

## Capítulo XIX

### **Aplicación de tecnologías genómicas para la selección de caracteres de interés en la calidad de carnes para el ganado doble-propósito**

Nancy Jerez Timaure, MSc, PhD

#### **INTRODUCCIÓN**

Uno de los avances más significativos en la ciencia, durante las últimas décadas ha sido el desarrollo de las técnicas genómicas, cuyo objetivo principal es descubrir la estructura, localización y función de los genes a través de una detallada caracterización del genoma completo, incluyendo las variantes alélicas o polimorfismos.

Aportes como la técnica del ADN recombinante (Cohen *et al.*, 1975) y la Reacción en Cadena de la Polimerasa (Mullis *et al.*, 1986) han contribuido enormemente a estos avances. Al hacer posible el aislamiento y la reproducción preferencial de fragmentos específicos de ADN, se ha facilitando enormemente su estudio y/o manipulación.

Tradicionalmente, el mejoramiento genético de las especies domesticas se ha basado en el uso de la selección artificial y el cruzamiento de diferentes razas o líneas. La selección ha sido ampliamente utilizada en todas las especies de interés zootécnico para la mejora de características de importancia económica. Sin embargo, este método no es práctico cuando se trata de características costosas de medir, como es el caso de las características de la canal y la carne y para caracteres con baja heredabilidad como las variables reproductivas.

Las técnicas moleculares actualmente disponibles (marcadores genéticos, mapas genéticos, secuenciación de DNA, tecnologías de expresión génica y proteica, entre otras) ofrecen oportunidades para la mejora genética y para acelerar el conocimiento básico de los mecanismos metabólicos y moleculares que controlan los procesos biológicos y fisiológicos inherentes a la producción de carne.

#### **CARACTERÍSTICAS DE LA CANAL Y DE LA CARNE**

En bovinos, algunas características como el color del pelaje, el desarrollo de cuernos, la doble musculatura y algunas enfermedades hereditarias son controladas por un gen, con un escaso efecto ambiental. Sin embargo, la mayoría de las caracterís-

ticas de importancia económica tales como ganancia de peso, peso vivo, rendimiento en cortes, espesor de grasa, marmóleo, blandura o terneza de la carne se encuentran bajo el dominio de múltiples genes, por lo que se conocen como características complejas o poligénicas. Estas características son generalmente de naturaleza cuantitativa y su expresión sigue una distribución normal.

El valor comercial del ganado de carne esta dado por el rendimiento y/o la calidad organoléptica de la carne. Por regla general, los caracteres que determinan rendimiento no son los mismos que definen la calidad de carne. Los indicadores grasos y la madurez (ósea, muscular y adiposa) de la canal se consideran los más importantes para predecir terneza, la cual es el atributo organoléptico determinante de la calidad. Los indicadores grasos de la canal son el acabado (distribución) de la grasa de cobertura, el espesor de la capa de grasa y el marmóleo o grasa intramuscular. De las características de la canal, la muscularidad o conformación, el peso de la canal y el área del músculo *longissimus* son las variables mayormente asociadas con rendimiento. Huerta (2002) describe con detalle las principales características que usualmente se evalúan en canal para determinar su valor comercial en cuanto a rendimiento y calidad.

Diversas experiencias realizadas en el país, han comprobado que las diferencias en rendimiento de cortes no son tan notorias como en la calidad de la canal y de la carne, cuando se realizan comparaciones entre razas bovinas (Huerta y Rodas, 1998). En este último aspecto, las diferencias más resaltantes ocurren cuando se comparan animales de razas cebuínas (pertenecientes a la especie *Bos Indicus*) con razas puras inglesas, lecheras o continentales (de la especie *Bos taurus*). Experimentos realizados en otras latitudes y con animales de rebaños venezolanos han comprobado que la carne de Cebú puro y sus cruces tiende a ser mas dura que otros tipos, cruces o razas (Crouse *et al.*, 1989; Jerez-Timaure *et al.*, 1994; Huerta y Rodas, 1998).

