia de correlación.

INTRODUCCIÓN

La satisfacción del consumidor de carne bovina depende de un conjunto de propiedades organolépticas de la carne, como lo son la jugosidad, el sabor y la terneza, esta última es la principal característica asociada con el criterio de calidad de la carne (Soria y Corva 2004). Las características de calidad de la carne se encuentran influenciadas por factores genéticos y ambientales (Soria y Corva 2004) que definen los rasgos en el animal. La predicción de rasgos en el animal, por medio de la genética molecular (Casas *et al.* 2011), es un tema de investigación de vanguardia para la producción vacuna, donde la detección de las variables involucradas en los rasgos económicamente relevantes, es una necesidad para la optimización del sistema productivo y donde características de calidad de carne como marmoleo, color, capacidad de retención de agua, se encuentran influenciadas por factores genéticos (Li *et al.* 2013, Paredes-Sánchez *et al.* 2015).

La investigación de los genes candidatos es una técnica eficiente dentro de la predicción de los rasgos, ya que identifica los genes que, en teoría, se encuentren asociados a la expresión del rasgo y define su variación genética (Karisa *et al.* 2013, Paredes-Sánchez *et al.* 2015). El desarrollo

marker CAPN4751 showed allele frequencies for C (0.165), T (0.835), as well as genotype frequencies of CC (0.025), CT (0.279) and TT (0.666). The single-nucleotide polymorphisms CAST2959 showed allele frequencies for A (0.667), G (0.333), and genotypic for AA (0.432), AG (0.469) and GG (0.099). A low frequency in CAPN316 of favorable C allele was determined, however, a more equilibrated frequency in CAPN4751 and CATS2959 was observed. In the association analysis between favorable SNPs and EPDs, a weak association was found, or even lack of correlation.

de marcadores moleculares permite la detección de genes favorables en los animales y por medio de estos se han determinado características de calidad de carne vacuna (Casas *et al.* 2006, Moreno-Sánchez *et al.* 2012). Las asociaciones de los genes del sistema proteolítico del músculo esquelético, calpaína y calpastatina (CAPN1 y CAST), y las características de terneza de la carne vacuna se evalúan por medio de SNP's Polimorfismo de nucleótido simple (Page *et al.* 2002, Moreno-Sánchez *et al.* 2012, Motter *et al.* 2013), en donde se buscan modificaciones en los genes (Juszczuk-Kubiak *et al.* 2004, Calvo *et al.* 2014) y estos genes mantienen una relación con características de sabor, jugosidad, terneza, grasa intramuscular, área del ojo de lomo y fuerza de corte (Casas *et al.* 2006, Motter *et al.* 2013, Allais *et al.* 2014, Calvo *et al.* 2014, Lee *et al.* 2014). Adicionalmente, se han estudiado las asociaciones de estos genes con características de crecimiento, tal como el peso vivo (Motter *et al.* 2013).

Las características de crecimiento en el ganado vacuno de carne y su valor genético se evalúan por medio de la estimación de diferencias esperadas de la progenie (DEP's) (NBCEC 2010). En Costa Rica, la evaluación genética en animales *Bos indicus* se realiza a través del programa

de mejoramiento genético de bovinos de carne de la Corporación Ganadera (CORFOGA), de donde se obtiene información a partir de los registros de las mediciones realizadas a nivel de finca de peso y circunferencia escrotal de los animales evaluados, así como de todos los parientes incluidos en el pedigrí para el análisis (CORFOGA 2016). Las DEP's son las predicciones genéticas, que se pueden estimar para cualquier característica del animal, que a su vez, pueda ser medida con precisión. Los DEP's son desviaciones de un valor base determinado individualmente para cada raza y con ello es posible la predicción del valor genético de cada individuo (mérito genético). Los resultados son empleados por los productores para la toma de decisiones en la selección de los animales (NBCEC 2010, Pires 2010).

Actualmente en Costa Rica el mérito genético de los animales es calculado al considerar solamente la información fenotípica medida en el animal (CORFOGA 2016). No obstante, existe un interés en la generación de marcadores genéticos para la precisión de la predicción del mérito genético de animales para características que son difíciles de medir (tales como características de canal y calidad de la carne), debido a que la metodología adecuada para calcular en forma precisa el mérito genético de un animal es combinar la información fenotípica medida en el animal

con la información de los marcadores genéticos (Casas *et al.* 2006). Por lo anterior, los objetivos de este estudio fueron evaluar en animales Brahman la presencia de polimorfismos de nucleótido simple (SNP's) en genes de calpaína y calpastatina previamente asociadas a atributos de terneza en animales *Bos taurus*, y con base en lo anterior, relacionar la presencia de genes de terneza con las diferencias estimadas de la progenie (DEP's) positivas para características de crecimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación y animales

Se genotiparon 82 toros Brahman de registro (animales portadores de un registro genealógico, debidamente inscrito ante la Asociación de Criadores de Ganado Cebú de Costa Rica), seleccionados dentro del programa de mejoramiento genético de la Corporación Ganadera. Las muestras fueron obtenidas de animales cuyo sistema de alimentación fue pastoreo con suplementación, en 7 haciendas ganaderas distribuidas en las regiones Huetar Norte, Huetar Atlántica, Chorotega y región Brunca de Costa Rica. La distribución de los animales muestreados por región geográfica se detalla en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Distribución de animales muestreados para análisis de genotipo.

Número de haciendas	Región geográfica	Número de animales incluidos en el estudio
1	Brunca	16
4	Chorotega	49
1	Huetar Atlántica	16
1	Huetar Norte	1

Como criterio de inclusión de animales en el presente estudio se estableció como umbral mínimo para el mérito genético total (MGT) individuos con valores positivos ($DEP_{MGT} > 0$).

Recolección de muestras

El muestreo fue realizado durante el periodo 2014-2016. Las muestras de sangre fueron

tomadas a nivel de finca, de la vena caudal o la vena yugular de cada animal. Se recolectaron 3.0 mL de sangre por animal, en un vacutainer® con ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) como anticoagulante. Posteriormente, las muestras fueron mantenidas en refrigeración y enviadas al laboratorio de biología molecular, ubicado en la Sede San Carlos del ITCR, donde se mantuvo la cadena de frío hasta el momento de la extracción del ácido desoxirribonucleico (ADN); todas las

muestras fueron procesadas en un lapso máximo de 7 días pos colección.

