

## Capítulo LXXXIX

### **$\mu$ -calpaína y calpastatina como marcadores genéticos en la predicción de la terneza de la carne de animales Doble Propósito**

Soján Uzcátegui Bracho

La falta de uniformidad de la terneza y la inconsistencia en la predicción de la misma, han sido identificadas como los problemas más relevantes de la industria de la carne en países desarrollados. En el mercado venezolano, como en el resto de Latinoamérica, resulta difícil hablar de calidad de la carne o de la canal, ya que tradicionalmente no se le ha prestado mayor atención a este tema (Jerez-Timaure, 2005; Parra-Bracamonte *et al.*, 2007). Sin embargo, en los últimos años ha surgido el interés por satisfacer un mercado interno que demanda carne de calidad y que está dispuesto a pagar mejor por ella.

Aunque el término “calidad” tiene un significado diferente dependiendo de los diferentes agentes o segmentos de la cadena agroalimentaria, las investigaciones recientes han demostrado que el consumidor juega un papel significativo ya que consume el producto final y paga por él. Uno de los aspectos que le permite al consumidor tomar decisiones de compra es la terneza o blandura de la carne (Grunert, 2002; Maza y Ramírez, 2004). El sistema de producción, el tipo de animal, el plano nutricional ofrecido y el manejo pre y post faena, pueden modificar considerablemente estas características (Huerta-Leidenz, 2002; Depetris & Santini, 2005).

La terneza de la carne es producto de la degradación proteolítica que ocurre durante la conversión de músculo a carne en el período de almacenamiento de la canal y está regulada principalmente por el sistema enzimático de calpaína/calpastatina (CAPN/CAST) (Juszczuk *et al.*, 2007). Estas enzimas tienen como sustratos proteínas miofibrilares (troponina-I, troponina-T, desmina, vinculina, meta-vinculina, distrofina, nebulina y titina) (Robson *et al.*, 1997), que constituyen las tres estructuras citoesqueléticas (costámeras, línea N<sub>2</sub> y los filamentos intermedios) mayormente degradadas durante la maduración de la carne.

En los Estados Unidos de Norteamérica, el sistema de tipificación de la carne ha pretendido agrupar canales en varios grados o categorías de acuerdo a su expectativa de palatabilidad utilizando la cantidad de grasa intramuscular (marmoleo) como atri-

buto en la clasificación por calidad. Sin embargo, numerosas experiencias han demostrado una débil relación entre la palatabilidad y el marmoleo, ya que este último sólo explica el 5% de la variación de la palatabilidad (Wheeler & Koohmaraie, 1994).

En Venezuela desde 1997, al implementar el sistema de clasificación para bovinos (Decreto Presidencial N° 1896), persiste la costumbre de categorizar la carne de bovinos simultáneamente por rendimiento y calidad. De esta manera, se perjudica la selección por calidad, debido a que los indicadores de rendimiento en la mayoría de los casos se contraponen a los de calidad.

Dada las deficiencias de los sistemas de categorización para predecir atributos de calidad, ha sido necesario explorar nuevas herramientas que sirvan para mejorar el control de calidad garantizando la terneza de la carne y la aceptabilidad del consumidor. Es por ello, que se han estudiado numerosas alternativas para mejorar la predicción de la terneza, entre las que se encuentran la determinación de umbrales de terneza, el ultrasonido, la reflectancia del infrarrojo cercano (NIR) y el BeefCam. Sin embargo, estos métodos son muy costosos y de difícil aplicación a nivel industrial.

En muchos países, el uso de marcadores moleculares se ha convertido en una herramienta de fácil uso para detectar genotipos de interés económico. Algunas de estas pruebas están disponibles y se usan en forma comercial para predecir atributos de calidad. En Venezuela, las experiencias en la aplicación de técnicas moleculares para solventar problemas de producción animal, son incipientes. Para divulgar la aplicación de marcadores moleculares de uso comercial para la predicción de la terneza, mejorando así la productividad y la calidad de la carne de res, este Capítulo pretende describir los resultados obtenidos en el primer trabajo realizado en Venezuela con ganado doble propósito.