Las variables de rendimiento y calidad son susceptibles de ser mejoradas a través de selección ya que éstas presentan índices de heredabilidad relativamente altos (para caracteres relacionados con crecimiento y rendimiento) y moderados (para caracteres de calidad de la canal y de la carne). Ríos-Utrera y Van Vleck (2004) reportan índices de heredabilidad en una revisión bibliográfica de 72 artículos científicos publicados desde 1962 hasta 2004. Un aspecto importante a considerar en cualquier programa de mejoramiento genético, lo representan las correlaciones genéticas. Por ejemplo, una antagonista correlación genética entre marmóleo y rendimiento podría complicar los esfuerzos en selección que busque mejorar rendimiento y marmóleo simultáneamente. En el Cuadro 1 se presentan índices de heredabilidad y correlaciones genéticas de algunas características de la canal y la carne.

Los programas de selección persiguen la obtención del mérito genético de los animales que van a ser usados como reproductores, el cual se evalúa a través de las diferencias esperadas entre progenie (DEP). Estas se calculan con las mediciones del fenotipo de los caracteres a mejorar. Dikeman *et al.* (2005) reportaron por primera vez, DEP para la variable resistencia al corte (o blandura mecánica de la carne) demostrando que existe considerable diferencia genética entre toros de un mismo grupo racial y que la terneza puede ser mejorada con la selección de reproductores. En el Cuadro 2 se muestra un ejemplo de DEP para la resistencia al corte y el marmoleo para cuatro toros de la raza Hereford.

**Cuadro 1**  
**Estimaciones de heredabilidad y correlaciones genéticas para algunas características de la canal y la carne**

Variable	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(7)	(8)
Marmoleo (1)	0.37	-0.27	-0.34	-0.98	0.53	-0.77	-0.36
Terneza (2)		0.40	0.50	-0.21	-0.63	0.03	0.36
Actividad calpastatina (3)			0.65	-	0.34	0.44	-
Peso canal (4)				0.40	0.05	0.33	0.37
Espesor de grasa (5)					0.36	-0.86	-0.45
Rendimiento en cortes (6)						0.51	0.34
Área del ojo del lomo (7)							0.40

Fuente: Rios-Utrera y Van Vleck (2004); Wheeler et al. (2001); Shackelford et al. (1994). Los índices de heredabilidad se encuentran en la diagonal.

Sin embargo, para las características de rendimiento y calidad de la canal y de la carne, el progreso en el mejoramiento genético ha sido limitado debido a varias razones:

1. La colección de información es costosa y toma tiempo.
2. Largo intervalo generacional.
3. Estas características solo pueden ser evaluadas en la progenie.
4. El costo y la dificultad para obtener esta información, implica una reducción del número de toros probados (lo cual disminuye la intensidad de selección), que puede traducirse en una reducción del número de progenie a evaluar, lo cual puede afectar la predicción de los DEP.

**Cuadro 2**  
**Ejemplo de Diferencias Esperadas entre Progenie (DEP) para Resistencia al corte (RC) y Marmoleo para 4 toros Hereford (Dikeman *et al.*, 2005)**

Toro	DEP FCWB, kg	Precisión	DEP Marmoleo	Precisión
MC Ranger 9615	-0,48	0,37	0,12	0,45
Feltons E. 745	-0,26	0,43	0,40	0,73
XTD 6T RST	0,13	0,23	-0,24	0,50
WHR 10 H	0,22	0,29	-0,07	0,32

FCWB: fuerza al corte determinada con el aparato de Warner Bratzler.

Debido a las dificultades para desarrollar pruebas de progenie en ganado de carne, ha surgido en los últimos años un gran interés por la utilización de marcadores genéticos en los procesos de selección, conocido en la literatura como Selección Asistida por Marcadores Genéticos (SAMG). Una revisión completa sobre el tema y su aplicación en ganado bovino ha sido publicada por Dekkers (2004).