Marcadores utilizados

Se emplearon marcadores específicos para la detección de polimorfismos de nucleótido simple (SNP's) para los genes de CAPN 1 (calpaína) y CAST (calpastatina). La descripción de las secuencias de imprimadores ("primers") utilizados se especifica en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Descripción de secuencias de oligonucleótidos "primers" utilizados como marcadores indicadores específicos (Carvalho *et al.* 2007).

Marcador	Primers	Referencias
CAPN 316	F: GAGTGGCCCTCATAAGATAA R: CCCATCCTCCATCTTGACC	Casas <i>et al.</i> 2005
CAPN 4751	F: AAGGGACAGATGTGGACAGG R: GAGGGGTGTTCTCTGAGTGC	White <i>et al.</i> 2005
CAST 2959	F: ACATTCTCCCCACAGTGCC R: GACAGAGTCTGCGTTTTGCTC	Li <i>et al.</i> 2010

El polimorfismo CAPN316 (Genebank AF252504.2) consiste en una transversión que implica la sustitución de bases nitrogenadas Citosina/Guanina (C/G) y, a su vez, se traduce en un cambio aminoacídico de glicina por alanina en la cadena de aminoácidos de la calpaína, mientras que el marcador CAPN4751 (Genebank AF248054.2) se encuentra en el intrón #18 de la región regulatoria del mismo gen (Torres-Rodríguez *et al.* 2015, White *et al.* 2005), que es el resultado de una inserción/eliminación de Citosina/Timina (C/T) (Casas *et al.* 2006, Torres-Rodríguez *et al.* 2015).

Por otra parte, el polimorfismo CAST2959 (Genebank AF159246.1) que se ubica en la región no traducida 3' del gen de la Calpastatina (CAST), consta de una transición entre Adenina/Guanina (Barendse 2002).

Purificación de ADN genómico y secuenciación

Se realizó la purificación de ADN genómico, en la que se verificó que las muestras reunían las condiciones requeridas para proceder con la extracción de ADN. Se realizaron las extracciones y purificaciones de ADN mediante los kits de extracción (DNeasy Blood & Tissue) de Qiagen® y el kit de purificación (Wizard SV Genomic DNA Purification System) de Promega®. A los productos de la purificación de ADN obtenidos se les cuantificó la concentración de ADN obtenida mediante el sistema NanoDrop 8000® de Thermo Scientific.

Se estandarizaron los parámetros de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para los 3 pares de imprimadores seleccionados (CAPN316, CAPN4157 y CAST2959). Se realizaron reacciones

mediante gradientes térmicos para determinar la temperatura de alineamiento apropiada con el fin de mejorar los productos amplificados. Una vez optimizados los parámetros de PCR se procedió a la amplificación del total de las muestras seleccionadas (con los 3 juegos de imprimadores definidos) para dicho proyecto. Las muestras amplificadas fueron secuenciadas por la empresa Macrogen (Corea del Sur) (Mediante códigos EZ-Seq adquiridos por CORFOGA) sobre las cuales se inició el proceso de análisis de los SNP's. A partir de los productos de PCR obtenidos de las reacciones con los pares de imprimadores seleccionados, se realizó el análisis de los fragmentos de ADN secuenciados para la obtención de los genes presentes en cada fragmento de ADN. Se realizó la lectura de los resultados de la secuencia de ADN para los 3 SNP's empleados en este estudio y la información se unificó en conjuntos de datos para cada uno de los animales.

Diferencias estimadas de la progenie

Las características de crecimiento evaluadas como diferencias esperadas en la progenie de un reproductor, que se utilizaron para relacionar con los marcadores moleculares para los genes CAPN y CAST, fueron el peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), leche (LEC), expresado como el efecto de genes de producción de leche sobre el crecimiento de la progenie; materno total (MTO), expresado como el efecto genético sobre el peso al destete, debido a los genes para crecimiento y a los genes para producción de leche conjuntamente; peso al año (PA), circunferencia escrotal al año (CEA), peso a los 18 meses (P18), circunferencia escrotal a los 18 meses (CEB), y el mérito genético total (MGT) que es un índice estandarizado y combinado de las características anteriores ponderadas.

Análisis estadístico

Se realizó la estimación de las frecuencias genotípicas y las frecuencias alélicas para cada SNP's, por medio de conteo directo. Para la estimación de las asociaciones entre DEP's y SNP's, se revisaron las diferencias esperadas de progenie de los animales, cuya sangre fue procesada en el

laboratorio. Se establecieron valores numéricos para cada genotipo y marcador, y se correlacionaron por medio de coeficiente de correlación lineal de Pearson. Se realizó análisis multivariante con el propósito de identificar subpoblaciones del gen CAST2959 del conjunto completo de datos. El primer paso fue realizar un análisis de componentes principales (PCA). Para seleccionar el número de componentes principales a utilizar en el próximo paso del análisis, se siguió el criterio de seleccionar solo aquellos con un valor propio (varianza extraída para ese componente principal particular) >1 (criterio de Kaiser). Además, se comprobó la factibilidad del análisis factorial (AF), mediante la prueba de esfericidad de Bartlett para contrastar la hipótesis nula de que la matriz de correlaciones es una matriz identidad y el índice KMO (Kaiser-Meyer-Olkin), que determina el cálculo de las correlaciones entre 2 variables, una vez eliminada la influencia que las restantes variables ejercen sobre ellas y que indica la conveniencia de realizar el AF. Todos los análisis anteriores se realizaron utilizando el programa InfoStat (v. 2017) (Di Rienzo *et al.* 2017).

