

Revisión de tema

Association of polymorphisms in CAPN and CAST genes with physicochemical properties of beef: a review*Asociación de polimorfismos en los genes CAPN y CAST con propiedades físicoquímicas de la carne bovina: una revisión**Associação de polimorfismos nos genes CAPN e CAST com propriedades físico-químicas da carne bovina: uma revisão*José Américo Saucedo Uriarte ¹, Ing. MCs ; Ilse Silvia Cayo Colca ², Ing. PhD, ; Clavel Diaz Quevedo ¹, Ing. Mg, ; Rainer Marco López Lapa ³, Msc, PhD, **Fecha correspondencia:**

Recibido: 6 de septiembre de 2020.

Aceptado: 8 de marzo de 2021.

Forma de citar:

Saucedo Uriarte JA, Cayo Colca IS, Diaz Quevedo C, López Lapa RM. Asociación de polimorfismos en los genes CAPN y CAST con propiedades físicoquímicas de la carne bovina: una revisión. CES Med. Zootec, 2021; Vol 16 (1): 8-28.

[Open access](#)[© Copyright](#)[Creative commons](#)[Éthics of publications](#)[Peer review](#)[Open Journal System](#)DOI: [http://dx.doi.org/10.21615/](http://dx.doi.org/10.21615/cesmvz.16.1.1)[cesmvz.16.1.1](#)

ISSN 1900-9607

Comparte

**Abstract**

Physicochemical properties such as tenderness, color, juiciness, flavor, marbling, pH and water retention capacity, are considered the most important attributes in the meat quality. *Postmortem* management influences the functioning of the proteolytic system of the enzymes calpains and calpastatins, which are encoded by CAPN1 and CAST genes, respectively. This review displays the associations of CAPN1 and CAST polymorphisms in order to explain the aforementioned physicochemical properties, which determine the characteristics relate to the beef quality. There are CAPN1 and CAST polymorphisms associated with particular physicochemical properties of meat, but not all polymorphisms are associated with the mentioned properties. The activity of enzymes proteolytic system varies according to *peri* and *postmortem* management. The presence or absence of a polymorphism varies between races. Therefore, the associations of single nucleotide polymorphisms with the physicochemical properties of meat mentioned in this review could help to improve the quality indicators of beef.

Keywords: bovine, pH, *postmortem* management, proteolytic system, sensory quality, tenderness, WHC.

Resumen

Las propiedades físicoquímicas como ternesa, color, jugosidad, sabor, mar-moleo, pH y capacidad de retención de agua, son consideradas como los atributos que tienen mayor importancia en la calidad de la carne. El manejo *post mortem* influye en el funcionamiento del sistema proteolítico de las enzimas μ -calpaínas y calpastatinas, que están codificadas por los genes CAPN1 y CAST, respectivamente. Esta revisión muestra las asociaciones de los polimorfismos CAPN1 y CAST con el fin de explicar las propiedades físicoquímicas antes mencionadas, que determinan las características relacionadas con la calidad de la carne. Existen polimorfismos de CAPN1

Filiación:

* Autor para correspondência:
José Américo Saucedo Uriarte.
E-mail: saucedouriarte@gmail.com

1. Doctorado en Ciencias para el Desarrollo Sustentable de la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas.

2. Escuela de Posgrado de la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas.

3. Laboratorio de Fisiología Molecular de la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas.

y CAST asociados a propiedades fisicoquímicas particulares de la carne, pero no todos los polimorfismos se asocian con las propiedades mencionadas. La actividad del sistema proteolítico de las enzimas varía según el manejo *peri* y *post mortem*. La presencia o ausencia de un polimorfismo varía entre razas. Por consiguiente, las asociaciones de polimorfismos de nucleótido simple con las propiedades fisicoquímicas de la carne mencionadas en esta revisión podrían ayudar a mejorar los indicadores de calidad de la carne bovina.

Palabras clave: *bovino, pH, manejo post mortem, sistema proteolítico, calidad sensorial, ternera, CRA.*

Resumo

Propriedades físico-químicas como maciez, cor, suculência, sabor, marmorização, pH e capacidade de retenção da água, são consideradas os atributos mais importantes na qualidade da carne. O manejo *pós-morte* influencia o funcionamento do sistema proteolítico das enzimas calpaína e calpastatina, que são codificadas pelos genes CAPN1 e CAST, respectivamente. Esta revisão mostra as associações dos polimorfismos CAPN1 e CAST para explicar as propriedades físico-químicas citadas, que determinam as características relacionadas à qualidade da carne. Existem polimorfismos CAPN1 e CAST associados a propriedades físico-químicas específicas da carne, mas nem todos os polimorfismos estão associados às propriedades mencionadas. A atividade das enzimas do sistema proteolítico varia de acordo com o manejo *peri* e *pos-mortem*. A presença ou ausência de um polimorfismo varia entre as raças. Portanto, as associações de polimorfismos de nucleotídeo único com as propriedades físico-químicas da carne mencionadas nesta revisão poderiam ajudar a melhorar os indicadores de qualidade da carne bovina.

Palavras-chave: *bovino, pH, manejo pos-mortem, sistema proteolítico, qualidade sensorial, maciez, CRA.*

Introducción

Las mejores características genéticas permiten incrementar los rendimientos productivos de los bovinos para alcanzar superioridad en cuanto a su mayor desarrollo, resistencia a enfermedades, incremento de fertilidad y mejor calidad de leche y carne³¹⁻²⁵⁻⁶⁹⁻⁷⁸. Existe cierta complejidad en la identificación de animales que tienen la capacidad de producir descendencia superior con rasgos deseables o alto mérito genético, puesto que la mayoría de estas características son cuantitativas y controladas por grupos de genes que interactúan entre sí y con el medio ambiente³.

El estudio del genoma bovino permitió el descubrimiento de polimorfismos de nucleótidos simples (del inglés SNPs) y su relación con el potencial productivo de los animales. Se ha logrado identificar a los *locus* de caracteres cuantitativos (*quantitative trait locus*) que influyen en los caracteres productivos de los bovinos⁸⁻⁵¹. En estos estudios se identifican y analizan SNPs de genes que tienen influencia en las características productivas; permitiendo obtener parámetros genéticos más precisos⁸⁻⁵¹. Además, se han identificado SNPs puntuales en los genes de la calpaína (CAPN) y calpastatina (CAST), que facilitan la identificación del valor genético del bovino. Estos SNPs permiten mejorar ciertas características de interés como la ternera, marmoleo, jugosidad, entre otras propiedades de calidad de la carne. Por ejemplo, el gen de la CAPN ubicado en el cromosoma 29 del bovino⁶⁹, el cual consta de 22 exones y 21

intrones⁵⁷⁻³⁶ y el gen de la CAST ubicado en el cromosoma 7³⁷ comprendiendo en 35 exones⁶⁵ presentan SNPs que se asocian con ciertas características de calidad de la carne (Figura 1).