### **Técnicas Genómicas**

La genómica se divide en dos áreas básicas, genómica estructural que se dedica a la caracterización de la naturaleza física del genoma y la genómica funcional, que se refiere a la caracterización de los patrones de expresión génica de ARN mensajero y las proteínas. Ambas áreas contribuyen en el descubrimiento de marcadores o genes que puedan estar asociados con la variación de una característica de importancia económica. La Figura 1 describe los pasos para posicionar un gen y descubrir las formas alélicas causales de la varianza fenotípicas, cuando no se conoce un gen candidato, a partir del método conocido como QTL (por sus siglas en Inglés, Quantitative Trait Loci). La búsqueda se inicia con la identificación de dos pedigrí en el cual las características de interés segregan de forma divergente, requiriendo de la existencia de variación para las características cuantitativas de interés en la población en estudio. En bovinos, se utilizan poblaciones estructuradas dentro de familias (medios hermanos, hermanos completos o retrocruzamiento) que permiten establecer cuales alelos han sido heredados de los progenitores de cada familia (Rocha *et al.*, 2002).

En segundo lugar, es necesaria la existencia de un mapa de ligamiento conteniendo marcadores polimórficos que cubran todo el genoma. Cuando se determinan efectos significativos de un QTL, se procede a ubicar la región del cromosoma donde reside el QTL. Existen varios métodos para ubicar estos QTLs en los cromosomas, en unidades de recombinación o cM. Todos los métodos disponibles se basan en el mapeo por intervalos desarrollado por Lander y Botstein (1989). Mas detalles de estos se encuentran en Rocha y col. (2002). Los mapas de ligamiento están basados en la distancia que separa a los marcadores entre sí, de acuerdo a su grado de asociación. El grado en la cual los marcadores de un mismo cromosoma son heredados juntos es determinado por la separación física entre ellos, el cual es medido en centiMorgan (cM). Un cM es la probabilidad de que un evento de recombinación ocurra en 100 meiosis y representa aproximadamente 1 millón de pares de bases en el ADN (Casas, 2002), por lo que en un cM se estima se encuentren aproximadamente 10 genes.

Pero la obtención de los QTLs solo define una región (intervalo) del cromosoma donde reside un gen que pueda estar causando los cambios observados, que generalmente oscila entre 20 y 3 CM, por lo que se requiere de un mapeo fino para reducir la distancia probable donde se encuentre el gen candidato, el cual debe llevarse a menos de 1 cM para que pueda ser clonado y secuenciado y descubrir las formas causales de las variaciones o mutaciones.

Hasta el 23 de enero de 2007) se habían reportado 1123 QTLs en 71 publicaciones insertas en la base de datos (<http://www.animalgenome.org/QTLdb/>). Estos QTLs representan 101 características diferentes, de las cuales 231 están relacionadas con características del crecimiento, 20 se han encontrado para variables medidas en la canal y 71 para calidad de la carne.

Los microsatélites constituyen la segunda generación de marcadores moleculares, en grado de importancia en el área de genética animal. Estos son pequeños segmentos de secuencias de ADN, abundantes, polimórficos, fácilmente amplificables y bien distribuidos en el genoma, que se constituyeron en la base para el desarrollo de mapas genéticos por asociación o ligamiento (Arango y Salomón, 2002). Sin embargo,

con los resultados de la secuenciación del genoma bovino, otro grupo de marcadores llamados SNP (Polimorfismos de nucleótido simple, en inglés, Single Nucleotide Polymorphism) han tenido mayor auge recientemente.