Para calcular el efecto sobre las diferencias estimadas de la progenie de los individuos clasificados como positivos para genes de ternera se clasificaron aquellos que resultaron homocigotos para los marcadores CAPN4751 y CAST2959, mediante una clave bivariante (SNP +; SNP-). Se realizó un análisis bayesiano y se asumió que el efecto de zona y los residuos de los modelos se distribuían normalmente de forma independiente. Se asumieron a priori planos acotados para todos los efectos y varianzas (Blasco 2017). Se consideró el efecto aleatorio del animal y el efecto de finca como un efecto de ruido al no provenir todos los individuos de una misma finca. Las distribuciones posteriores marginales se estimaron utilizando el muestreo de Gibbs, se probó la convergencia para cada cadena con el criterio Z de Geweke y los errores de muestreo de Monte Carlo se calcularon con el uso de procedimientos de series temporales (Sorensen y Gianola 2002). Se usaron cadenas de 60 000 muestras con un burn-in de 10 000. Para el análisis se utilizó el

programa Rabbit desarrollado por el Instituto de Ciencia y Tecnología Animal (Valencia, España). Los parámetros obtenidos de las distribuciones posteriores marginales de las diferencias fueron la media (D), la región de densidad posterior más alta al 95% (HPD_{95%}) y la probabilidad de que los individuos con SNP+ y SNP- sean diferentes, calculada como la probabilidad de que la diferencia entre SNP negativos y positivos sea mayor que cero, dado el valor absoluto de D (P0). Se pueden encontrar más detalles de estos parámetros bayesianos en Blasco (2001, 2005).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Secuencias de ADN

La extracción de ADN de las muestras produjo un mínimo de concentración de ADN de

7,306 ng.μL⁻¹ y a partir de esa concentración, se obtuvo un total de 241 secuencias. Se determinó la secuencia de bases para 79 muestras del marcador CAPN316; 79 secuencias para el marcador CAPN4751 y 81 de muestras para el marcador CAST2959.

Frecuencias genotípicas

Para el gen CAPN 1, se consideró el genotipo Citosina/Citosina (CC) como favorable en los marcadores CAPN316 y CAPN4751, para características relativas a la calidad de carne (Cuetia *et al.* 2012). Para el marcador CAPN316 las frecuencias alélicas de C y G fueron 0,006 (0,6%) y 0,994 (94,4%) respectivamente, con frecuencias genotípicas para CC de 0,000 (0%), para CG de 0,013 (1,3%) y para GG 0,987 (98,7%) (Cuadro 3), lo cual indica equilibrio Hardy-Weinberg (EHW).

Cuadro 3. Frecuencias alélicas y genotípicas para los genes μ -Calpaína (CAPN) y Calpastatina (CAST) en la población de estudio.

CAPN 1						CAST		
CAPN316			CAPN3751			CAST2959		
C	G		C	T		A	G	
0,006	0,0094		0,165	0,835		0,667	0,333	
CC	CG	GG	CC	CT	TT	AA	AG	GG
0,000	0,013	0,987	0,025	0,279	0,696	0,432	0,469	0,099

Lo anterior apunta una segregación inferior del alelo C en comparación con el alelo G; el alelo C, para el marcador CAPN316, se encuentra asociado con fuerza de corte y terneza (White *et al.* 2005), y el genotipo CC se encuentra asociado a la característica de terneza y aceptación del cliente (Avilés 2013). Lo encontrado en este estudio es coincidente con lo expuesto por varios autores, donde la segregación del alelo C (5%, 21%, 21,9%) es inferior a la segregación del alelo G (White *et al.* 2005, Cuetia *et al.* 2012, Pinilla 2014).

En el presente estudio no se encontraron individuos con genotipos CC y se evidenció una muy baja cantidad de individuos heterocigotos (CG), esto concuerda con investigaciones anteriores en donde la población de individuos con genotipo CC era prácticamente nula y una sub representación de animales con genotipo CG (12%) (Torres-Rodríguez *et al.* 2015). En otro estudio, realizado por Casas *et al.* 2006, se indicó una frecuencia de 0% para el genotipo CC en el gen CAPN 1 específicamente en una población Brahman.

El genotipo CG es presentado en un único individuo de la población estudiada, lo cual sugiere escasez del genotipo en la población, esto concuerda con el estudio desarrollado por Calvo *et al.* 2014, donde fue mostrado un déficit de individuos heterocigotos en el análisis de SNP's en el gen CAPN 1. Sin embargo, a pesar de que el gen podría estar en muy baja frecuencia en la población, es necesario continuar con trabajos de muestreo y secuenciación para determinar con mayor precisión la frecuencia genotípica en la población. Por otra parte, el genotipo GG se presentó en la mayoría de la población estudiada para el marcador CAPN 316. Este resultado coincide con lo encontrado por varios autores (Allais *et al.* 2011, Pinilla 2014, Torres-Rodríguez *et al.* 2015), quienes encontraron valores sobre 80% del genotipo GG en las poblaciones vacunas.

En investigaciones anteriores se han encontrado efectos significativos ($p < 0,05$) entre el alelo G y la dureza de la carne (Allais *et al.* 2011, Torres-Rodríguez *et al.* 2015). Es posible que los genotipos GG, al relacionarse con mayores procesos de contracción muscular, produzcan carne con menor ternura en comparación con animales con el genotipo CC (Casas *et al.* 2006). El marcador CAPN316 (μ -calpaína) tiene una asociación positiva con características de calidad de la carne bovina (White *et al.* 2005, Avilés *et al.* 2009, Gruber *et al.* 2011); no obstante, en los estudios sobre este marcador han sido encontradas bajas frecuencias genotípicas en poblaciones *Bos indicus* y *Bos taurus* (Pinilla 2014). Asimismo, específicamente en la raza Brahman, se ha encontrado que este gen se haya en una baja frecuencia (White *et al.* 2005), o bien, que los hallazgos encontrados para este marcador no son significativos (Robinson *et al.* 2012).

El marcador CAPN4751 (μ -calpaína) también se encuentra asociado a la característica de ternura en carne vacuna (White *et al.* 2005, Gruber *et al.* 2011, Robinson *et al.* 2012). Un genotipo favorable en este marcador en poblaciones *Bos indicus*, *Bos taurus* y mestizas, se encuentra asociado significativamente a una menor fuerza de corte de la carne ($p < 0,001$) (White *et al.* 2005).