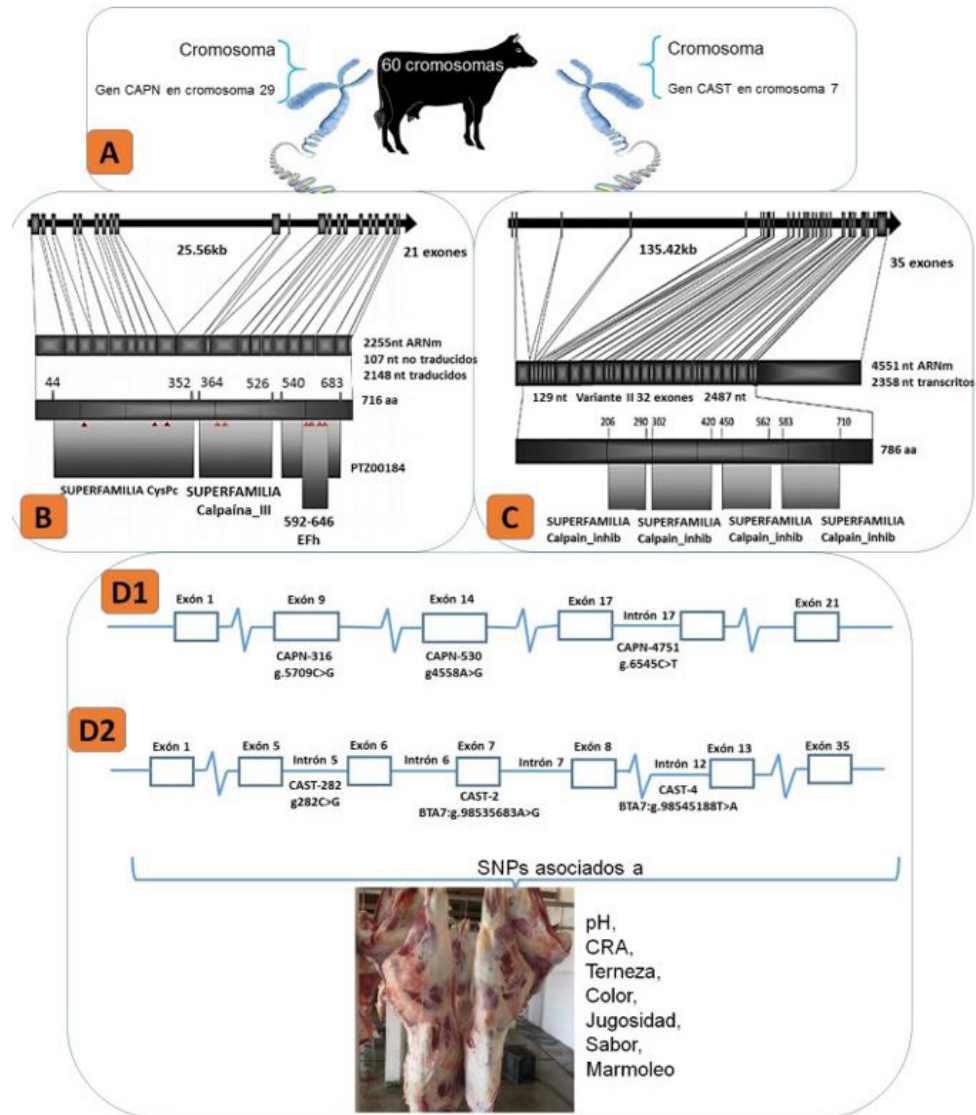


Figura 1. La variación en un solo par de bases por transición o transversión conlleva a formar un polimorfismo de nucleótido simple. **A:** Polimorfismos de nucleótidos simples de genes CAPN1 y CAST que se asocian a propiedades fisicoquímicas y organolépticas de la carne bovina se encuentran en el cromosoma 7 y 29. **B:** Estructura del gen CAPN1, se presentan los dominios predichos en la proteína lineal y los ΔΔΔ de la izquierda es el sitio catalítico, ΔΔ central es la formación de un *loop* ácido involucrado en la activación de la molécula durante la unión al calcio y ΔΔΔΔ de la derecha representa el sitio de unión al calcio de aminoácidos que constituyen los sitios activos de la molécula. **C:** Organización del gen CAST y los dominios predichos en la proteína lineal como resultado de la variante II de CAST son presentados⁴¹. **D1:** SNPs del gen CAPN1 como CAPN-530 está ubicado en el exón 14, presenta una transición de Adenina/Guanina⁵⁷, CAPN-4751 está ubicado en el intrón 17, presenta una transición de Citosina/Timina⁸⁰, CAPN-316 está ubicado en el exón 9, presenta una transversión de Citosina/Guanina⁵⁷. **D2:** SNPs del gen CAST como CAST_2 está ubicado en el exón 7, presenta una transición de Adenina/Guanina⁷. CAST-282 está ubicado en el intrón 5, presenta una transversión de Citosina/Guanina⁷⁰. CAST_4 está ubicado en el intrón 12, presenta una transversión de Timina/Adenina⁷.

El sistema proteolítico de las calpaínas es el responsable del ablandamiento de la carne, así la conversión de músculo a carne está regulada por la degradación proteolítica *post mortem* regulada por la enzima calpaína y la enzima inhibidora calpastatina. En el tejido muscular existen las enzimas proteolíticas como la μ -calpaína, m-calpaína y p94⁷⁷. La calpastatina es una proteína que inhibe la actividad de la μ -calpaína y m-calpaína³⁴. Las isoformas de calpaína influyen en la proteasa micromolar neutra que es activada por la μ -calpaína, cuya función es codificar una cisteína proteasa que degrada a proteínas miofibrilares *post mortem*¹⁴⁻²².

La calidad de la carne depende de su proceso productivo, procesamiento y manejo *peri mortem*, donde existen efectos no genéticos que pueden afectar la calidad de la carne como el tipo de alimentación, sistemas de crianza, la raza, el sexo, castración en machos, composición de tejido conectivo y estrés pre faenado¹⁸⁻⁵³⁻⁶⁴, y en efectos genéticos donde ocurren procesos moleculares que se dan en las etapas *ante mortem* y *post mortem*¹³⁻¹².

En este estudio analizamos los avances en el conocimiento sobre las asociaciones de polimorfismos de CAPN1 y CAST con las propiedades fisicoquímicas de la carne bovina, información que contribuirá a establecer líneas de investigación en especies de interés para mejorar la calidad de la carne.

CAPN1, CAST y la terneza de la carne

La terneza de la carne es una variable organoléptica, que impacta los aspectos más importantes en el ganado bovino, ya que está asociado con la aceptación y satisfacción del consumidor. Sin embargo, la terneza de la carne depende de la edad, la genética, el sexo y el manejo integral del animal²⁴⁻²⁶. Asimismo, depende del tipo de músculo, donde intervienen las fibras musculares y el colágeno⁶⁷⁻¹⁸. En la etapa *post mortem*, el tejido muscular se convierte en carne y su terneza depende la actividad proteolítica. Algunos marcadores en genes de CAPN1 y CAST se vienen evaluando debido a que existe evidencia validada de que están altamente asociados con la terneza de la carne⁶⁻⁶¹⁻⁷³.

Dentro de los genotipos de CAST-2959 (AF159246:g.2959G>A) del gen CAST, el genotipo TT está asociado con una mayor terneza debido a que presenta menor actividad de la calpastatina y que interactúa menos con la μ -calpaína¹⁰. Este efecto se ve reflejado en el hallazgo de Smith et al. (2009)⁷³, en el cual el genotipo TT se asoció a una fuerza de corte menor luego de 14 días de maduración de la carne (Tabla 1). En músculo *Longissimus* de poblaciones *Bos taurus* y cruces de *Bos taurus* con *Bos indicus*, los bovinos con herencia de genotipo CC y CT producen carne con mayor terneza respecto a bovinos con herencia de genotipos TT¹⁰. En poblaciones de bovinos de la raza Angus, Limousin, Charolais y Simmental, el genotipo CC produce carne con mayor terneza respecto a GG y GC en el SNP CAST-282 (AY008267:g.282C>G)⁷⁰ y en bovinos Nelore con genotipo CC también tienen carne con mayor terneza respecto a bovinos con genotipo CG y GG (SNP CAST-282) y el CC con mayor terneza en comparación con CT y TT del SNP CAPN-4751 (AF248054:g.6545C>T)⁹. En el SNP CAPN-4751, el genotipo CT presentan carne con mayor terneza respecto a TT en bovinos Nelore y cruces de Angus con Nelore, Canchim, Brangus y Braunvieh²¹ (Figura 2a). Dentro de los genotipos del SNP CAPN-316 (AF252504:g.5709C>G), el GG produce carne con mejor terneza respecto a CG y CC en bovinos Aberdeen Angus²⁹ (Figura 2b).

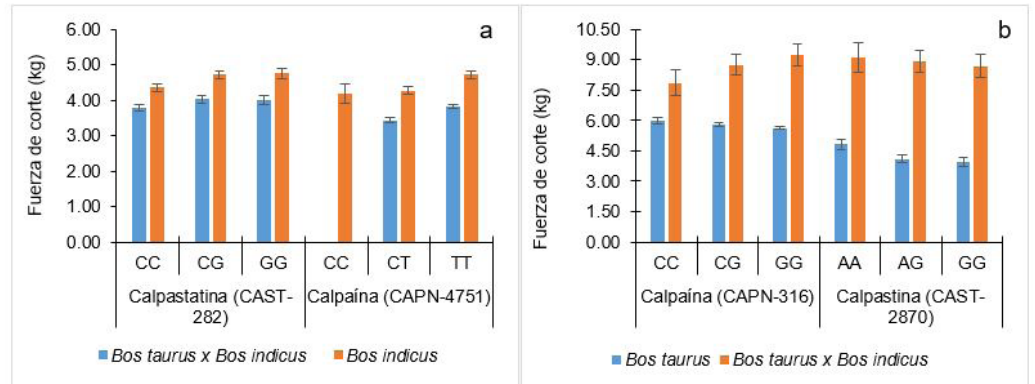


Figura 2. Media de mínimos cuadrados de terneza de carne, evaluado por fuerza de corte Warner Bratzler. Efecto del SNP CAST-282 en la terneza de la carne de bovinos \geq 5/8 de sangre para cada raza (Angus, Limousin, Charolais, Simmental) y bovinos Nelore a 21 días *post mortem*, y efecto del SNP CAPN-4751 en la terneza de la carne de bovinos Nelore y cruces de Angus con Nelore, Canchim, Brangus y Braunvieh (a). Efecto del SNP CAPN-316 sobre la terneza de la carne de bovinos Aberdeen Angus (entre 21 a 30 días *post mortem*), cruces de Angus con Hereford y Limousin con Hereford-Angus y efecto del SNP CAST-2870 en la terneza de la carne de bovinos cruzados Angus con Hereford, Limousin con Hereford-Angus, Limousin con Luxi, Charolais con Fuzhou, Simmental con Mongolian y razas puras de Luxi, Jinnan, Angus y Hereford (b). Líneas de color negro en la terminación de cada barra indicar error estándar de la media. Adaptado de Carvalho *et al.* (2017)⁹, Schenkel *et al.* (2006)⁷⁰, Gill *et al.* (2009)²⁹, Li *et al.* (2010)⁴⁶.

En bovinos, a medida que la carne es madurada por más tiempo, la fuerza de corte es menor; por ejemplo, en bovinos Nelore la fuerza de corte baja de 5.02 kg/cm² al séptimo día hasta 3,57 kg/cm² al día 21. Los SNPs CAPN-4751, CAST-282 y CAST-263 de los genes CAPN1 y CAST se asocian con la fuerza de corte en el músculo *Longissimus dorsi* en carne madurada en tres tiempos⁶¹. Valores similares también se da en carne de bovinos Brahman al analizarse SNPs CAPN-316 y CAPN-4751⁷³. El atributo que se le confiere al CAPN-4751 es por la transición de citosina por timina y CAPN-316 por la sustitución de la base citosina por guanina, logrando codificar al aminoácido de alamina y sustituirla por glicina⁵⁷ (Tabla 1).