## **EFFECTO DE LA GENÉTICA SOBRE LA TERNEZA DE LA CARNE**

La genética representa una fuente importante de variación en la terneza de la carne, dentro y entre razas (Marshall *et al.*, 1998). En comparaciones interraciales, el 46% de la variación en la terneza es de origen genético y el 54% de origen ambiental (Koohmaraie *et al.*, 1995). Esto significa que la terneza puede ser mejorada con la modificación de factores ambientales como el tiempo de engorde, la energía de la dieta, el estrés, la maduración en cámara de frío y por el método de cocción.

El tipo de ganado doble propósito (GDP) que se explota en Venezuela es el mestizo lechero originado por el cruce de razas criollas, cebuínas y razas europeas especializadas, por lo general, Holstein o Pardo Suizo. Este bovino permite producir leche y carne de forma comercial con el mismo rebaño, utilizando insumos locales y de bajo costo. Más que un tipo de ganado, constituye un sistema de producción, debido a la manera como se dan los aspectos gerenciales y tecnológicos en las unidades de producción y sus relaciones con el entorno (González-Hernández, 2008).

Se ha documentado ampliamente, que el ganado Cebú (*Bos indicus*) posee una gran cantidad de características que le permiten adaptarse a las condiciones tropicales y subtropicales (Turner, 1980); sin embargo, este ganado presenta limitaciones para su uso en sistemas de producción de carne y de leche, tanto desde el punto de vista productivo como reproductivo. Entre ellas se encuentran, la dureza en sus carnes, la

baja producción de leche y la baja persistencia en lactancia, un período prepuberal largo, y un temperamento excitable. Las experiencias venezolanas confirman que la carne de novillos doble propósito resulta más blanda que la de los novillos con predominio Cebú (Jerez-Timaure, 2005). Estos y otros estudios indican que gracias al componente *Bos taurus*, el ganado doble propósito tiene un potencial genético para producir carnes de mejor calidad, especialmente cuando se compara con los animales tradicionales de carne del trópico, principalmente Brahman.

También se ha detectado que la relación calpastatina/calpaína se incrementa linealmente con el aumento del porcentaje de raza cebuína en el cruce. De manera similar, se ha observado que la terneza de distintos músculos disminuye progresivamente a medida que aumenta el porcentaje de genes cebuinos en los cruces, siendo esto más evidente cuando la contribución de la raza índica excede el 25% (Wheeler *et al.*, 1990). La menor terneza de la carne atribuida a las razas cebuínas está relacionada con una mayor actividad de calpastatina y menor de  $\mu$ -calpaína.

El Programa de Evaluación de Germoplasma que el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA, 1990) es tal vez una de las evaluaciones más completas a nivel mundial de razas y cruces en todas las etapas del ciclo de producción de carne. Los resultados de este programa han demostrado en general, en lo que se refiere a terneza, que existen diferencias pequeñas entre razas del tipo *Bos taurus*. Las razas de origen continental (Charolais, Limousin, Simmental) producen carne ligeramente más dura y con menor contenido de grasa intramuscular, que las razas británicas (Hereford, Shorthorn, Angus negro, Angus rojo).

La mayor diferencia en terneza se observa al comparar carnes de animales de razas *Bos taurus* (más tiernas) vs. razas *Bos indicus* (menos tiernas). Estas diferencias en terneza están relacionadas con la reducción de la tasa de proteólisis *postmortem* en los animales *Bos indicus*. Los animales *Bos taurus* tienen mayor actividad de calpaína y menor de calpastatina resultando entonces con carnes más blandas, que los animales del tipo *Bos indicus*.