La iniciativa para secuenciar el genoma de los animales domésticos comenzó en la década de los 90s, pero no fue hasta Octubre de 2004 cuando se liberó el primer borrador del mapa de secuenciación bovino y en Agosto de 2006 se publicó la última versión del proyecto de secuenciación del genoma bovino, el cual se encuentra disponible en alguna base de datos pública ([http://www.ncbi.nlm.nih.gov/mapview/map\\_search.cgi?taxid=9913](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/mapview/map_search.cgi?taxid=9913)).

Con la disposición pública de la secuenciación del genoma bovino, no existirán restricciones en cuando a la saturación de mapa bovino para la identificación de los genes que se encuentran en la región con probabilidad de encontrar un loci de un carácter cuantitativo (QTL). Este mapa físico se realizó utilizando cromosomas artificiales de bacterias (BAC, por sus siglas en inglés), en los que se insertan pedazos de ADN bovino para ser reproducidos (clonados), que posteriormente serán secuenciados, alineados y normalizados.

La Selección Asistida por Marcadores genéticos (SAMG) utiliza marcadores ligados a alelos favorables que afectan características cuantitativas. Cuando las características tienen una heredabilidad de moderada a alta, como el caso de las variables de la carne, es posible encontrar un número considerable de marcadores con efectos importantes en las mismas. Algunos marcadores cercanos a un QTL o genes candidatos con efectos importantes pueden ser usados directamente en los programas de SAMG; que complementarían la información genotípica para acelerar el progreso genético.

### **Genes candidatos para calidad de la carne**

El gen candidato puede ser identificado si se posee un conocimiento previo de la proteína respectiva o al identificar genes homólogos en especies cuyos genomas ya han sido secuenciados en su totalidad.

Desde el primer reporte sobre detección de QTLs en bovinos de carne en 1999, se han encontrado solo cinco genes candidatos para estos QTLs (Cuadro 3). El gen de la leptina y tiroglobulina (TG) han sido estudiados como genes candidatos para las características de la canal (Casas *et al.*, 2005; Schenkel *et al.*, 2005, Mullen *et al.*, 2006). La leptina es una hormona sintetizada en los adipositos, involucrada en la regulación del apetito, repartición de energía y deposición de grasa (Baile y col., 2000). Los niveles de leptina en la sangre han sido asociados con variaciones en las características de la canal. El gen de la TG codifica a una glicoproteína precursora de la hormona tiroidea y ha sido asociado con diferencias en marmoleo en bovinos (Barendse, 1999). Para ambos genes existen pruebas diagnósticas disponibles comercialmente (Cuadro 3).

Para las características de calidad de la carne, existen varios marcadores tipo SNP (Polimorfismo de Nucleótido Simple) que han sido identificados en el gen de la  $\mu$ -calpaina y calpastatina. El primer QTL para  $\mu$ -calpaina fue ubicado muy próximo al QTL detectado para resistencia al corte de la carne ubicado en el cromosoma 29 (Casas y col., 2000). Varios trabajos (Page, 2004; White *et al.*, 2005, Costello *et al.*, 2007) llevaron a la consecución de pruebas comerciales actualmente disponibles para este

gen. El gen de la calpastatina ubicado en el cromosoma 7, también ha sido asociado significativamente con la calidad de la carne (Schenkel *et al.*, 2006). Ambas proteínas están involucradas en el proceso de ablandamiento *postmortem* (Koohmaraie, 1996). La variación en la cantidad de las proteínas calpains y calpastatina ha sido reconocido como la principal causa en las diferencias en terneza, entre razas del tipo *Bos taurus* y *Bos indicus* (Crouse *et al.*, 1989). La primera prueba (denominada Grado de calidad) para una característica utilizando múltiples marcadores fue ideada por la empresa Gene STAR®. Esta prueba combina tres marcadores para los genes de Calpaina y Calpastatina, el efecto de estos marcadores resultan en una mejora de más de 1,0 Kg en la resistencia al corte medida con el aparato de Warner Braztler.