CAPN1, CAST y color de la carne

La característica organoléptica que tiene gran influencia sobre las decisiones en la compra de la carne es su color⁴⁹. El estado fisicoquímico de la mioglobina y la estructura del músculo están relacionado al color final de la carne. La estructura muscular está influenciada por el pH final, por ejemplo, pH final alto da como resultado una carne con fibras musculares más juntas y aumenta su capacidad de retener agua de la proteína muscular⁶⁸⁻¹. La μ -calpaína (P07384) se correlaciona con todas las coordenadas de color del sistema CIEL*a*b* (L* representa luminosidad desde blanco a negro, a* es tonalidad de rojo a verde y b* es tonalidad de amarillo a azul) en carne de bovinos de raza French Blond d'Aquitaine²⁸. La variabilidad positiva (47%) por μ -calpaína es explicada por la abundancia de color amarillo en el músculo y la actividad de la μ -calpaína con la proteína de choque térmico de 70 KDa o Hsp70 que influyen en las coordenadas del color de la carne de manera interactiva²⁸⁻²⁷. Este mecanismo está dado porque el daño de especies reactivas de oxígeno *post mortem* del retículo endoplasmático de las células, permiten liberar Ca²⁺ en el citosol, activando de esta manera la μ -calpaína¹⁷⁻³⁰. Por consiguiente, las proteínas son el sustrato principal de la μ -calpaína y sus características influyen en el color de la carne. Al aumentar los niveles de Hsp70 carbonilados

a las proteínas estructurales se inhibe la actividad de la μ -calpaína, logrando aplazar los cambios en la estructura del pigmento y las proteínas miofibrilares. Este mecanismo influye en la reflectancia y otros aspectos del color de la carne²⁸.

El SNP CAPN-4751 del gen CAPN1 presenta efectos aditivos y dominantes en la coordenada de $+a^*$ (color rojo) y $+b^*$ (color amarillo) en el músculo *Longissimus* de bovinos Nelore a 7, 14 y 21 días de maduración⁶² (Figura 3a). Esto indica que el alelo T en bovinos de raza Nelore favorece el aumento del color rojo y amarillo en la carne, pero este mismo alelo (T) no ayuda a mejorar la terniza⁶¹. El aumento del color rojo en la carne se explica por la pérdida de actividad respiratoria de las mitocondrias en el proceso de maduración, lo que conlleva a mayor disponibilidad de oxígeno en la superficie del músculo y este se pueda usar en la formación de oximioglobina de color rojo⁵⁵. El ángulo de tonalidad del color es mayor en carne de bovinos heterocigotos (CG) respecto a homocigotos (GG), pero que en heterocigotos no difiere de homocigotos (CC: genotipo favorable) en el día 6 de maduración de la carne. Sin embargo, en el día cero no se asocia los SNPs CAPN-947 (AF252504:c.947C>G) del gen CAPN1 y SNP CAST-155 (NM_174003:c.155C>T) del gen CAST con las coordenadas de color⁴⁷. Este fenómeno se explica porque las medidas físicas del color aumentan conforme también se incrementan los días de maduración de la carne, debido a la desintegración del disco Z del músculo¹⁵⁻⁵⁶.

El SNP CAST-282 del gen CAST está asociado con los parámetros de color en *Longissimus thoracis et lumborum* y *semimembranosus* de bovinos cruzados irlandeses⁶⁶ (Figura 3b). Los procesos biológicos que dan sustento a la conexión que existe entre la calpastatina y los rasgos de color podrían involucrar un vínculo entre la concentración de calcio y la contracción muscular²⁰. Por otro lado, la calpastatina influye en la glucólisis y la disminución del pH, y por consiguiente podría influir en el color de la carne⁶⁶.

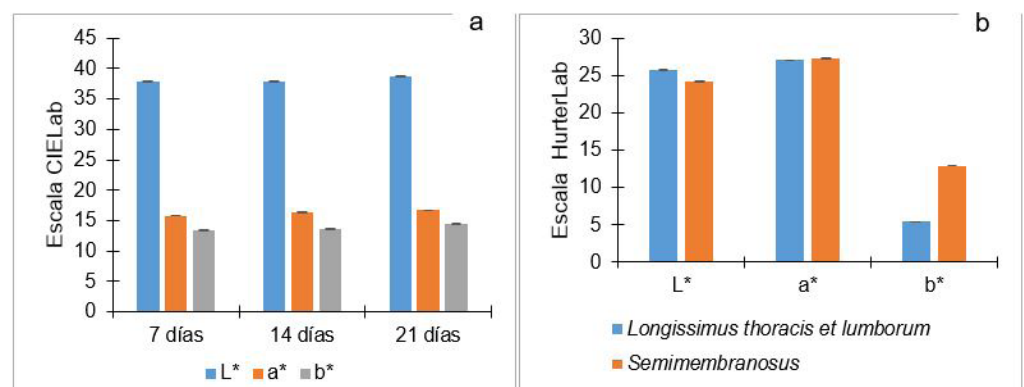


Figura 3. Media de color de carne (L: luminosidad, a^* tonalidad de rojo a verde, b^* tonalidad de amarillo a azul) en tres tiempos de maduración (a) y asociaciones de genotipos (CAST) con el color de la carne en dos tipos de músculos (b). Líneas de color negro en la terminación de cada barra indica error estándar de la media. Adaptado de Pinto et al. (2011)⁶² y Reardon et al. (2010)⁶⁶.

CAPN1, CAST y jugosidad de la carne

La jugosidad de la carne se evidencia durante la masticación (seca o no seca). Esta característica está determinada por una sensación de liberación de agua y luego es influenciado por la acción de los lípidos en la liberación de la saliva. Las virtudes sensoriales de la carne se ven afectadas y reduce su aceptabilidad cuando en una carne tiene jugosidad limitada. Existe evidencia en la que se asocia el SNP CAST-2959 del gen CAST con la jugosidad de carne de animales cruzados de ascendencia *Bos taurus*. Sin embargo, el patrón no está muy claro debido a que bovinos con genotipo CT exhiben una carne con menor jugosidad respecto a bovinos homocigotos (CC o TT)¹⁰. La carne del músculo *Longissimus* de bovinos de descendencia *Bos taurus*, presentó una puntuación de 5,30, cruce de *Bos taurus* con *Bos indicus* presentó 5,53 y *Bos indicus* presentó 5,25, de una escala de 1 al 8, donde 1 fue extremadamente duro y 8 fue extremadamente jugoso¹⁰ (Figura 4). La selección asistida podría mejorar ciertos atributos de calidad de carne, pero también podría tener consecuencias no deseadas en otros rasgos de calidad de la carne.

CAPN1, CAST y sabor de la carne

Los principales precursores del sabor se dividen en componentes solubles en agua y lípidos. El sabor se deriva de la fracción muscular soluble en agua, pero las diferencias puntuales de la especie en el aroma de carne cocida se deben principalmente a concentración y composición de sustancias aromatizantes derivadas de los lípidos⁶⁰⁻⁷⁴. Una autooxidación de los lípidos conlleva a producir un sabor rancio, pero una adecuada oxidación de los lípidos en la cocción de la carne da como resultado aromas deseables y por ende sabor deseable. Los compuestos volátiles generados a partir de grasa bovina calentada y la reacción de Maillard proporcionan aromas que producen componentes volátiles que dan sustento al sabor de carne cocida⁶⁰⁻⁷⁴.

La carne del músculo *Longissimus* de bovinos de descendencia *Bos taurus*, presentó una puntuación de 4,89, cruce de *Bos taurus* con *Bos indicus* presentó 4,62 y *Bos indicus* presentó 5,88, de una escala de 1 al 8, donde 1 fue extremadamente soso y 8 fue extremadamente intenso¹⁰ (Figura 4). Existen reportes de asociación del SNP CAST-2959 del gen CAST con el sabor de la carne de bovinos cruzados de *Bos taurus* con *Bos indicus*¹⁰. Lo mismo ocurre en SNPs CAPN-530 (AF248054:g.4558A>G) del gen CAPN1, donde bovinos con genotipo CC y CT producen carne con un sabor más intenso respecto a bovinos de genotipo TT¹⁰. Bovinos con herencia de genotipo CC producen carnes más tiernas y sabrosas (C alelo favorable para el marcador CAPN1, SNP CAPN-530) respecto a animales con genotipo TT; y los bovinos con genotipo TT producen carnes más duras o menos tiernas, pero los bovinos con genotipos TT en el SNP CAST-2959 del gen CAST presentan carne más tierna respecto a los bovinos de genotipo CC. Un sabor intenso se produce en el músculo *Longissimus* de bovinos *Bos taurus*, cruces de *Bos taurus* con *Bos indicus* y *Bos indicus* con genotipo CC en CAST-2959, y genotipo TT en CAPN-530¹⁰. Para la implementación de un plan de mejoramiento genético en un hato ganadero, se deben considerar las exigencias del mercado y evaluar el potencial de interacción de todos los genotipos posibles, para lograr una adecuada selección del plantel reproductor. Esto permitirá una producción de carne con características deseables y acorde a lo que busca el consumidor.