## EXPERIENCIAS EN LA DETECCIÓN DE POLIMORFISMOS DE UN SOLO NUCLEÓTIDO (SNP) DE $\mu$ -CALPAÍNA Y CALPASTATINA EN LA PREDICCIÓN DE LA TERNEZA DE LA CARNE DE ANIMALES DP

Desde el primer reporte sobre la detección de loci de características cuantitativas (QTLs) en bovinos de carne, se han ubicado varios genes relacionados con la calidad de la carne, entre los que destacan, el gen CAPN1 ( $\mu$ -calpaína) localizado en la región telomérica del cromosoma 29 (BTA29) (Casas *et al.*, 2000) y el gen CAST (calpastatina) en el cromosoma 7 ([BTA7]) (Schenkel *et al.*, 2006). Estos genes codifican las proteínas involucradas en el ablandamiento de la carne, y la variación de la cantidad de dichas proteínas entre razas del tipo *Bos taurus* y *Bos indicus*, ha permitido desarrollar marcadores genéticos útiles en la industria cárnica, para obtener con mayor exactitud la predicción de la terneza de la carne. El locus CAPN1 produce la  $\mu$ -calpaína que degrada las proteínas miofibrilares en la fase *postmortem*, mientras que el locus CAST produce el inhibidor de esta proteasa. Esto indica que la terneza de la carne está some-

tida al efecto del alelo CAST sobre el alelo CAPN1 ubicado en otro loci; y esto depende de la habilidad de CAST de inhibir a CAPN1, la cual está sujeta al estado físico y concentración de esta enzima (Casas *et al.*, 2006).

Diversas pruebas comerciales se encuentran disponibles en la actualidad para detectar la predisposición a la terneza de la carne de ganado bovino, utilizando los SNP encontrados en el sistema de CAPN/CAST. La prueba comercial *GeneSTAR Tenderness Panel* ([http://www.geneticsolutions.com.au/files/pdf/GeneNOTE\\_11\\_T4.pdf](http://www.geneticsolutions.com.au/files/pdf/GeneNOTE_11_T4.pdf)) está compuesta por el SNP del gen *CAST-T1* [región 2959 no traducida; número de acceso AF159246 (Barendse, 2002; Casas *et al.*, 2006)]; el SNP CAPN1- 316 [región 5709; número de acceso AF252504 (Page *et al.*, 2002)] y el SNP CAPN1- 4751 [posición 6545; número de acceso AF248054 (White *et al.*, 2005)]. La prueba *Ingenity Tender-GENE* ([http://www.advantagetcattle.com/forum/topic.asp?TOPIC\\_ID=3077](http://www.advantagetcattle.com/forum/topic.asp?TOPIC_ID=3077)) consiste en los 2 SNP antes descritos para CAPN1 (316 - 4751) y el reportado por Schenkel *et al.* (2006) y Van Eenenneman *et al.* (2007) para CAST (UoGCAST) (región intrónica entre los exones 5 y 6 de CAST; base 282; número de acceso AY008267). Por lo tanto, ambas pruebas comerciales utilizan los mismos SNP para CAPN1; sin embargo, para CAST estas mutaciones difieren (Cuadro 1).

**Cuadro 1**  
**Efecto de dos marcadores SNP del gen calpaína (CAPN) sobre la terneza de la carne**

Genotipo/Terneza			Raza	Referencias
<b>CAPN316</b>				
CC	CG	GG	Población	
++	+	-	Simmental	Page <i>et al.</i> (2004)
++	+	-	Ciclo 7	Page <i>et al.</i> (2004)
N/P	++	-	Brahman	Casas <i>et al.</i> (2006)
++	+	-	Ciclo 8	White <i>et al.</i> (2005)
<b>CAPN4751</b>				
CC	CT	TT		
N/P	++	-	Brahman	White <i>et al.</i> (2005)
++	+	-	Ciclo 7	White <i>et al.</i> (2005)
++	+	-	Ciclo 8	White <i>et al.</i> (2005)

Alelos en el genotipo: C = Citosina. G = Guanina. A = Adenina. T = Timina.

+: Efecto sobre la terneza de la carne. -: Sin efecto sobre la terneza de la carne.

N/P: No se presentó el genotipo.

Ciclo 7. Angus, Hereford y MARCIII (¼ Angus, ¼ Hereford, ¼ Pinzgauer y ¼ Red Poll).

Ciclo 8. Crías de sementales de razas adaptadas al trópico (Brangus, Beefmaster, Bonsmara y Romosinuano) y Hereford y Angus, con vacas Angus o MARCIII.