El gen de la miostatina, ha sido estudiado como candidato para el QTL encontrado en el cromosoma 2 a 4 cM del centrómero para las variables rendimiento en cortes, área del *longissimus*, espesor de grasa, grado de rendimiento y marmóleo reportados por Casas y col. (2000). Este gen codifica un inhibidor del crecimiento muscular y la forma mutada del gen es responsable de la condición de doble musculatura mayormente presente en razas como la Belgian Blue, Charolaise y Piamontesa.

Otros posibles genes candidatos los constituye el gen que codifica el factor de crecimiento para la insulina (IGF1), la hormona del crecimiento y el DGAT1 (Mullen, 2006), fosfodiesterasa 1 B (Ortiz-Colón *et al.*, 2007), el gen PPARGC1 $\alpha$  (Soria *et al.*, 2007). En los estados Unidos, las pruebas comerciales de marcadores genéticos para características de la calidad de la carne han sido validadas por el Nacional Beef Cattle Evaluation Consorsium (<http://www.nbcec.org/nbcec/index.html>). Esta validación es necesaria porque falsas asociaciones entre el marcador y la variable de interés puede ocurrir si se ignora información sobre le pedigrí o composición racial. En Latinoamérica ya se conocen los primeros resultados de las experiencias en el uso de marcadores moleculares de los genes PPARGC1 $\alpha$ , PDE1B, Calpains y su relación con los atributos de calidad (Corva *et al.*, 2007; Ortiz-Colón *et al.*, 2007; Soria *et al.*, 2007; Villareal *et al.*, 2007), pero no existen evidencias del uso del pruebas de este tipo a nivel comercial.

**Cuadro 3**  
**Genes candidatos asociados con características de calidad de la canal y de la carne de bovinos**

Gen candidato	Característica	Compañía	Pagina web
Thioglobulina	Marmoleo	Genetic Solutions	<a href="http://www.geneticsolutions.com.au">www.geneticsolutions.com.au</a>
Leptina	Marmoleo	Merial	<a href="http://www.merial.com">www.merial.com</a>
Calpastatina	Terneza	Genetic Solutions	<a href="http://www.geneticsolutions.com.au">www.geneticsolutions.com.au</a>
$\mu$ -calpains	Terneza	Frontier Beef Systems	<a href="http://www.frontierbeefsystems.com">www.frontierbeefsystems.com</a>
Myostatina	Composición muscular	GenMARK	<a href="http://www.genmarksg.com">www.genmarksg.com</a>

El progreso de la ciencia genómica ofrece un panorama fascinante para el trabajo en el mejoramiento genético de las poblaciones animales. La disponibilidad de estas pruebas diagnósticas de ADN permitirán la identificación (a edades tempranas) de los animales con un potencial genético para producir carne y se constituyen en herramientas importantes para mejoramiento genético a través de SAMG. Sin embargo, el éxito de esta metodología requiere la confirmación de los efectos de estos marcadores en las poblaciones a mejorar y un establecimiento confiable de estimadores de selección (Dekkers, 2004).

## **APLICABILIDAD EN EL SISTEMA DE DOBLE PROPÓSITO VENEZOLANO**

En bovinos de carne, se han utilizado programas genéticos de selección para mejorar parámetros de crecimiento como peso al nacer, pesos a 205 días y 548 días en ganado Cebú. Resultados de estos trabajos han sido presentados por Plasse (1994) y Plasse y col. (1999). En cuanto al ganado doble propósito (DP), existe un gran desconocimiento sobre los atributos cárnicos de los animales provenientes de este sistema desde el productor hasta el consumidor. Las experiencias que se tienen provienen en su mayoría de observaciones donde el componente genético no es conocido sino asumido fenotípicamente; estos estudios han demostrado que la carne de novillos DP resulta ser más tierna que la de los novillos con predominio Cebú (Jerez-Timaure y col., 1994; Huerta y Rodas, 1998, Jerez-Timaure, 2005). Estos y otros estudios indican que gracias al componente *Bos taurus*, el ganado DP tiene un potencial genético para producir carne de mejor calidad. Esta característica le confiere ventajas para producir carne de mayor calidad, si lo comparamos con los animales tradicionales de carne en el trópico, el ganado de “buena giba” o predominante Cebú.