Para el marcador CAPN4751 las frecuencias alélicas fueron de 0,165 (16,5%) para C y 0,835 (83,5%) para T, asimismo, las frecuencias genotípicas para CC, CT y TT fueron 0,025 (2,5%), 0,279 (27,9%) y 0,696 (69,6%) respectivamente, por lo que la población estudiada para este marcador se encuentra en EHW, según resultados de la ecuación empleada. Se ha reportado baja presencia del alelo C y genotipo CC (16% y 49% respectivamente) (Torres-Rodríguez *et al.* 2015), lo cual coincide con lo reportado en este trabajo, sin embargo, otros autores han encontrado una mayor frecuencia (55%) para el alelo C en el marcador CAPN 4751 (Cuetia *et al.* 2012). La variación en la frecuencia del alelo C en diferentes poblaciones tiene una explicación en el efecto particular del marcador específico entre cada raza, ya que se encuentran diferencias entre marcadores moleculares para el gen CAPN 1 y la raza (Allais *et al.* 2011). Asimismo, Torres-Rodríguez *et al.* (2015) señalan que la variabilidad de la raza de la población estudiada influye en la aparición de genes favorables para ternura de la carne.

Las frecuencias del SNP CAST2959 en el presente estudio fueron de 0,333 (33,3%) para el alelo G y 0,667 (66,7%) para el alelo A, a su vez fueron de 0,099 (9,9%) para GG, 0,469 (46,9%) para AG y de 0,432 (43,2%) para AA (EHW). El alelo A en los genotipos AA y AG en el gen CAST y marcador molecular CAST2959, han demostrado un mejor desempeño en características de calidad de carne (Leal-Gutiérrez *et al.* 2015). Los alelos de estos genotipos se encuentran asociados a características de calidad de carne como fuerza de corte, retención de agua y ternura (Cuetia *et al.* 2012, Avilés 2013, Pinilla 2014, Leal-Gutiérrez *et al.* 2015).

La mayor proporción del alelo A encontrada coincide con estudios anteriores (Cuetia *et al.* 2012, Pinilla 2014, Torres-Rodríguez *et al.* 2015), con valores de 66%, 69% y 65% respectivamente, con una subrepresentación del alelo G (Calvo *et al.* 2014). En el presente estudio la mayor proporción de animales presentaron el genotipo AG (46,9%), seguido del genotipo AA (43,2%), lo que difiere con estudios previos donde el genotipo

AA se ha presentado en mayor proporción en población con valores de 53% (Cuetia *et al.* 2012) y 80% (Torres-Rodríguez *et al.* 2015) y diferencias con respecto a los heterocigotos. No obstante, se ha descrito que el genotipo AA se presenta con mayor frecuencia en animales *Bos taurus* (Cuetia *et al.* 2012), lo cual es apoyado por lo encontrado por Pinilla (2014), donde poblaciones de animales con madre Brahman presentaron una frecuencia de 35% para el alelo AA; lo anterior justifica la dominancia del genotipo AG en la población estudiada (*Bos indicus*).

El genotipado de los genes asociados con la proteólisis Miofibrilar (CAPN1 y CAST) es utilizado para predecir la ternera de la carne y la fuerza de corte (Avilés *et al.* 2013). Sin embargo, existe una variación entre las poblaciones *Bos indicus* y *Bos taurus* que afecta la ternera y la detección de marcadores (gen CAPN 1), lo cual sugiere la necesidad de desarrollar el uso de marcadores diferenciados por especie (Casas *et al.* 2005). Adicionalmente, existe un efecto particular del marcador específico entre cada raza al existir diferencias entre los marcadores moleculares en el gen CAPN 1 y CAST, en relación con la fuerza de corte y ternera (Allais *et al.* 2011). Asimismo, los marcadores deben ser validados en poblaciones locales, ya que cada grupo existente posee patrones genéticos particulares (Torres-Rodríguez *et al.* 2015), lo cual puede alterar la interpretación de los resultados.

Subpoblaciones con genes favorables (SNP⁺) y desfavorables (SNP⁻)

Los individuos que resultaron con genes favorables para las características de suavidad de la carne en los genes CAPN4751 y CAST2959, y los individuos que no presentaron genes favorables, se clasificaron en 2 subgrupos con el propósito de analizar el efecto de la presencia de genes de ternera sobre las características de crecimiento a través de las diferencias estimadas de la progenie. En el Cuadro 4, se presentan las distribuciones marginales de las diferencias entre las subpoblaciones con presencia o ausencia del gen CAPN-4751 favorable para ternera. La diferencia entre los grupos que presentaron genes favorables y desfavorables para ternera sólo fue significativa en el caso del peso al nacimiento ($P_0=0,79$). Esto indica que los animales con genes favorables, en promedio, tienden a tener mayores diferencias estimadas de la progenie (0,7 kg) para esa característica y, además, esa diferencia entre grupos es relevante con un 70% de probabilidad. Lo anterior, pone de manifiesto que es posible iniciar procesos de selección genética basados en genes de suavidad de carne y como resultado de una selección indirecta, mejorar o incrementar por término medio parámetros de crecimiento animal, tal y como se ha descrito en la literatura (Van Eenennaam *et al.* 2007, Curi *et al.* 2009). No hubo diferencias significativas entre los grupos favorables y desfavorables para el gen CAPN-4751 para las características de crecimiento en Brahman.

Cuadro 4. Características de las distribuciones posteriores marginales estimadas de las diferencias entre subpoblaciones para el gen CAPN4751 con polimorfismos de un solo nucleótido positivos y negativos (SNP⁻ - SNP⁺) para las diferencias estimadas de la progenie DEP's.