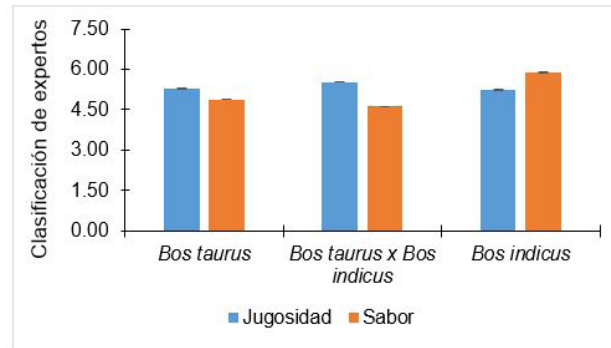


Figura 4. Media de mínimos cuadrados de jugosidad, evaluado por panelistas y clasificado en 1 = Extremadamente seco; 4 = ligeramente seco; 5 = ligeramente jugoso; 8 = extremadamente jugoso (barra azulada) e intensidad de sabor, 1 = extremadamente soso; 4 = ligeramente soso; 5 = ligeramente intenso; 8 = extremadamente intenso (barra anaranjada) de carne a 14 días *post mortem*. Líneas de color negro en la terminación de cada barra indicar error estándar de la media. Adaptado de Casas et al. (2006)¹⁰.

CAPN1, CAST y marmoleo (*marbling*) de la carne

Uno de los factores más importantes que influye en la calidad cárnica es el marmoleo. El marmoleo se refiere a la percepción de calidad de la carne que están en función a la proporcionalidad de la cantidad y distribución de la grasa intramuscular⁸³. Se describe como la proporción de manchas de grasa intramuscular en los haces musculares³². El gen CAPN1 está localizado en el cromosoma 29⁷² y está formado por 21 exones y 20 intrones²³. Los exones 5 y 6 del gen CAPN1 en bovinos de raza Bali tienen ocho SNPs, pero solo CAPN-3669 y CAPN-3899 (NW_001494538) se asocian con puntuación del marmoleo⁶³ (Figura 5). Del mismo modo, se han reportado asociaciones del gen CAPN1 con la puntuación de marmoleo en bovinos de raza Angus, Jinnan, Simmental, Qinchuan y cruce de Simmental con Menggu. La sustitución de A/G en la posición 3553 del CAPN1 hace que los animales con genotipo AA tengan una mayor puntuación de marmoleo respecto a genotipos AG y GG³³ (Figura 5). Sin embargo, los índices de marmoleo pueden variar entre razas y de acuerdo a otros factores como las hormonas tiroideas que juegan un rol importante en la regulación del metabolismo y pueden afectar la homeostasis de los depósitos de grasa⁷¹ y afectar el marmoleo. El estudio de ciertos SNPs pueden brindar la certeza de mejorar el marmoleo de la carne. A mayor y mejor distribución del marmoleo en el músculo, mayor es la aceptabilidad y palatabilidad de la carne. Para lograr este propósito es necesario comprender la arquitectura molecular del marmoleo.

La infiltración de grasa es un factor determinante en la calidad de la carne. El consumidor prefiere carne con mayor marmoleo debido a que está asociado a una buena palatabilidad⁵⁹. El tamaño de partículas y distribución de marmoleo ha logrado llamar la atención del productor porque se mejora las ventas y los consumidores buscan carne con marmoleo intermedio⁴⁴. El tamaño y la distribución de las partículas de marmoleo están relacionados positivamente con el precio de carne de bovinos⁵. El marmoleo está asociado también con otros factores sensoriales como la terneza, jugosidad y palatabilidad de la carne⁷⁹. Existe diferencias significativas de marmoleo entre individuos de una misma raza, entre razas, el tipo de músculo y haces de fibras musculares³⁹⁻². El uso de marcadores moleculares que se asocian a estas características importantes para selección de animales con ciertos atributos, constituyen una vía alterna a la selección genética tradicional. Ejemplo, los SNPs que se asocian con el marmoleo de la carne pueden servir para investigaciones con

selección asistida por marcadores³³ (Tabla 1). Sin embargo, estudios con pocos animales podrían dar como resultado asociaciones falsas positivas¹⁶. En consecuencia, se necesitan más estudios sobre las asociaciones de ciertos SNPs con parámetros de calidad de la carne⁴⁷.

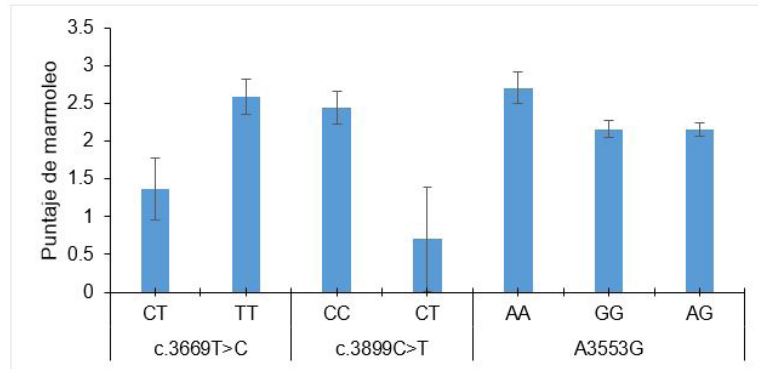


Figura 5. Asociación de SNP del gen CAPN1 con el marmoleo de la carne (puntuación de marmoleado realizada de acuerdo con el estándar de referencia de marmoleado Australian Meat). Líneas de color negro en la terminación de cada barra indicar error estándar de la media. Adaptado de Pratiwi *et al.* (2016)⁶³ y Hou *et al.* (2011)³³.

CAPN1, CAST y el pH de la carne

El estrés en bovinos impacta negativamente en las características del producto final, debido a que existe mayor agotamiento del glucógeno previo al sacrificio y menor producción de ácido láctico, traduciéndose en la disminución insuficiente del pH. En bovinos *Bos taurus* (Charolais, Limousin y Retinta), el pH promedio a 24 h *post mortem* en músculo *Longissimus dorsi* es inferior a 5,8⁴. La carne de bovinos con registro de pH límite de 5,9 a 6,1 suelen ser muy duras⁵⁰.

En el músculo *Longissimus thoracis et lumborum* de terneros cruzados de Angus con Hereford se confirma la importancia de las enzimas (calpaína y calpastatina) sobre la terneza de la carne frente a la disminución del pH y la temperatura en la etapa temprana *post mortem*³⁵. La carne no siempre muestra niveles de μ -calpaína y calpastatina a 4 h *post mortem*, mostrando una mayor reducción de μ -calpaína respecto a calpastatina, es decir la calpastatina sería menos susceptible a cambios en pH y temperatura en periodos tempranos *post mortem*. Una adecuada maduración de la carne depende de los días de maduración y una disminución óptima de pH. Por ejemplo, se logra obtener una carne con mayor terneza a una disminución media de 5,9 a 6,2 de pH en 1,5 horas *post mortem* o de 29 a 30 °C a un pH de 6, después de 14 días de maduración de la carne³⁵. En bovinos cruzados irlandeses, el SNP CAST-282 del gen CAST se asocia significativamente con el pH en el músculo *Longissimus thoracis et lumborum*⁶⁶. Los músculos de bovinos con herencia de genotipo GG presentan pH más alto respecto a bovinos de genotipo CC o CG (5,68 respecto a 5,57 y 5,59). Estos valores están dentro del rango aceptable, pero bovinos de genotipo GG podrían ser más propensos a producir carnes de categoría oscura, firme y seca respecto a bovinos de otros genotipos⁸¹⁻⁶⁶.

Los SNPs c.1735+794CTC, c.1735+920A>G y c.1735+951T>C (AF252504S1 y AF252504S2) ubicados en el intrón 16 del gen CAPN1 se asocian con el pH de la carne al día 0, 1 y 3 *post mortem* y el SNPs c.1795A>G ubicado entre el intrón 16 y el

exón 17 del mismo gen, se asocian con el pH al 7 día *post mortem*⁸². La importancia de validar SNPs depende de la naturaleza específica de la población bovina a examinar⁸². Por lo tanto, un determinado polimorfismo no siempre puede asociarse a todos los parámetros de calidad de la carne. El fracaso de la validación está dado por la falta de asociaciones verdaderas entre el rasgo de calidad de la carne y el SNP, aunque también podría deberse a las diferencias en las frecuencias de los SNPs, las interacciones del genotipo por el entorno o epistasia, el tamaño de la muestra y la manera de medir el rasgo de calidad de carne⁸².

CAPN1, CAST y capacidad de retención de agua de la carne

La capacidad de retención de agua (CRA) tiene valor productivo y económico, debido a la pérdida de peso en el producto final, que puede ocurrir tanto en el almacenamiento como en la cocción. La CRA está determinada por la degradación de ciertas proteínas citoesqueléticas del miocito⁷⁵. Los genes que influyen en la degradación de la estructura del miocito dependen del sistema proteolítico de μ -calpaína y calpastatina, que permite una interacción más estable de la matriz proteica con el agua, llegando a disminuir pérdidas de líquido de la carne⁴². El SNP CAST-282 del gen CAST se asocia con la CRA en el músculo *Longissimus thoracis et lumborum* de la carne de bovinos irlandeses cruzados, al considerarse al pH a las 48 h *post mortem*⁶⁶. La conexión de la calpastatina y la CRA podría construir un vínculo a través de la concentración de iones de Ca^{++} y el ritmo de la contracción muscular²⁰. Asimismo, si la calpastatina está involucrada en la velocidad y alcance de la glucólisis, este fenómeno podría influir en la CRA⁶⁶. En cerdos se ha reportado correlaciones de la actividad de la calpaína con la retención de agua⁵². Estas correlaciones probablemente se deban a que la CRA está influenciada positivamente, debido al agua retenida en la célula muscular (degradación rápida de filamentos intermedios) en el periodo inicial *post mortem*⁴⁰. Sin embargo, el SNP CAPN-947 del gen CAPN1 no se asocia con la CRA de carne de bovino Angus, Charolais, Hereford, Limousin y Simmental⁴⁷ (Tabla 1). Asimismo, no existe una relación significativa del SNP CANP-4751 y CAPN-316 del gen CAPN y el SNP CAST-282 del gen CAST con valores de CRA en bovinos Turco gris³⁸.