Esta ventaja cárnica del ganado DP es factible de ser explotada para cubrir la demanda de un nicho de mercado exigente, como el sector de hoteles, restaurantes y de otras instituciones que sirven alimentos de calidad (sector HRI). Al preocuparse solamente por el rendimiento, esta ventaja cualitativa inherente al ganado DP no es valorada por muchos ganaderos e industriales de la carne, quienes generalmente discriminan al animal con predominio lechero por presentar una conformación deficiente (Jerez-Timaure, 2005).

La diversidad de mestizajes indiscriminados presentes en el rebaño DP dificulta su caracterización en cuanto a calidad y también en rendimiento. Es necesario uniformizar la composición genética de los cruces para precisar la expresión de los atributos de calidad. Nuevas alternativas genéticas podrían ayudarnos a lograr estas necesidades. Esta información genética permitiría predecir atributos de calidad como ternura, marmóleo y/o caracteres relacionados con el crecimiento o el rendimiento a edades tempranas, permitiendo su uso como una herramienta a la hora de conducir programas de apareamientos y garantizar así la transmisión de esos atributos superiores del rebaño. Su gran ventaja es que la progenie puede ser evaluada al nacer, así el productor puede decidir que animales retener y cuales descartar o castrar.



En este siglo, el uso de marcadores genéticos en la ganadería bovina no es privativo de los países altamente industrializados, varios países de Latinoamérica ya están incursionando en este campo, con resultados satisfactorios. En Venezuela puede constituirse en una herramienta accesible para identificar animales con características excepcionales de calidad que puedan transmitir estos atributos a su descendencia y con lo cual se acortaría el tiempo requerido para tomar las decisiones.

## CONCLUSIONES

El mejoramiento de las características de la canal y de la carne en el ganado de carne, a través de selección artificial (de los individuos superiores) y pruebas de progenie (la descendencia) no ofrece resultados prácticos debido al largo tiempo que toma desarrollar y evaluar la progenie. Sin pensar en el cambio de las técnicas tradicionales de mejora genética, las técnicas moleculares ofrecen incrementar la precisión y la intensidad de selección y en algunos casos acortar el proceso, ya que los animales pueden ser evaluados a edades tempranas.

Los marcadores moleculares pueden ser usados para jerarquizar animales para la selección, mientras que la información de marcadores puede ser usada para eliminar un alelo indeseable en la población. Los marcadores ligados con QTLs pueden ser utilizados en combinación con la información fenotípica en diferentes formas para la evaluación a través del establecimiento de una SAMG.

Pocos genes han sido identificados como candidatos para caracteres de interés económico. La mayoría de las pruebas diagnósticas disponibles se están utilizando para caracteres relacionados con calidad de la carne.

Los animales DP tienen un alto potencial genético para producir carne de calidad que puede satisfacer el nicho de HRI, lo que incrementaría el valor comercial de estos animales. El incentivo (mejores precios) puede ser creado fácilmente si se garantizan carnes de calidad. Existen ejemplos exitosos a través de alianzas estratégicas y programas de marcas de carne con certificación de calidad probada.