DEP	D ¹	HPD _{95%} ²	P ₀ ³	R ⁴	P _R ⁵
PN	-0,70	-2,44 - 1,03	0,79	0,25	0,70
PD	-1,15	-5,58 - 6,64	0,69	0,72	0,58
LEC	0,17	-1,98 - 2,31	0,56	0,31	0,45
MTO	-0,028	-0,45 - 0,38	0,56	0,06	0,44
PA	1,97	-6,64 - 11,54	0,67	1,15	0,57
CEA	-0,02	-1,84 - 1,82	0,52	0,23	0,41
P18	1,76	-10,35 - 13,90	0,61	1,68	0,49
CEB	-0,25	-1,71 - 1,18	0,64	0,21	0,52
MGT	-0,03	-0,45 - 0,38	0,56	0,06	0,44

¹D: media de la distribución marginal posterior de las diferencias entre SNP's (SNP⁻ - SNP⁺); ²HPD_{95%}: región de alta densidad posterior al 95% de probabilidad; ³P₀: probabilidad de que la diferencia sea >0 si la D es positiva, o <0 si es negativa; ⁴R, valor relevante estimado como 1/3 de desviación típica; ⁵P_R: probabilidad de que la diferencia sea >R si D es positiva, o <R si D es negativa. DEP: diferencia estimada de la progenie; PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete; LEC: leche; materno total (MTO); peso al año (PA); circunferencia escrotal al año (CEA); peso a los 18 meses (P18); circunferencia escrotal a los 18 meses (CEB); mérito genético total (MGT).

En el Cuadro 5, se presentan las distribuciones marginales de las diferencias entre las subpoblaciones con presencia o ausencia del gen CAST2959 favorable para ternera. Las diferencias entre subpoblaciones con presencia o ausencia del gen favorable fueron significativas para el peso al nacimiento, peso al destete, leche, peso al año, peso a los 18 meses y circunferencia escrotal a los 18 meses, sin embargo, sólo en el caso de peso al nacimiento, peso a los 18 meses y circunferencia escrotal a los 18 meses, esas diferencias fueron relevantes (P_R>0,80). El peso al nacimiento y al destete fue mayor en los individuos con

presencia de genes favorables para ternera, lo que sugiere que en esa población los pesos en edades tempranas están relacionados con la presencia del marcador CAST2959, aunque fuese en baja frecuencia (Figura 1). En el caso del peso a los 18 meses y la circunferencia escrotal a los 18 meses los individuos con genes desfavorables mostraron mayores valores de DEP's, lo cual indica que la presencia o ausencia del gen CAST2959, es decir, la regulación de su expresión génica se podría modular en función del crecimiento fisiológico del animal, sin embargo, esto requiere de mayor investigación a futuro.

Cuadro 5. Características de las distribuciones posteriores marginales estimadas de las diferencias entre subpoblaciones para el gen CAST2959 con polimorfismos de un solo nucleótido positivos y negativos (SNP⁻ - SNP⁺) para las diferencias estimadas de la progenie DEP's.

	D ¹	HPD _{95%} ²	P ₀ ³	R ⁴	P _R ⁵
PN	-0,67	-1,36 – 0,11	0,96	0,25	0,87
PD	-0,80	-2,66 – 1,11	0,80	0,72	0,53
LEC	0,31	-0,55 – 1,24	0,76	0,31	0,50
MTO	0,017	-0,15 – 0,21	0,58	0,06	0,32
PA	-1,06	-4,83 – 2,69	0,72	1,15	0,48
CEA	-0,15	-0,89 – 0,61	0,66	0,23	0,42
P18	3,98	-0,79 – 9,24	0,94	1,68	0,82
CEB	0,59	-0,04 – 1,21	0,97	0,21	0,89
MGT	0,017	-0,15 – 0,21	0,58	0,06	0,32

¹D: media de la distribución marginal posterior de las diferencias entre SNP's (SNP⁻ - SNP⁺); ²HPD_{95%}: región de alta densidad posterior al 95% de probabilidad; ³P₀: probabilidad de que la diferencia sea >0 si la D es positiva, o <0 si es negativa; ⁴R, valor relevante estimado como 1/3 de desviación típica; ⁵P_R: probabilidad de que la diferencia sea >R si D es positiva, o <R si D es negativa. DEP: diferencia estimada de la progenie; PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete; LEC: leche; materno total (MTO); peso al año (PA); circunferencia escrotal al año (CEA); peso a los 18 meses (P18); circunferencia escrotal a los 18 meses (CEB); mérito genético total (MGT).

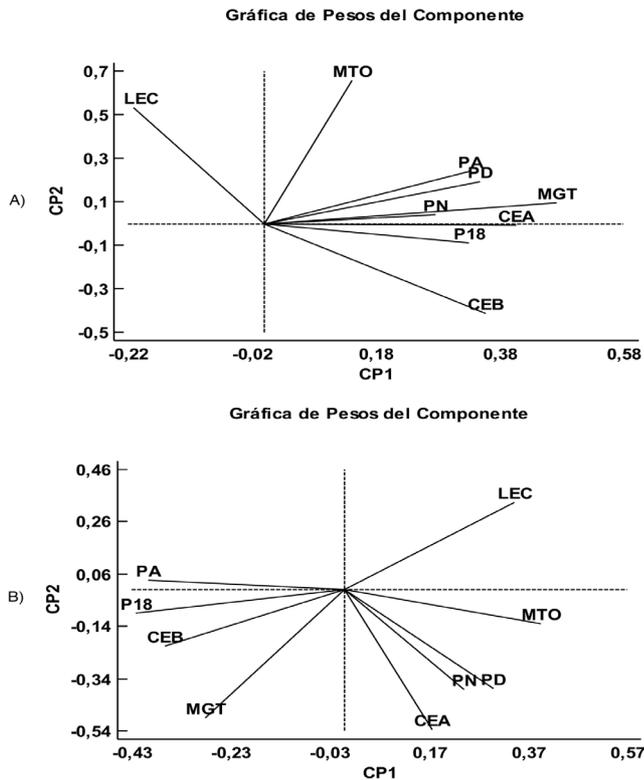


Fig. 1. Proyección de las características en el plano definido por 2 componentes principales. A: Subpoblación con genes desfavorables para CAST2959; B: Subpoblación con genes favorables para CAST2959; PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete; LEC: leche; materno total (MTO); peso al año (PA); circunferencia escrotal al año (CEA); peso a los 18 meses (P18); circunferencia escrotal a los 18 meses (CEB); mérito genético total (MGT).