El SNP CAPN1-316 se encuentra ubicado en el exón 9 de la región regulatoria (28 kDa), y recibe este nombre debido a que provoca un cambio en el aminoácido número 316 de la cadena polipeptídica de la i-calpaína (Page *et al.*, 2002; 2004). El SNP-

530 fue detectado en el exón 14 del gen  $\mu$ -calpaína, y se denominó así puesto que afecta la identidad del aminoácido número 530 de la cadena polipeptídica de  $\lambda$ -calpaína (White *et al.*, 2005). El resultado de estas investigaciones demuestran que *CAPNI-316* se relaciona con variaciones en terneza de la carne de todas las subespecies bovinas, mientras que *CAPNI-530* ejerce un efecto similar solamente en el ganado *Bos taurus*. La carne de animales homocigotos tanto para el marcador 316 (CC) como para el 530 (GG) resultó más blanda que el resto de las combinaciones alélicas.

El SNP *CAPNI-4751*, éste nombre no tiene ninguna relación con la cadena polipeptídica de  $\lambda$ -calpaína a diferencia del caso de los dos SNP anteriores. Este SNP ha sido asociado con diferencias en el grado de terneza de la carne de todas las subespecies bovinas incluyendo *Bos taurus*, *Bos indicus*, *Bos bubalis* (Bisonte de agua), *Bos bison* (Bisonte americano) y *Bos grunniens* (White *et al.*, 2005). Los animales que heredan el alelo C de *CAPNI-316* y *CAPNI-4751* producen carnes con valores favorables de terneza; sin embargo, se han encontrado en baja proporción en las poblaciones de ganado para carne estudiadas.

Por otra parte, se han encontrado asociaciones entre los genotipos de *CAPNI-316* y *CAPNI-4751* y la resistencia al corte (FCWB) de muestras de carne de animales Brangus, conservadas a 5°C durante y maduradas hasta los 14 días (Corva *et al.*, 2007). Los tratamientos de maduración reducen progresivamente la dureza de la carne, llegando hasta 20% a los 14 días. De esta manera, la carne de los animales con el genotipo GG presentó 10,9% más dureza que los animales que heredaron el genotipo CC.

Para la detección de los SPNs del gen CAST, se han realizado varios análisis de laboratorio, sin embargo, solo fue a partir del año 2002 cuando se observó que los animales homocigotos para timina (TT) produjeron carne con menores valores de fuerza de corte que aquellos homocigotos para citosina CC. Años más tarde, se detectó otro SNP denominado *UoGCAST* (Schenkel *et al.*, 2006), el cual predisponía al animal a variaciones en la terneza similares a las descritas por Barendse (2002) y por Casas *et al.* (2006). A diferencia de los estudios anteriores, el SNP reportado por Schenkel *et al.* (2006) consistió de una sustitución de citosina por guanina ( $G \leftarrow C$ ), en donde la carne de los animales homocigotos para el alelo C mostró menor fuerza de corte luego de 7 días *postmortem*.

## EXPERIENCIAS EN VENEZUELA

Son incipientes las investigaciones que se han realizado en el país con pruebas comerciales para la predicción de la terneza de la carne. Un primer estudio se realizó con animales mestizos (Brahman  $\times$  Pardo Suizo) provenientes de Santa Bárbara del Zulia. Sin embargo, este estudio se realizó con un bajo número de animales y esto es importante porque el impacto potencial de seleccionar por un marcador genético depende tanto de magnitud de su efecto como su frecuencia en la población (Notter, 2004).

Los animales DP heredaron con mayor frecuencia los genotipos (GG, TT y CC) asociados significativamente con altos valores de FCWB característico de carnes duras. La baja proporción del alelo C tanto para el marcador *CAPNI-316* como para el *CAPNI-4751* puede estar asociada a la predominancia de la raza Cebú en los mismos,

ya que la mayoría de los animales proceden de cruces de padres puros Brahman con madres mestizas (*Bos taurus* – *Bos indicus*) favoreciendo la herencia de alelos provenientes de los animales Brahman. El ganado Brahman (*Bos indicus*) se caracteriza por presentar el alelo G desfavorable para la terneza lo que indicaría una menor probabilidad de producir carnes blandas debido a la falta de herencia del alelo C de este gen.