## LITERATURA CITADA

- Arango J, Salomón J. 2002. Aplicaciones de Biotecnología para el mejoramiento Genético de Bovinos de Carne. En: XVIII Cursillo sobre Bovinos de Carne. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Veterinarias. Maracay, Venezuela. pp 237-285.
- Baile CA, Della-Fera MA, Martín RJ. 2000. Regulation of metabolism and body fat mass by leptin. *Ann Rev Nutr* 20:105-127.
- Barendse W. 1999. Assessing lipid metabolism. International patent application PCT/Au98/00882, international patent application WO 99/23248.
- Casas E, Shackelford SD, Keele JW, Stone R.T, Kappes SM, Koohmaraie M. 2000. Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternative forms of myostatin. *J Anim Sci* 78:560-569.
- Casas E. 2002. Identification of quantitative trait loci in beef cattle. *Arch Latinoam Prod Anim* 10 (1): 54-61.
- Casas E, White SN, Riley DG, Smith TPL, Brenneman RA, Olson TA, Johnson DD, Coleman SW, Bennett GL, Chase CC Jr. 2005. Assessment of single nucleotide polymor-



- phisms in gene residing on chromosomes 14 and 29 for association with carcass composition traits in *Bos indicus* cattle. *J Anim Sci* 83: 13-19.
- Cohen SA, Chang A, Boyer H, Helling R. 1973. Construction of biologically functional bacterial plasmids in vitro. *Proc Natl Acad Sci* 70:3240-3244.
- Costello S, O'Doherty E, Troy DJ, Ernst CW, Kim KS, Stapleton P, Sweeney T, Mullen AM. 2007. Association of polymorphisms in the calpain I, capain II and growth hormone genes with tenderness in bovine *M longissimus dorsi*. *Meat Sci.* 75:551-557.
- Corva P, Soria L, Papaleo Mazzuco J, Villareal E, Melucci L, Mezzadra C, Schor A, Motter M. 2007. Evaluación de marcadores moleculares asociados a diferencias en terneza de la carne de novillos Brangus. En, XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Cusco, Peru. *Arch Latinoam Prod Anim* 15 (Supl. 1): 436.
- Crouse JD, Cundiff LV, Koch RM, Kohmaraire M, Seideman SC. 1989. Comparison of *Bos indicus* and *Bos taurus* inheritance for carcass beef characteristics and meat palatability. *J Anim Sci* 67:2661-2671.
- Deckkers JCM. 2004. Commercial application of marker-and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *J Anim Sci* 82:E331-E238.
- Dikeman ME, Pollak EJ, Zhang Z, Moser DW, Gill CA, Dressler EA. 2005. Phenotypic ranges and relationships among carcass and meat palatability traits for fourteen cattle breeds, and heritabilities and expected progeny differences for Warner-Bratzler shear force in three beef cattle breeds. *J Anim Sci* 83:2461-2467.
- Koohmaraie M. 1996. Biochemical factors regulating the toughening and tenderization process of meat. *Meat Sci* 43:S193-S201.
- Huerta-Leidenz N. 2002. La experiencia venezolana en la implantación de sistemas de clasificación de ganado y canales bovinas. Memorias XI Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal. Valera 22-26 de Octubre ULA- Trujillo. 1-20.
- Huerta-Leidenz N, Rodas-González A. 1998. El ganado Doble Propósito. Carne para consumidores exigentes. En: Mejora de la Ganadería Mestiza Doble Propósito C. González-Stagnaro C, N Madrid-Bury, E Soto-Belloso (eds). Girarz. Fac. Cs. Veterinarias, LUZ. Ediciones Astro Data S.A. Maracaibo, Venezuela. Cap 30: 611-625
- Jerez-Timaure N., Huerta-Leidenz N, Rincón R, Arispe E. 1994. Estudio preliminar sobre las características que afectan la calidad organoléptica de la carne de res en Venezuela. *Rev Fac Agronomía LUZ* 11:283-295.
- Jerez-Timaure N. 2005. Influencia genética en la producción de carne de calidad. En: Manual de Ganadería Doble Propósito. C González-Stagnaro, E Soto-Belloso (eds.) Fundación Girarz. Edic Astro Data, S.A. Maracaibo-Venezuela. Cap.VIII (1): 639-643
- Lander ES, Botstein D. 1989. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121: 185-199.
- Li C, Basarab J, Snelling WM, Benkel B, Murdoch B, Hansen C, Moore SS. 2004. Assessment of positional candidate genes *myf5* and *igf1* for growth on bovine chromosome five in commercial lines of *Bos taurus*. *J Anim Sci* 82: 1-7.
- Mullen AM, Stapleton PC, Corcoran D, Hamill R.M, White A. 2006. Understanding meat quality through the application of genomic and proteomic approaches. *Meat Sci* 74:3-16.
- Mullis K, Faconma F, Scharf S, Snikl, Horny R, Erlich H. 1986. Specific amplification of DNA *in vitro* the polymerase chain reaction. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology* 51:260.