Asociación genes favorables

En el Cuadro 6 se presenta la estimación de los coeficientes de correlaciones lineales de Pearson para las diferencias esperadas de progenie y la presencia de los genes favorables para suavidad de la carne. En general, se observan correlaciones bajas entre las diferencias esperadas de progenie y la aparición de genes favorables para terneza. La correlación entre marcadores del gen CAPN 1 (CAPN 316 y CAPN 4751) fue -0,070. Tampoco hubo asociación lineal entre los marcadores del gen CAPN 1 y CAST. Con respecto a la aparición de genes favorables y las diferencias esperadas de progenie, el marcador CAPN316 presentó una correlación con la característica de mérito genético total de 0,23; aunque es la correlación

más alta encontrada de todas las características de crecimiento, lo cual era de esperar al ser esta característica un índice ponderado de las demás, se debe interpretar con cautela, ya que en el presente estudio solamente el 1,21% de la población presentó un genotipo favorable para este marcador (heterocigoto). Otros autores han descrito que no existe una asociación ($p > 0,05$) entre los marcadores moleculares de los genes del sistema calpaína con el crecimiento en raza Brahman (Cafe *et al.* 2010). Esto podría implicar que la presencia de genes favorables para terneza no influya sobre el crecimiento y características de la canal del ganado Brahman. Sin embargo, algunos efectos evidentes para el estado CAPN1 indican la necesidad de nuevos estudios acerca de los efectos de los marcadores sobre la producción.

Cuadro 6. Coeficientes de correlación lineal de Pearson entre características de crecimiento expresadas como diferencia estimadas de la progenie y marcadores moleculares (índice *d* de Cohen^α) para suavidad de la carne.

	CAPN4751 ^α	CAST2959	PN ^α	PD	LEC	MTO	PA	CEA	P18	CEB	MGT
CAPN4751	1										
CAST2959	-0,3079	1									
PN	0,1222	0,1961	1								
PD	0,1856	-0,1193	0,5127*	1							
LEC	-0,0233	-0,0488	-0,2562	-0,2672	1						
MTO	0,1468	-0,1427	0,2601	0,6835*	0,5208*	1					
PA	-0,0979	0,1330	0,1176	0,1330	-0,0740	0,0617	1				
CEA	0,1315	-0,1635	0,2873	0,4590*	-0,2332	0,2300	0,5416*	1			
P18	0,0755	-0,2324	-0,1122	0,0227	-0,3189	-0,2214	0,4026*	0,3640*	1		
CEB	0,1752	-0,3940*	-0,0180	0,1723	-0,5835*	-0,2893	0,2773	0,5708*	0,7382*	1	
MGT	0,1251	-0,1306	0,3989*	0,5480*	-0,3458	0,2235	0,7258*	0,8046*	0,6716*	0,6591*	1

*Significancia estadística, p-valor <0,05. ^α Valores de correlación para marcadores expresados como el índice de asociación *d* de Cohen. PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete; LEC: leche; materno total (MTO); peso al año (PA); circunferencia escrotal al año (CEA); peso a los 18 meses (P18); circunferencia escrotal a los 18 meses (CEB); mérito genético total (MGT).

El marcador CAST2959 presentó una correlación baja y negativa con la característica circunferencia escrotal a los 18 meses (-0,28). Lo anterior podría deberse al proceso de selección realizado por los ganaderos orientado a características de crecimiento y desfavoreciendo otras características relevantes, como las reproductivas,

donde se seleccionan animales en edades tardías; no obstante, no se indican correlaciones moderadas o altas para ninguna de las variables de crecimiento y aparición de genes favorables para terneza. Al analizar las asociaciones existentes entre mediciones fenotípicas y los genes para rasgos de suavidad de la carne, se concluye que la

selección de animales basada en características cuantitativas no causa efecto adverso sobre los genes del animal (Wolcott *et al.* 2009); es decir, las características no se encuentran correlacionadas. Por otra parte, al evaluar marcadores moleculares del gen CAST, ninguno de los marcadores se encontró asociado con el peso vivo, terneza y otras características de calidad de carne, tal y como se ha descrito por Motter *et al.* (2013). Esto sugiere que es necesario continuar con la búsqueda de marcadores moleculares que reflejen la variabilidad presentada por cada raza.

CONCLUSIONES

Las frecuencias alélicas y genotípicas para el alelo favorable C en el gen CAPN316 fueron muy bajas, incluso nulas en algunos casos en la población Brahman estudiada.

Para los marcadores genéticos CAPN4751 y CAST2959, se encontraron animales distribuidos en los 3 genotipos.

En el análisis de asociación entre SNP's favorables y DEP's, se encontraron asociaciones muy débiles o incluso ausencia de correlación.

No se encontraron asociaciones relevantes entre los polimorfismos de nucleótido simple entre sí, ni entre los polimorfismos de nucleótido simple (CAPN 4751 y CAST 2959) y las diferencias estimadas de la progenie para las características de crecimiento en Brahman.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a la Corporación Ganadera (CORFOGA) por el apoyo brindado a este proyecto en el marco del convenio específico de colaboración entre la Escuela de Agronomía-Corporación ganadera; a los funcionarios de la comisión de mejoramiento genético de CORFOGA, Dr. Jorge Camacho e Ing. Argerie Cruz, por la guía brindada en este proyecto, así como al Ing. Marco Fallas e Ing. Siany Ramírez por su gestión durante el desarrollo del proyecto. A la Vicerrectoría de Investigación y Extensión (VIE) del Tecnológico de Costa Rica por el

financiamiento parcial del proyecto. Se agradece a los ganaderos involucrados en este estudio, al igual que a los colaboradores de las haciendas por su disposición en la recolección de muestras.