El ganado Brahman es representativo de la subespecie Cebú (*Bos indicus*) y actualmente es una de las razas cebuinas más numerosa en el país. La calidad de su carne en términos de terneza, ha sido calificada como dura en comparación con la carne de razas *taurus* o sintéticas (Marshall *et al.*, 1998). Esta característica, en el ganado Cebú, ha sido asociada a la ausencia de copias favorables en alelos del gen de la calpaína ó a una mayor actividad de la calpastatina, proteína endógena inhibidora de la actividad de la calpaína. De esta manera, se puede inferir que en este tipo de animales hay mayor actividad de la calpastatina, que disminuye la actividad de las proteasas encargadas de ablandamiento de la carne.

Aunque en Venezuela, las experiencias en aplicación de técnicas moleculares para solventar problemas de producción animal son escasas, en otros países estos marcadores moleculares ya han sido validados en poblaciones de ganado *Bos taurus*, *Bos indicus* y en sus cruces, y están siendo utilizados en programas de mejoramiento genético y en la predicción de características de importancia económica. Las pruebas diseñadas para la predicción de la terneza de la carne ya están disponibles y se usan en forma comercial. Estos marcadores pueden ser utilizados de manera convencional para predecir la terneza de la carne en animales vivos a edades tempranas y para clasificar más exactamente la calidad de la carne, basada en los genotipos.

El uso de los marcadores CAPN-4751, CAST-T1 y UoGCAST pueden ser de utilidad para detectar animales que posean copias favorables del alelo del gen de la calpaína en la población DP de Venezuela. Aunque el alelo C, favorable para la terneza de la carne, se encontró en una baja proporción, se puede considerar como suficiente para ser informativa y útil en los programas de selección. Sin embargo, es importante destacar que la diversidad de mestizajes indiscriminados presentes en el rebaño DP dificulta la caracterización de su carne en cuanto a calidad y rendimiento. Es por eso, necesario uniformizar la composición genética de sus cruces para precisar la expresión de los atributos de calidad.

Aunque los polimorfismos de los marcadores CAPN1-316 y CAPN1-4751 han sido previamente estudiados únicamente sobre el efecto de la terneza, se han encontrado algunos reportes del estudio de la asociación de las características de calidad de la canal, con dichos marcadores. Al tratar de asociar estos con el peso vivo, las características de calidad de la canal, el pH y el índice de fragmentación miofibrilar (IFM) de los animales DP, se observó que a pesar de que en otros estudios se muestra que los genotipos obtenidos para los marcadores CAPN1-316, CAPN1-4751, CAST-T1 y UoGCAST causan una variación importante en la terneza de la carne, en este estudio, estos genotipos no afectaron la variación del IFM, que se utilizó como variable indicadora de la terneza de la carne. Sin embargo, con el marcador CAPN1-4751 sólo se logró detectar efectos significativos de la interacción condición sexual según el genotipo para la madurez ósea y adiposa, mostrando los novillos CC mayor madurez ósea que los toros con el mismo genotipo.

## CONCLUSIONES

Los marcadores moleculares validados para las características de calidad de la carne, pueden ser usados para seleccionar animales que posean copias favorables para las características de importancia económica, y al mismo tiempo se pueden emplear para retirar del rebaño aquellos animales que presenten alelos indeseables. Los marcadores CAPN1-4751 del gen  $\mu$ -calpaína, CAST-T1 y UoGCAST del gen calpastatina pueden representar una herramienta útil para predecir la ternera de la carne antes del beneficio de los animales. De esta forma, se podrá clasificar la carne producida, buscando un precio adecuado a la calidad ofrecida.

Sólo se logró detectar asociación entre el marcador CAPN1-4751 y las características de la canal, pudiendo de esta manera identificar en base a los genotipos, a los animales con mayor o mejor madurez ósea y adiposa. Aunque los animales DP tienen un alto potencial genético para producir carnes de calidad es necesario uniformizar la composición genética de sus cruces para precisar la expresión de los atributos de calidad.