La CRA de la carne puede variar por la raza del bovino (Figura 6). El factor raza es significativo al evaluar la CRA en el músculo *Longissimus dorsi* de carne cruda. Las razas que presentan mayores valores son Braunvieh y Limousin⁴³. La CRA está relacionada con el nivel de la jugosidad de la carne. La carne que retiene mayor cantidad de agua en las fibras musculares ya sea de forma libre o inmovilizada conlleva a una carne más jugosa.

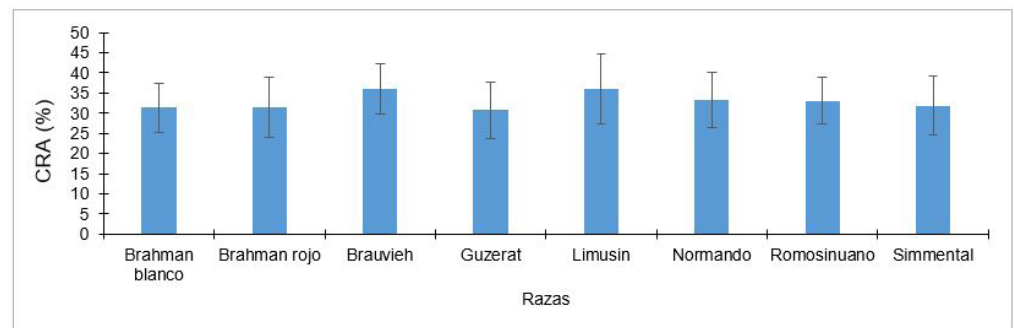


Figura 6. Valores promedio de capacidad de retención de agua en carne (*Longissimus dorsi*) en diferentes grupos genéticos, líneas de color negro en la terminación de cada barra indicar el error estándar de la media. Adaptado de Leal-Gutiérrez et al. (2014)⁴³.

Tabla 1. Polimorfismos de CAPN y CAST asociados a parámetros de calidad de la carne bovina.

Propiedad	Nombre científico	Raza	N	Sexo	Tipo de músculo	Región	SNPs	Acceso	Gen	Genotipo que mejora	Mutación	Asociación	Ref
	<i>Bos indicus</i>	Nelore	1657	♂	<i>Longissimus thoracis</i>	I-15	CAPN-1089	KT023263	CAPN1	AG		Significativa (150 horas)	6 (c)
	<i>Bos taurus</i>	Simmental chino	132	♂	<i>Longissimus thoracis</i>		CAPN-4558, CAPN-4684	AF248054	CAPN1	GG, TT	Transición A/G, Transición C/T	Significativa (24-48 horas)	76 (c)
	<i>Bos taurus</i>	Parde de Montaña	144	♂♀	<i>Longissimus thoracis</i>	I-5, E-7, I-12	CATS_1, CAST_2, CAST_4	NM_174003 XM_611833	CAST	CG, AA y AG, AT y TT	Transversión C/G, Transición A/G, Transversión T/A	Significativa (7 días)	7 (c)
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	291	♂♀	<i>Longissimus lumborum</i>		CAST-1985	PM0079222	CAST	GC	Transversión C/G	Significativa (48 horas)	44 (c)
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	286	♂	<i>Longissimus</i>	E-9, E-14, I-14 e I-17	CAPN-316, CAPN-530, CAPN-4685, CAPN-4751	AF252504, AF248054, AY639597, AF248054	CAPN1	CC, GG, CC, CC	Transversión C/G, Transición A/G, Transición C/T, Transición C/T	NS, significativo, significativo, significativo	19
	<i>Bos indicus</i>	Nelore	638	♂	<i>Longissimus dorsi</i>	I-17, I-5, E-3	CAPN-4751, CAST-282, CAST-263	AF248054, AY008267, AY008267	CAPN1, CAST	CC y CT, CC, CC	Transición C/T, Transversión C/G, Transición C/T	Significativa (7,14 y 21 días)	61 (c)
Terneza	<i>Bos indicus</i>	Brahman	467	♂	<i>Longissimus</i>	E-9, I-17	CAPN-316, CAPN-4751	AF252504, AF248054	CAPN1	CG, CT	Transversión C/G, Transición C/T,	Significativa (14 días), Significativa (7 y 14 días)	73 (c)
	<i>Bos indicus, Bos taurus</i>	Nelore, Angus x Nelore, Rubia Gallega x Nelore, Canchim, Brangus y Braunvieh	300	♂♀	<i>Longissimus dorsi</i>	I-17, 3'UTR	CAPN-4751, CAST-2959	AF248054, AF159246	CAPN1 y CAST	CT, AA	Transición C/T, Transición A/G	Significativa (14 días)	21 (c)
	<i>Bos taurus y Bos taurus x Bos indicus</i>	Hereford, Angus, Angus rojo, Limosin, Charolais, Gelbvieh y Simmental; Hereford, Angus, Brangus, Beefmaster, Bonsmara y Romosinuano	539 y 580	♂	<i>Longissimus</i>	I-17 / 3'UTR	CAPN-4751, CAST-2959	AF248054, AF159246	CAPN1, CAST	CC, TT	Transición C/T, Transición A/G	Significativa (14 días)	10 (c) y (a)
	<i>Bos indicus</i>	Brahman	504	♂♀	<i>Longissimus</i>	E-9, I-21, I-1	CAPN-316, CAPN-4753, CAPN-5331	AF252504, AF248054, AF252504	CAPN1	GG, AC, AT	Transversión C/G, Transición A/G, Transversión A/T	Significativa, NS, NS (14 días)	11 (a)
	<i>Bos taurus</i>	cruces de Simmental x Angus, Angus, Charolais, Gelbvieh, Hereford, Limousin, Angus rojo, Simmental	926	♂	<i>Longissimus</i>	E-9, E-14	CAPN-316, CAPN-530	AF252504, AF248054	CAPN1	CG AG	Transversión C/G, Transición A/G	Significativa (14 días)	58 (c)

Propiedad	Nombre científico	Raza	N	Sexo	Tipo de músculo	Región	SNPs	Acceso	Gen	Genotipo que mejora	Mutación	Asociación	Ref
Color	<i>Bos taurus</i>	Simmental chino	132	♂	Longissimus	E-1,2,3,4,5, 6 E-9	CAPN-4684, CAPN-4558, CAST-596	AF248054, AF248054, AF158246	CAPN1, CAST	TT, GG, CT	Transición C/T, Transición A/G, Transversión T/A	NS (24-48 horas)	76 (c)
	<i>Bos taurus</i>	Dragon beef, Simmental, Holstein, Montbeliade, Norwegian, Red Bull, Angus, Charolais, Wagyu, Limosin, Fuzhou, Luxi, Bohai black, Xinjiang brown y Sanhe	383			E-4	45219258C >T	rs17872079 (rs)	CAPN1	CC	Transición C/T	Significativa	48
	<i>Bos taurus</i>	Brangus	247	♂	Longissimus	I-5	CAST-2959, CAST-282	AF159246, AY008267	CAST	AG, CG	Transición A/G, Transversión C/G	NS (1, 7 y 14 días)	54 (f)
	<i>Bos taurus</i>	Angus, Charolais, Hereford, Limosin y Simmental	243	♂	Longissimus thoracis	E-9	CAPN-947	AF252505	CAPN1	CG	Transversión C/G	Significativa (6 días; ángulo de tono)	47 (f)
	<i>Bos indicus</i>	Nelore	638	♂	Longissimus thoracis	I-17	CAPN-4751	AF248054	CAPN1	TT, CT	Transición C/T	Significativa (7, 14 y 21 días; L*a*b*)	62 (f)
	<i>Bos taurus</i>	Cruce Irlandesa	130		Longissimus thoracis et lumborum y Semimembranosus	I-5	CAST-282	AY008267	CAST	CC	Transversión C/G	Significativa (3 horas; Lab)	66 (f)
Jugosidad	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	291	♂♀	Longissimus lumborum		CAST-182, CAST-198, CAPN:c.158	rs109727850 rs110914810 rs17871051 (rs)	CAST, CAPN1	AG, GC, AG	Transición A/G, Transversión G/C, Transición G/A	Significativa (48 horas)	45 (d)
	<i>Bos taurus</i>	Hereford, Angus, Angus rojo, Limosin, Charolais, Gelbvieh y Simmental	539	♂	Longissimus	3'UTR	CAST-2959	AF159246	CAST	CC, TT	Transición A/G	Significativa (14 días)	10 (g)
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	291	♂♀	Longissimus lumborum		CAST-182	PM0079222	CAST	AG	Transición A/G	Significativa (48 horas)	45 (d)
Sabor	<i>Bos taurus</i> y <i>Bos taurus</i> x <i>Bos indicus</i>	Hereford, Angus, Angus rojo, Limosin, Charolais, Gelbvieh y Simmental; Hereford, Angus, Brangus, Beefmaster, Bonsmara y Romosinuano	539 y 580	♂	Longissimus	I-17, 3'UTR	CAPN-4751, CAST-2959	AF248054, AF159246	CAPN1, CAST	CC y TT, CC	Transición C/T Transición A/G	Significativa (14 días)	10 (h)