LITERATURA CITADA

- Allais, S; Levéziel, H; Hocquette, HF; Rousset, S; Denoyelle, C; Journaux, L; Renand, G. 2014. Fine mapping of quantitative trait loci underlying sensory meat quality traits in three French beef cattle breeds. *Journal of Animal Science* 92(1):4329-4341.
- Allais, S; Levéziel, H; Payet-Duprat, N; Hocquette, JF; Lepetit, J; Rousset, S; Denoyelle, C; Bernard-Capel, C; Journaux, L; Renand, G. 2011. Effects of polymorphisms in the Calpastatin and μ -Calpain genes on meat tenderness in three French beef breeds. *Journal of Animal Science* 89(1):1-11.
- Avilés, C; Azor, PJ; Pannier, L; Hamill, RM; Membrillo, A; Molina, A. 2009. New Single Nucleotide Polymorphisms in the μ -Calpain Gene in Spanish Maternal Beef Breeds. *Animal Biotechnology* 20(3):161-164.
- Avilés, C; Juárez, M; Peña, F; Domenech, V; Clemente, I; Molina, A. 2013. Association of single nucleotide polymorphisms in *CAPN1* and *CAST* genes with beef tenderness from Spanish commercial feedlots. *Czech Journal Animal Science* 58(10):479-487.
- Avilés, C. 2013. Estudio de asociación entre los marcadores moleculares de siete genes y la calidad de la carne de vacuno producido en la Dehesa. Análisis de su idoneidad para la aplicación en mejora. Tesis de doctorado. Córdoba, España. Universidad de Córdoba. 171 p.
- Barendse, W. 2002. DNA markers for meat tenderness. International Patent Application N° PCT/AU02/00122. World Intellectual Property Org. Int. Publication N° WO 02/064820 A1. p. 3-7.
- Blasco, A. 2001. The Bayesian controversy in animal breeding. *Journal of Animal Science* 79(1):2023-2046.
- Blasco, A. 2005. The use of Bayesian statistics in meat quality analyses: A review. *Meat Science* 69(1):115-122.
- Blasco, A. 2017. Posterior distributions. *In* Bayesian data analysis for animal scientists. New York. Springer. p. 67-84.
- Cafe, LM; McIntyre, BL; Robinson, DL; Geesink, GH; Barendse, W; Greenwood, PL. 2010. Production and processing studies on calpain-system gene markers for tenderness in Brahman cattle: 1. Growth, efficiency, temperament, and carcass characteristics. *Journal of Animal Science* 88(1):3047-3058.

- Calvo, JH; Iguácel, LP; Kirinus, JK; Serrano, M; Ripoll, G; Casasús, I; Joy, M; Pérez-Velasco, L; Sarto, P; Albertí, P; Blanco, M. 2014. A new single nucleotide polymorphism in the calpastatin (CAST) gene associated with beef tenderness. *Meat Science* 96(1):775-782.
- Carvalho, ME; Eler, JP; Afaz, ALM; Ferraz, JBS; Regitano, LCA; Meirelles, FV; Balieiro, JC de CA. 2007. Avaliação de diferentes combinações genotípicas para polimorfismo no gene u-calpaína e calpastatina associados com a maciez da carne em animais da raça Nelore. *In Congresso Brasileiro de Ciência e Tecnologia de Carnes, 4., Campinas, SP. Mercado do Século XXI: qualidade, segurança alimentar, certificação e rastreabilidade - anais. Campinas: ITAL: CTC. p. 253.*
- Casas, E; Garcia, MD; Wells, JE; Smith, TPL. 2011. Association of single nucleotide polymorphisms in the ANKRA2 and CD180 genes with bovine respiratory disease and presence of *Mycobacterium avium* subsp. *Paratuberculosis*. *Animal Genetics* 42(1):571-577.
- Casas, E; White, SN; Riley, DG; Smith, TP; Breneman, RA; Olson, TA; Johnson, DD; Coleman, SW; Bennett, GL; Chase Jr. CC. 2005. Assessment of single nucleotide polymorphisms in genes residing on chromosomes 14 and 29 for association with carcass composition traits in *Bos indicus* cattle. *Journal of Animal Science* 83:13-19.
- Casas, E; White, SN; Wheeler, TL; Shackelford, SD; Koohmaraie, M; Riley, DG; Chase Jr. CC; Johnson, DD; Smith, TPL. 2006. Effects of *calpastatin* and *μ-calpain* markers in beef cattle on tenderness traits. *Journal of Animal Science* 84(1):520-525.
- CORFOGA (Corporación Ganadera). 2016. Programa de Evaluación y Mejoramiento Genético de la Raza Brahman: Sumario 2016 Estación Experimental Enrique Jiménez Nuñez. (en línea). San José, Costa Rica. 72 p. Consultado 03 may. 2017. Disponible en <http://corfoga.org/2012/wp-content/uploads/2012/09/Sumario-INTA-EJN-2016.pdf>
- Cuetia, J; Posso, AM; Muñoz, JE; Ariza, MF; Álvarez, LA. 2012. Tipificación De Las Frecuencias De Los Genes Calpaína, Calpastatina y Leptina En Bovinos Criollos Colombianos *AICA* 2(1):231-234.
- Curi, RA; Chardulo, LAL; Mason, MC; Arrigoni, MDB; Silveira, AC; De Oliveira, HN. 2009. Effect of single nucleotide polymorphisms of *CAPN1* and *CAST* genes on meat traits in Nelore beef cattle (*Bos indicus*) and in their crosses with *Bos taurus*. *Animal Genetics* 40:456-462.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2017. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA (en línea, programa informático). Córdoba, Argentina, Universidad Nacional de Córdoba. Consultado 04 oct. 2017. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>
- Gruber, SL; Tatum, JD; Engle, TE; Chapman, PL; Enns, RM; Belk, KE; Smith, GC. 2011. Effects of genetic markers and implant strategy on longissimus and gluteus muscle tenderness of calf-fed steers and heifers. *Journal Animal Science* 89(1):1401-1411.
- Juszczuk-Kubiak, E; Sakowski, T; Flisikowski, K; Wicińska, K; Oprządek, J; Stanisław JR. 2004. Short communication: Bovine *μ-calpain* (*CAPN1*) gene: new SNP within intron 14. *Journal of Applied Genetics* 45(4):457-460.
- Karisa, BK; Thomson, J; Wang, Z; Stothard, P; Moore, SS; Plastow, GS. 2013. Candidate genes and single nucleotide polymorphisms associated with variation in residual feed intake in beef cattle. *Journal of Animal Science* 91(1):3502-3513.
- Leal-Gutiérrez, JD; Jiménez-Robayo, LM; Ariza, M; Manrique, C; López, J; Martínez, C; Pinilla, Y; Castro, S; García, N; Bedoya, C; Jiménez, A. 2015. Polimorfismos de los genes *CAPN1*, *CAST*, *DES*, *PRKAG3* y *RYR1* asociados a la capacidad de retención de agua en crudo y cocinado en carne de bovino en cruces *Bos indicus* y *Bos taurus* en Colombia. 2015. *Archivos en Zootecnia* 64(245):29-35.
- Lee, SH; Kim, SC; Chai, HH; Cho, SH; Lim, DJ; Choi, BH; Dang, CG; Gondro, C; Yang, BS; Hong, SK. 2014. Mutations in calpastatin and *μ-calpain* are associated with meat tenderness, flavor and juiciness in Hanwoo (Korean cattle): molecular modeling of the effects of substitutions in the calpastatin/*μ-calpain* complex. *Meat Science* 96(1):1501-1508.
- Li, J; Zhang, L; Gan, Q; Li, J; Gao, H; Yuan, Z; Gao, X; Chen, C; Xu, S. 2010. Association of CAST Gene Polymorphisms with Carcass and Meat Quality Traits in Chinese Commercial Cattle Herds. *Asian-Australian. Journal of Animal Science* 23(11):1405-1411.
- Li, X; Ekerljung, M; Lundström, M; Lundén, A. 2013. Association of polymorphisms at *DGAT1*, *leptin*, *SCD1*, *CAPN1* and *CAST* genes with color, marbling and water holding capacity in meat from beef cattle populations in Sweden. *Meat Science* 94(1):153-158.
- Moreno-Sánchez, N; Carabaño, MJ; Venturini, G; Rueda, J; González, C; Serrano, M; Meneses, C; Martín-Collado, D; Díaz, C. 2012. Combinación De Información De Expresión Diferencial y Genotipado De Genoma Completo Para Redefinir Regiones Qtls Asociados A Caracteres De Calidad De Carne En Bovino. *Revista Complutense de Ciencias Veterinarias* 6(1):50-54.
- Motter, MM; Corva, PM; Marrube, G; Miquel, MC; Papaleo Mazzuco, J; Villarreal, EL; Melucci, ML; Mezzadra, CA; Schor, A; Soria, LA. 2013. Asociación de dos marcadores del gen de la calpastatina con variables