Debido al bajo número de animales, estos resultados se deben considerar como preliminares, y se recomienda ser validados con un mayor número de observaciones. Desde el punto de vista práctico se recomienda el uso de los marcadores CAPN-4751, CAST-T1 y UoGCAST para la predicción de la ternera, ya que la PCR-RFLP es una técnica rápida, precisa y de bajo costo que puede ser empleada rutinariamente.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barendse WJ. 2002. DNA markers for meat tenderness. International patent application PCT/AU02/00122, international patent publication WO 02/064820 A1.

Casas E, Shackelford SD, Keele JW, Stone RT, Kappes SM, Koohmaraie M. 2000. Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternate forms of myostatin. *J Anim Sci* 78:560-569.

Casas E, White SN, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, Riley DG, Chase CC Jr, Johnson DD, Smith TP. 2006. Effects of calpastatin and micro-calpain markers in beef cattle on tenderness traits. *J Anim Sci* 84 (3):520-525.

Corva P, Soria L, Papaleo J, Villareal E, Melucci L, Mezzada C, Shor A, Motter M. 2007. Evaluación de marcadores moleculares asociados a diferencias en ternera de la carne de novillos Brangus. En: *Memorias XX Reun Asoc Latinoam Prod Animal, Cuzco-Perú*.

Decreto Presidencial. N°. 1896. 1997. *Gaceta Oficial de la República de Venezuela*. N°. 36.242. Caracas, Venezuela. (pp. 4).

Dekkers JCM. 2004. Commercial application of marker and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *J Anim Sci* 82 (E. Suppl.): E313-E328.

Depetris G, Santini F. 2005. Calidad de carne asociada al sistema de producción. *Disertación presentada en "Jornadas Internacionales en Carnes Vacunas"*. 24-27 de Agosto, 2005. Mar del Plata, Argentina. 8 pp. Disponible en: <http://www.inta.gov.ar/balcarce/info/documentos/ganaderia/bovinos/carne/calidad%20de%20carne.pdf>.

Grunert KG. 2002. Current issues in the understanding of consumer food choice. *Review. Trends in Food Science & Technology*, 13(8): 275-285.

Hildrum KI, Nilson BN, Mielnik M, Naes T. 1994. Prediction of sensory characteristics of beef by near-infrared spectroscopy. *Meat Sci* 38:67-80.

Huerta-Leidenz. 2002. Caracterizacin de ganado y carne bovina como base cientfica de la clasificacin de canales en el trpico americano. En: Mem XI Cong Venez Prod Ind Anim. Seccin Tecnologa e Industria. 22-26 de Octubre, 2002. Valera, Trujillo. Venezuela 1-18p.

Jerez-Timaure N. 2005. Influencia Gentica en la Produccin de Carne de Calidad. En: Manual de Ganadera Doble Propsito. Gonzlez-Stagnaro C, Soto-Belloso E. (eds). Girarz. Ediciones Astro Data S.A. Maracaibo-Venezuela. IX (2): 639-685.

Jerez-Timaure N, Huerta-Leidenz N, Rincn E, Arispe M. 1994. Estudio preliminar sobre las caractersticas que afectan las propiedades organolpticas de solomos de res en Venezuela. Rev Fac Agronoma LUZ 11: 283-295.

Juszczuk-Kubiak E Wyszynska-Koko J, Wicinska K, Rosochacki S. 2007. A novel polymorphisms in intron 12 of the bovine calpastatin gene. Mol Biol Rep 35 (10):11033.

Koohmaraie M, Shackelford SD, Wheeler TL, Lonergan SM, Doumit ME. 1995. A muscle hypertrophy condition in lamb (callipyge): Characterization of effects on muscle growth and meat quality traits. J Anim Sci 73: 3596-3607.

Marshall TC, Slate J, Kruuk L, Pemberton JM. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Mol Ecol 7:639-655.

Maza MT, Ramrez V. 2004. Parmetros de calidad para distintos agentes de la cadena agroalimentaria carne de vacuno. V Cong Econ Agraria "Agricultura, alimentacin y espacio rural en transicin". Santiago de Compostela (A Corua), Espaa del 15-17 de Septiembre. 18pp. Disponible en: <http://www.ipcva.com.ar/files/mtmazavc.pdf>.