Propiedad	Nombre científico	Raza	N	Sexo	Tipo de músculo	Región	SNPs	Acceso	Gen	Genotipo que mejora	Mutación	Asociación	Ref
Marmoleo	<i>Bos taurus</i>	Simmental chino	132	♂	<i>Longissimus</i>		CAPN- 4684	AF248054	CAPN1	CC	Transición C/T	Significativa (24-48 horas)	76 (e)
	<i>Bos javanicus domesticus</i>	Bali	48	♂♀	<i>Longissimus</i>	E-5,6	CAPN-3669, CAPN-3899	NW_001494538	CAPN1	TT	Transición T/C, Transición C/T	Significativa	63 (i)
	<i>Bos taurus</i> ,	Angus, Hereford, Simmental, Jinnan, Qinchuan, Charolais, Luxi, cruce de Simmental x Menggu	323	♂	<i>Longissimus</i>	E-5,6	CAPN-3553	NW_001494538	CAPN1	AA	Transición A/G	Significativa	33 (n)
	<i>Bos taurus</i>	Angus, Charolais, Hereford, Limosin y Simmental	243	♂	<i>Longissimus thoracis</i>	E-9	CAPN-947	AF252504	CAPN1	CC	Transversión C/G	Significativa (6 días)	47 (k)
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	421	♂	<i>Longissimus</i>	3'UTR	c.2151*479 C>T	NC_007330	CAPN1	CC	Transición C/T	Significativa	16 (m)
	<i>Bos indicus</i>	Brahman	504	♂♀	<i>Longissimus</i>	E-9, 21, I-1	CAPN-316, CAPN4753, CAPN-5331	AF252504, AF248054, AF252504	CAPN1	GG, CC, TT	Transversión C/G	NS (14 días)	11 (b)
pH	<i>Bos taurus</i>	Cruce Irlandesa	130		<i>Longissimus thoracis et lumborum y Semimembranosus</i>	I-5	CAST-282	AY008267	CAST	CC y CG	Transversión C/G	Significativa (48 h)	66 (l)
	<i>Bos taurus</i>	YanBian Yellow Cattle	321		<i>Longissimus dorsi</i>	I-16, I-16, I-16, E-17	c.1735+794CTC insdel, c.1735+920A>G, c.1735+951T>C; c.1795A>G;	AF252504S1, AF252504S2	CAPN1	AA, AB, AB	Transición A/G, Transición T/C, Transición A/G	Significativa (0, 1, 3 días), significativa (7 días)	82
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	286	♂	<i>Longissimus</i>	E-9, E-14, I-14, I-17	CAPN-316, CAPN-530, CAPN-4685, CAPN-4751	AF252504, AF248054, AY639597, AF248054	CAPN1	CC, GG, CC, CC	Transversión C/G, Transición A/G, Transición C/T y Transición C/T	Significativa, NS, NS, NS (30 minutos)	19
CRA	<i>Bos taurus</i>	Angus, Charolais, Hereford, Limosin y Simmental	243	♂	<i>Longissimus thoracis</i>	E-9	CAPN-947	AF252504	CAPN1	CC, CG, GG	Transversión C/G	NS (0 y 6 días)	47 (j)
	<i>Bos taurus</i>	Cruce Irlandesa	130		<i>Longissimus thoracis et lumborum y Semimembranosus</i>	I-5	CAST-282	AY008267	CAST	CC	Transversión C/G	Significativa (24 h)	66 (l)
		gris Turco	17	♂♀	<i>Longissimus dorsi</i>	I-5, E-9, I-17	CAST-282, CAPN-316, CAPN-4751	AY008267, AF252504, AF248054	CAST, CAPN1	GG, CG, CC	Transversión C/G, Transición C/T	NS	38
	<i>Bos taurus coreanae</i>	Hanwoo	286	♂	<i>Longissimus</i>	E-9, E-14, I-14, I-17	CAPN-316, CAPN-530, CAPN-4685, CAPN-4751	AF252504, AF248054, AY639597, AF248054	CAPN1	GG, AA, TT, TT	Transversión C/G, Transición A/G, Transición C/T, Transición C/T	NS (14 días)	19

N: número de individuos usados para el estudio. I-: Intrín; E-: Exón. (a) Terneza de filete de 14 días medido con panel sensorial, usando escala de puntuación: (1 = extremadamente resistente; 4 = levemente resistente; 5 = levemente tierno; 8 = extremadamente tierno). (b) Medición del marmoleo: Devoid = 100 a 199; Trazas = 200 a 299; Ligero = 300 a 399; Pequeño = 400 a 499; Modesta = 500 a 599; y moderado = 600 a 699. (c) Terneza evaluada por la fuerza de corte Warner Bratzler. (d) Determinación de jugosidad y sabor con panelistas, usando escala: (1 = muy seco, no me gusta a 10 = muy jugoso, me gusta extremadamente). (e) Uso de estándares de fotografía para determinación de marmoleo. (f) Determinación del color con el sistema CIEL* a* b* y HurterL* a* b*. (g) Determinación de jugosidad con panel sensorial: (1 = extremadamente seco; 4 = ligeramente seco; 5 = ligeramente jugoso; 8 = extremadamente jugoso). (h) Determinación de sabor con panel sensorial: (1 = extremadamente seco; 4 = ligeramente seco; 5 = ligeramente intenso; 8 = extremadamente intenso). (i) Determinación del marmoleo según Australian Meat. (j) Determinación de la capacidad de retención de agua fue el porcentaje de pérdida de peso de la muestra de carne durante la congelación y la cocción. (k) Determinación de marmoleo con panelista bajo la observación de grasa intramuscular en fotografía y clasificado en 1 a 5 con intervalos de 0.5 (1 = sin grasa intramuscular visible, 5 = cantidad media de grasa intramuscular ya que no se encontró ningún individuo con alto nivel de marmoleado en el grupo actual de toros jóvenes). (l) Determinación de la capacidad de retención de agua considerando el valor de pH a las 48 h *post mortem*. (m) Determinación de marmoleo según estándar coreano (1 = traza, 7 = muy abundante, considerando el grado de veteado en la superficie de corte de la carne). (n) según el criterio del estándar de corte GB/T17238-1998 de carne de res fresca y refrigerada de EE. UU. (U.S. Standard Publishing House). (NS) no significativa. (rs) Números de referencia de SNP identificados utilizando Ensembl versión 70 (Wellcome Trust Genome Campus - Hinxton, Reino Unido), (*) ID de base de datos dbSNP del NCBI. (rs) Código de SNP

Conclusiones

SNPs de CAPN1 y CAST se asocian positivamente, pero también de manera negativa con indicadores de calidad de carne. La información publicada y disponible sobre las asociaciones de SNPs con indicadores de calidad de la carne revela que, el estudio de marcadores moleculares está permitiendo mayores avances en el entendimiento de los atributos sensoriales de la carne.

El uso de marcadores moleculares para la identificación de regiones polimórficas del genoma bovino que estén asociadas a características deseables, podría brindar información del animal deseado, basado en propiedades fisicoquímicas de la carne, lo que permitirá la evaluación de la carne en lotes completos de animales. Sin embargo, no siempre es posible lograr animales con todas las características de calidad cárnica deseadas. La selección asistida con marcadores mucho más efectivos podría lograr controlar ciertos rasgos característicos de la canal y carne, pero también podría tener consecuencias no deseadas en otros rasgos de calidad.

Con este estudio proporcionamos detalles importantes de los SNP de genes CAPN1 y CAST que subyacen a los rasgos económicamente importantes para la industria de la carne bovina para mejorar la eficiencia de la producción y calidad de la carne.

Conflictos de intereses

No existe conflicto de intereses con respecto a la publicación.

Agradecimiento

Esta revisión se realizó en el marco del Programa de Doctorado en Ciencias para el Desarrollo Sustentable financiado por el Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica y el Banco Mundial.

Referencias

1. Abril M, Campo MM, Önenç A, Sanudo C, Albertí P, Negueruela AI. Beef colour evolution as a function of ultimate pH. *Meat Sci* 2001; 58(1): 69–78. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(00\)00133-9](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(00)00133-9)
2. Albrecht E, Teuscher F, Ender K, Wegner J. Growth-and breed-related changes of muscle bundle structure in cattle. *J Anim Sci* 2006; 84(11): 2959–2964. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-345>
3. Ángel-Marín PA, Cardona-Cadavid H, Cerón-Muñoz MF. Genómica en la producción animal. *Rev Colombiana Cienci Anim* 2013; 5(2): 497–518.
4. Avilés C, Juárez M, Peña F, Domenech V, Clemente I, Molina A. Association of single nucleotide polymorphisms in *CAPN1* and *CAST* genes with beef tenderness from Spanish commercial feedlots. *Czech J Anim Sci* 2013; 58(10): 479–487. <https://doi.org/10.17221/6997-CJAS>
5. Beak SH, Park SJ, Fassah DM, Kim HJ, Kim M, Jo C, et al. Relationships among carcass traits, auction price, and image analysis traits of marbling characteristics in Korean cattle beef. *Meat Sci* 2021; 171: 108268. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2020.108268>