- Ortiz-Colon G, Bosques J, Marrero D, Martinz E, Rivera M, Casas A, Cianzio D, Pagán M. 2007. Asociación de polimorfismos de nucleótidos simples en el locus del gen de la fosfodiesterasa 1 B (PDE1B) con la grasa corporal en toretes criados a pastoreo. XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Cusco, Perú. Arch. Latinoam. Prod. Anim. Vol. 15 (Supl. 1): 447.
- 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.
- Plasse D. 1994. Producción de un rebaño Brahman genéticamente cerrado. En: X Cursillo sobre Bovinos de Carne. D Plasse, N Peña de Borsotti, J Arango (eds). Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Veterinarias. Maracay, Venezuela. pp 1-51.
- Plasse D, Verde O, Fossi H. 1999. Tendencias genéticas y fenotípicas durante treinta años en un rebaño Brahman registrado. En: XV Cursillo sobre Bovinos de Carne. D Plasse, N Peña de Borsotti, R Romero (eds). Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias Veterinarias. Maracay, Venezuela. pp 173-213.
- Rocha JL, Pomp D, Van Vleck LD. 2002. QTL analysis in livestock. Vol 12:311-345. En: Methods in Molecular Biology. Quantitative Trait Loci. Methods and Protocols. Ed: N.J. Camp y A. Com. Human Press. Inc. Totowa, NJ. USA.
- Schenkel FS, Miller SP, Ye X, Moore SS, Nkrumah JD, Li C, Yu J, Mandell I.B, Wilton JW, Williams JL. 2005. Association of nucleotide polymorphism in the leptin gene with carcass and meat quality of beef cattle. J Anim Sci 83: 2009-2020.
- Schenkel FS, Miller SP, Jiang Z, Mandell I.B, Ye X, Li H, Wilton JL. 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.
- Shackelford SD, Koohmaraie M, Cundiff LV, Gregory KE, Rohrer GA, Savell JW. 1994. Heritabilities and phenotypic and genetic correlations for bovine postrigor calpastatin activity, intramuscular fat content, Warner-Bratzler shear force, retail product yield, and growth rate. J Anim Sci 72:857-863.
- Soria L, Corva P, Papaleo Mazzuco J, Melucci L, Villareal E, Mezzadra C, Sivestro C, Schor A, 2007. Polimorfismos en el gen PPARGC1 $\alpha$  en bovinos de carne. XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Cusco, Perú. Arch Latinoam Prod Anim. 15 (Supl. 1): 335.
- Ríos-Utrera A, Van Vleck DL. 2004. Heritability estimates for carcass traits of cattle: a review. Genet Mol Res 3 (3): 380-394.
- Villareal M, Mezzadra E, Melucci L, Soria L, Corva P, Schor A. 2007. Caracteres de crecimiento y de la canal de novillos en engorde en pastoreo que discriminan genotipos del marcador CAPN1 316. XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Arch Latinoam Prod Anim 15 (Supl. 1): 446.
- Wheeler TL, Cundiff LV, Shackelford SD, Koohmaraie M. 2001. Characterization of biological types of cattle (Cycle V): Carcass traits and longissimus palatability. J Anim Sci 79: 1209-1222.
- White SN, Casas E, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, Riley DG, Chase 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.