Miller MF, Carr MF, Ramsey CB, Crockett KL, Hoover L. 2001. Consumer thresholds for establishing the value of beef tenderness. J Anim Sci 79: 3062-3068.

Notter DR. 2004. Multiple-trait selection in a single-gene world. (pp. 26-31) .In: 36th Annual Meeting, Beef Improvement Federation, May 25-28, Sioux Falls SD.

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. J Anim Sci 80: 3077-3085.

Page BT, Casas E, Quaas RL, Thallman RM, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, White SN, Bennett GL, Keele JW, Dikeman ME, Smith TPL. 2004. Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires. J Anim Sci 82: 3474-3481.

Parra-Bracamonte GM, Sifuentes-Rincn AM, Cienfuegos-Rivas EG, Tewolde-Medhin, Martnez-Gonzlez JC. 2007. Polimorfismo en el gen de la  $\mu$ -calpana en ganado Brahman de registro de Mxico. Arch Latinoam Prod Anim 15 (1): 32-37.

Robson RM, Huff-Lonergan E, Parris FC, Ho CY, Stromer MH, Huiatt TW. 1997. Post-mortem changes in the myofibrillar and cytoskeletal proteins in muscle. In Proc 50th annual Reciprocal Meat Conference, Iowa, USA. 43-52 pp.

Rodas-Gonzlez A. 2005. Limitantes y vicios del sistema de categorizacin venezolana de canales bovinas. En: Manual de Ganadera de Doble Propsito. Gonzlez-Stagnaro C, Soto Belloso E. (Eds.). Girarz. Ediciones Astro Data S.A. Maracaibo-Venezuela IX (4) : 654-659).

Shackelford SD, Koohmaraie M, Whipple G, Wheeler TL, Miller MF, Crouse JD, Reagan JO. 1991. Predictors of beef tenderness: Development and verification. J Food Sci 55:1130-1135.

Shackelford SD, Wheeler TL, Koohmaraie M. 1997. Tenderness classification of beef: I: Evaluation of beef longissimus shear force at 1 or 2 days postmortem as a predictor of aged beef tenderness. *J Anim Sci* 75: 2417-2422.

Schenkel FS, Miller SP, Jiang Z, Mandell IB, Ye X, Li H, Wilton JW. 2006. Association of a single nucleotide polymorphism in the calpastatin gene with carcass and meat quality traits of beef cattle. *J Anim Sci* 84: 291-299.

Smith TPL, Casas E, Rexroad CE, Kappes SM, Keele JW. 2000. Bovine CAPN1 maps to a region of BTA29 containing a QTL for meat tenderness. *J Anim Sci* 78:2589-2594.

Tatum JD, George MH, Belk KE, Smith GC. 1997. Development of a palatability assurance "critical control points" (PACCP) model to reduce the incidence of beef palatability problems. Final Report submitted to the Natl. Cattlemen's Beef Assoc., Englewood, CO. Dept. of Anim. Sci., Colorado State University, Fort Collins.

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. *J Anim Sci* 85: 891-900.

Wheeler TL, Koohmaraie M. 1994. Prerigor and postrigor changes in tenderness of ovine longissimus muscle. *J Anim Sci* 72:1232-1238.

Wheeler TL, Savell JW, Cross HR, Lunt DK, Smith SB. 1990. Mechanism associated with the variation in tenderness of meat from Brahman and Hereford cattle. *J Anim Sci* 68: 4206-4220.

White SN, Casas E, Wheeler, TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, Riley DG, Chase Jr CC, Johnson DD, Keele JW, Smith TPL. 2005. A new SNP in CAPN1 is associated with tenderness in cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent. *J Anim Sci* 83:2001-2008.

Wyle AM, Vote DJ, Roeber DL, Cannell RC, Belk KE, Scanga JA, Goldberg M, Tatum JD, Smith GC. 2003. Effectiveness of the SmartMV prototype BeefCam System to sort beef carcasses into expected palatability groups. *J Anim Sci* 81:441-448.