6. Braz CU, Taylor JF, Decker JE, Bresolin T, Espigolan R, Garcia DA, et al. Polymorphism analysis in genes associated with meat tenderness in Nelore cattle. *Meta Gene* 2018; 18: 73–78. <https://doi.org/10.1016/j.mgene.2018.08.002>
7. Calvo JH, Iguácel LP, Kirinus JK, Serrano M, Ripoll G, Casasús I, et al. A new single nucleotide polymorphism in the calpastatin (CAST) gene associated with beef tenderness. *Meat Sci* 2014; 96(2): 775–782. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.10.003>
8. Cantet RJC, Gualdrón-Duarte JL, Munilla-Leguizamón S. Selección Genómica. *Rev Arg Prod Anim* 2008; 28(2): 133–136.
9. Carvalho ME, Eler JP, Bonin MN, Rezende FM, Biase FH, Meirelles FV, et al. Genotypic and allelic frequencies of gene polymorphisms associated with meat tenderness in Nellore beef cattle. *Genet Mol Res* 2017; 16(1): gmr16018957. <https://doi.org/10.4238/gmr16018957>
10. Casas E, White S N, Wheeler TL. Effects of calpastatin and μ -calpain markers in beef cattle on tenderness traits. *J Anim Sci* 2006; 84(3): 520–525. <https://doi.org/10.2527/2006.843520x>
11. Casas E, White SN, Riley DG, Smith TPL, Brenneman RA, Olson TA, et al. (2005). Assessment of single nucleotide polymorphisms in genes residing on chromosomes 14 and 29 for association with carcass composition traits in *Bos indicus* cattle. *J Anim Sci* 2005; 83(1): 13–19. <https://doi.org/10.2527/2005.83113x>
12. Cassar-Malek I, Picard B. Expression marker-based strategy to improve beef quality. *Sci World J* 2016; 2016: 1–11. <https://doi.org/10.1155/2016/2185323>
13. Cassar-Malek I, Picard B, Bernard C, Hocquette JF. Application of gene expression studies in livestock production systems: a European perspective. *Aust J Exp Agric* 2008; 48(7): 701–710. <https://doi.org/10.1071/EA08018>
14. Castro S, Ríos M, Ortiz Y, Manrique C, Jiménez A, Ariza F. Association of single nucleotide polymorphisms in *CAPN1*, *CAST* and *MB* genes with meat color of Brahman and crossbreed cattle. *Meat Sci* 2016; 117: 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.02.021>
15. Chasco J, Lizaso G, Beriain MJ, Horcada A, Goirraiz C, Hernandez B, et al. Efecto de la Maduración a Vacío en el Color de la Carne de Ternera de Raza Pirenaica. En: VI Jornadas Producción Animal. Zaragoza: AIDA ITEA 1995; 16: 621–623.
16. Cheong HS, Yoon DH, Park BL, Kim LH, Bae JS, Namgoong S, et al. A single nucleotide polymorphism in *CAPN1* associated with marbling score in Korean cattle. *BMC genet* 2008; 9(1): 33. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-9-33>
17. Chiang WC, Chen YM, Lin SL, Wu KD, Tsai TJ. Bradykinin enhances reactive oxygen species generation, mitochondrial injury, and cell death induced by ATP depletion—A role of the phospholipase C-Ca²⁺ pathway. *Free Radic Biol Med* 2007; 43(5): 702–710. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.04.032>

18. Chriki S, Renand G, Picard B, Micol D, Journaux L, Hocquette JF. Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics. *Livest Sci* 2013; 155(2-3): 424–434. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.04.009>
19. Chung H, Shin S, Chung E. Effects of genetic variants for the bovine *calpain* gene on meat tenderness. *Mol Biol Rep* 2014; 41(5): 2963–2970. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3152-3>
20. Ciobanu DC, Bastiaansen JW, Lonergan SM, Thomsen H, Dekkers JC, Plastow GS, et al. New alleles in calpastatin gene are associated with meat quality traits in pigs. *J Anim Sci* 2004; 82(10): 2829–2839. <https://doi.org/10.2527/2004.82102829x>
21. Curi RA, Chardulo LAL, Mason MC, Arrigoni MDB, Silveira AC, De Oliveira HN. Effect of single nucleotide polymorphisms of CAPN1 and CAST genes on meat traits in Nellore beef cattle (*Bos indicus*) and in their crosses with *Bos taurus*. *Anim Genet* 2009; 40(4): 456–462. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2009.01859.x>
22. de Oliveira LG, Delgado EF, Steadham EM, Huff-Lonergan E, Lonergan SM. Association of calpain and calpastatin activity to *postmortem* myofibrillar protein degradation and sarcoplasmic proteome changes in bovine *Longissimus lumborum* and *Triceps brachii*. *Meat Sci* 2019; 155: 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2019.04.015>
23. Dear TN, Meier NT, Hunn M, Boehm T. Gene structure, chromosomal localization, and expression pattern of Capn12, a new member of the calpain large subunit gene family. *Genomics* 2000; 68(2): 152–160. <https://doi.org/10.1006/geno.2000.6289>
24. Ellies-Oury MP, Dumont R, Perrier G, Roux M, Micol D, Picard B. Effect of age and carcass weight on quality traits of m. *rectus abdominis* from Charolais heifers. *Animal* 2017; 11(4): 720–727. <https://doi.org/10.1017/S1751731116001907>
25. Elsik CG, Tellam RL, Worley KC. The genome sequence of taurine cattle: a window to ruminant biology and evolution. *Science* 2009; 324(5926): 522–528. <https://doi.org/10.1126/science.1169588>
26. Gagaoua M, Picard B, Soulat J, Monteils V. Clustering of sensory eating qualities of beef: Consistencies and differences within carcass, muscle, animal characteristics and rearing factors. *Livest Sci* 2018; 214: 245–258. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2018.06.011>
27. Gagaoua M, Terlouw EC, Picard B. The study of protein biomarkers to understand the biochemical processes underlying beef color development in young bulls. *Meat Sci* 2017; 134: 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.07.014>
28. Gagaoua M, Terlouw EC, Micol D, Boudjellal A, Hocquette JF, Picard B. Understanding early post-mortem biochemical processes underlying meat color and pH decline in the *Longissimus thoracis* muscle of young Blond d'Aquitaine bulls using protein biomarkers. *J Agri Food Chem* 2015; 63(30): 6799–6809. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02615>

29. Gill JL, Bishop SC, McCorquodale C, Williams JL, Wiener P. Association of selected SNP with carcass and taste panel assessed meat quality traits in a commercial population of Aberdeen Angus-sired beef cattle. *Genet Sel Evol* 2009; 41(1): 36. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-41-36>
30. Goll DE, Thompson VF, Li H, Wei WE I, Cong J. The calpain system. *Physiol Rev* 2003; 83: 731–801. <https://doi.org/10.1152/physrev.00029.2002>
31. Heaton MP, Harhay GP, Bennett GL, Stone RT, Grosse WM, Casas E, et al. Selection and use of SNP markers for animal identification and paternity analysis in US beef cattle. *Mamm Genome* 2002; 13(5): 272–281. <https://doi.org/10.1007/s00335-001-2146-3>
32. Hocquette JF, Gondret F, Baéza E, Médale F, Jurie C, Pethick DW. Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *Animal* 2010; 4(02): 303–319. <http://dx.doi.org/10.1017/S1751731109991091>
33. Hou G, Huang M, Gao X, Li J, Gao H, Ren H, et al. Association of Calpain 1 (CAPN1) and HRSP12 allelic variants in beef cattle with carcass traits. *Afr J Biotechnol* 2011; 10(63): 13714–13718. <https://doi.org/10.5897/AJB11.338>
34. Huang Z, Hoffmann FW, Norton RL, Hashimoto AC, Hoffmann PR. Selenoprotein K is a novel target of m-calpain, and cleavage is regulated by Toll-like receptor-induced calpastatin in macrophages. *J Biol Chem* 2011; 286(40): 34830–34838. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.265520>
35. Hwang IH, Thompson JM. The interaction between pH and temperature decline early postmortem on the calpain system and objective tenderness in electrically stimulated beef *longissimus dorsi* muscle. *Meat Sci* 2001; 58(2): 167–174. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(00\)00147-9](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(00)00147-9)
36. Juszczuk-Kubiak E, Sakowski T, Flisikowski K, Wicińska K, Oprzadek J, Rosochacki SJ. Bovine mu-calpain (CAPN1) gene: new SNP within intron 14. *J Appl Genet* 2004; 45(4): 457–460.
37. Kappes SM, Keele JW, Stone RT, McGraw RA, Sonstegard TS, Smith TP, et al. A second-generation linkage map of the bovine genome. *Genome Res* 1997; 7(3): 235–249. <https://doi.org/10.1101/gr.7.3.235>
38. KÖK S, Atalay S. The Use of various SNPs in CAST and CAPN1 genes to determine the meat tenderness in Turkish grey cattle. *Kafkas Üniv Vet Fak Derg* 2018; 24(1): 1–8. <https://doi.org/10.9775/kvfd.2017.17617>
39. Konarska M, Kuchida K, Tarr G, Polkinghorne RJ. Relationships between marbling measures across principal muscles. *Meat Sci* 2017; 123: 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.09.005>
40. Kristensen L, Purslow PP. The effect of ageing on the water-holding capacity of pork: role of cytoskeletal proteins. *Meat Sci* 2001; 58(1): 17–23. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(00\)00125-X](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(00)00125-X)