- productivas de novillos Brangus engordados en pasturas. *Revista Argentina de Producción Animal* 33(1):21-29.
- NBCEC (National Beef Cattle Evaluation Consortium). 2010. Beef Sire Selection Manual. 2 ed (en línea). Estados Unidos. 88 p. Consultado 7 may. 2017. Disponible en <http://www.nbcec.org/producers/sire.html>
- Page, BT; Casas, E; Heaton, MP; Cullen, NG; Hyndman, DL; Morris, CA; Crawford, AM; Wheeler, TL; Koohmaraie, M; Keele, JW; Smith, TPL. 2002. Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in *CAPN1* for association with meat tenderness in cattle. *Journal of Animal Science* 80(1):3077-3085.
- Paredes-Sánchez, FA; Sifuentes-Rincón, AM; Segura, A; García, CA; Parra, GM; Ambriz, P. 2015. Associations of SNPs located at candidate genes to bovine growth traits, prioritized with an interaction networks construction approach. *BMC Genetics* 16(1):91-103.
- Pinilla, YC. 2014. Efecto de SNPs de genes candidatos asociados a textura de la carne en bovinos *Bos indicus* y sus cruces. Tesis M.Sc. Bogotá, Colombia. Universidad Nacional de Colombia. 185 p.
- Pires, AV. 2010. Bovinocultura de Corte v. 2. Editorial Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, São Paulo, Brasil. 1779 p.
- Robinson, DL; Cafe, LM; McIntyre, BL; Geesink, GH; Barendse, W; Pethick, DW; Thompson, JM; Polkinghorne, R; Greenwood, PL. 2012. Production and processing studies on calpain-system gene markers for beef tenderness: Consumer assessments of eating quality. *Journal of Animal Science* 90(1):2850-2860.
- Sorensen, D; Gianola, D. 2002. Likelihood, bayesian, and MCMC Methods. *In* Quantitative Genetics. First Edition. New York, Estados Unidos. Springer-Verlag. 740 p.
- Soria, LA; Corva, PM. 2004. Factores genéticos y ambientales que determinan la terneza de la carne bovina. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 12(2):73-88.
- Torres-Rodríguez, PV; Aranguren-Méndez, JA; Portillo-Ríos, MG. 2015. Estudio de los polimorfismos CAPN 316, CAPN 4751 y CAST 2959: relación con la terneza de la carne en el ganado criollo limonero. *Revista Facultad de Ciencias Veterinarias-Universidad del Zulia* 25(3):232-238.
- Van Eenennaam, AL; Li, J; Thallman, RM; Quaas, RL; Dikeman, ME; Gill, CA; Franke, DE; Thomas, MG. 2007. Validation of commercial DNA tests for quantitative beef quality traits. *Journal of Animal Science* 85(1):891-900.
- White, SN; Casas, E; Wheeler, TL; Shakelford, SD; Koohmaraie, M; Riley, DG; Chase, Junior, CC; Johnson, DD; Keele, JW; Smith, TPL. 2005. A new single nucleotide polymorphism in *CAPN1* extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent. *Journal Animal Science* 83(1):2001-2008.
- Wolcott, ML; Johnton, DJ; Barwich, SA; Iker, CL; Thompson, JM; Burrow, HM. 2009. Genetics of meat quality and carcass traits and the impact of tenderstretching in two tropical beef genotypes. *Animal Production Science* 49(1):383-398.



Todos los derechos reservados. Universidad de Costa Rica. Este artículo se encuentra licenciado con Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 3.0 Costa Rica. Para mayor información escribir a rac.cia@ucr.ac.cr