41. Leal-Gutiérrez JD, Jiménez-Robayo LM. Análisis computacional del efecto de polimorfismos de genes del sistema μ -calpaína/calpastatina sobre la calidad de la carne bovina. *Rev Med Vet Zoot* 2015; 62(1): 50-66. <http://dx.doi.org/10.15446/rfmvz.v62n1.49385>
42. Leal-Gutiérrez JD, Jiménez-Robayo LM, Ariza M, Manrique C, López J, Martínez C, et al. 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. *Arch Zootec* 2015; 64(245): 29-35.
43. Leal-Gutiérrez JD, Jiménez-Robayo LM, Ariza M, Manrique C, López J, Martínez C, et al. Efecto del tipo genético y la maduración sobre la retención de agua en carne de toros castrados. *Arch Zootec* 2014; 63(243): 409-418.
44. Lee B, Yoon S, Lee Y, Oh E, Yun YK, Do Kim B, et al. Comparison of marbling fleck characteristics and objective tenderness parameters with different marbling coarseness within *longissimus thoracis* muscle of high-marbled Hanwoo steer. *Korean J Food Sci An* 2018; 38(3): 606-614. <https://doi.org/10.5851/kosfa.2018.38.3.606>
45. Lee SH, Kim SC, Chai HH, Cho SH, Kim HC, Lim D, et al. 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 Sci* 2014; 96(4): 1501-1508. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.11.026>
46. Li J, Zhang LP, Gan QF, Li JY, Gao HJ, Yuan ZR, et al. Association of CAST gene polymorphisms with carcass and meat quality traits in Chinese commercial cattle herds. *Asian Austral J Anim* 2010; 23(11): 1405-1411. <https://doi.org/10.5713/ajas.2010.90602>
47. Li X, Ekerljung M, Lundström K, Lundén A. 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 Sci* 2013; 94(2): 153-158. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.01.010>
48. Liu X, Usman T, Wang Y, Wang Z, Xu X, Wu M, et al. Polymorphisms in epigenetic and meat quality related genes in fourteen cattle breeds and association with beef quality and carcass traits. *Asian Austral J Anim* 2015; 28(4): 467-475. <https://doi.org/10.5713/ajas.13.0837>
49. Mancini RA, Hunt M. Current research in meat color. *Meat Sci* 2005; 71(1): 100-121. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2005.03.003>
50. Marsh BB, Ringkob TP, Russell RL, Swartz DR, Pagel LA. Effects of early-postmortem glycolytic rate on beef tenderness. *Meat Sci* 1987; 21(4): 241-248. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(87\)90061-1](https://doi.org/10.1016/0309-1740(87)90061-1)
51. Martínez CA, Manrique C, A Elzo M. Cattle genetic evaluation: a historical perception. *Rev Colom Cienc Pecua* 2012; 25(2): 293-311.

52. Melody JL, Lonergan SM, Rowe LJ, Huiatt TW, Mayes MS, Huff-Lonergan E. Early postmortem biochemical factors influence tenderness and water-holding capacity of three porcine muscles. *J Anim Sci* 2004; 82(4): 1195–1205. <https://doi.org/10.2527/2004.8241195x>
53. Morón-Fuenmayor O, Araujo-Febres O, Pietrosevoli S, Gallardo N, Sulbarán B, Peña J. Efecto de la castración sobre la composición físico-química y características sensoriales en carne de bovinos mestizos comerciales. *Rev Fac Agron (LUZ)* 2010; 27: 594-606.
54. Motter MM, Corva PM, Marrube G, Miquel MC, Papaleo Mazzuco J, Villarreal EL, et al. Asociación de dos marcadores del gen de la calpastatina con variables productivas de novillos Brangus engordados en pasturas. *Revista Argentina de Producción Animal* 2013; 33(1): 21–29.
55. O'keeffe M, Hood DE. Biochemical factors influencing metmyoglobin formation on beef from muscles of differing colour stability. *Meat Sci* 1982; 7(3): 209–228. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(82\)90087-0](https://doi.org/10.1016/0309-1740(82)90087-0)
56. Oliete B, Carballo JA, Monserrat L, Varela A, Moreno T, Sánchez L. Variación del color de la carne en la raza Rubia Gallega, Holstein Frisian y su cruce. En: Efecto del tiempo de conservación. XII Congreso Zootecnia 2002; pp. 609–612.
57. Page BT, Casas E, Heaton MP, Cullen NG, Hyndman DL, Morris CA, et al. Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in CAPN1 for association with meat tenderness in cattle. *J Anim Sci* 2002; 80(12): 3077–3085. <https://doi.org/10.2527/2002.80123077x>
58. Page BT, Casas E, Quaas RL, Thallman RM, Wheeler TL, Shackelford SD, et al. Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires. *J Anim Sci* 2004; 82(12): 3474–3481. <https://doi.org/10.2527/2004.82123474x>
59. Park SJ, Beak SH, Da Jin Sol Jung SY, Kim IHJ, Piao MY, Kang HJ, et al. Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle—a review. *Asian Austral J Anim* 2018; 31(7): 1043–1061. <https://doi.org/1043.10.5713/ajas.18.0310>
60. Pearson AM, Wenham LM, Carse WA, McLeod K, Davey CL, Kirton AH. Observations on the contribution of fat and lean to the aroma of cooked beef and lamb. *J Anim Sci* 1973; 36(3): 511–515. <https://doi.org/10.2527/jas1973.363511x>
61. Pinto LFB, Ferraz JBS, Meirelles FV, Eler JP, Rezende FM, Carvalho ME, et al. Association of SNPs on CAPN 1 and CAST genes with tenderness in Nellore cattle. *Genet Mol Res* 2010; 9(3): 1431–1442. <https://doi.org/10.4238/vol9-3gmr881>
62. Pinto LF, Ferraz JB, Pedrosa VB, Eler JP, Meirelles FV, Bonin MN, et al. Single nucleotide polymorphisms in CAPN and leptin genes associated with meat color and tenderness in Nellore cattle. *Gen Mol Res* 2011; 10(3): 2057–2064. <http://dx.doi.org/10.4238/vol10-3gmr1263>

63. Pratiwi N, Maskur M, Priyanto R, Jakaria J. Novel SNP of calpain-1 (CAPN1) gene and its association with carcass and meat characteristics traits in Bali cattle. *J Indones Trop Anim Agric* 2016; 41(3): 109–116. <https://doi.org/10.14710/ji-taa.41.3.109-116>
64. Priolo A, Micol D, Agabriel J. Effects of grass feeding systems on ruminant meat colour and flavour. A review. *Anim Res* 2001; 50(3): 185–200. <https://doi.org/10.1051/animres:2001125>
65. Raynaud P, Gillard M, Parr T, Bardsley R, Amarger V, Levéziel H. Correlation between bovine calpastatin mRNA transcripts and protein isoforms. *Arch Biochem Biophys* 2005; 440(1): 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2005.05.028>
66. Reardon W, Mullen AM, Sweeney T, Hamill RM. Association of polymorphisms in candidate genes with colour, water-holding capacity, and composition traits in bovine *M. longissimus* and *M. semimembranosus*. *Meat Sci* 2010; 86(2): 270–275. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.04.013>
67. Renand G, Picard B, Touraille C, Berge P, Lepetit J. Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci* 2001; 59(1): 49–60. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(01\)00051-1](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(01)00051-1)
68. Renerre M, Anton M, Gatellier P. Autoxidation of purified myoglobin from two bovine muscles. *Meat Sci* 1992; 32(3): 331–342. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(92\)90096-M](https://doi.org/10.1016/0309-1740(92)90096-M)
69. Rodriguez-Zas SL, Southey BR, Heyen DW, Lewin HA. Interval and composite interval mapping of somatic cell score, yield, and components of milk in dairy cattle. *J Dairy Sci* 2002; 85(11): 3081–3091. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74395-6](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74395-6)
70. Schenkel FS, Miller SP, Jiang Z, Mandell IB, Ye X, Li H, et al. Association of a single nucleotide polymorphism in the calpastatin gene with carcass and meat quality traits of beef cattle. *J Anim Sci* 2006; 84(2): 291–299. <https://doi.org/10.2527/2006.842291x>
71. Shin SC, Chung ER. Association of SNP marker in the thyroglobulin gene with carcass and meat quality traits in Korean cattle. *Asian Austral J Anim* 2006; 20(2): 172–177. <https://doi.org/10.5713/ajas.2007.172>
72. Smith TPL, Casas E, Rexroad Iii CE, Kappes SM, Keele JW. Bovine CAPN1 maps to a region of BTA29 containing a quantitative trait locus for meat tenderness. *J Anim Sci* 2000; 78(10): 2589–2594. <https://doi.org/10.2527/2000.78102589x>
73. Smith T, Thomas MG, Bidner TD, Paschal JC, Franke DE. Single nucleotide polymorphisms in Brahman steers and their association with carcass and tenderness traits. *Genet Mol Res* 2009; 8(1): 39–46. <https://doi.org/10.4238/vol8-1gmr537>
74. Song S, Zhang X, Hayat K, Liu P, Jia C, Xia S, et al. Formation of the beef flavour precursors and their correlation with chemical parameters during the controlled thermal oxidation of tallow. *Food Chem* 2011; 124(1): 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.06.010>

75. Straadt IK, Rasmussen M, Andersen HJ, Bertram HC. Aging-induced changes in microstructure and water distribution in fresh and cooked pork in relation to water-holding capacity and cooking loss—A combined confocal laser scanning microscopy (CLSM) and low-field nuclear magnetic resonance relaxation study. *Meat Sci* 2007; 75(4): 687–695. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2006.09.019>
76. Sun X, Wu X, Fan Y, Mao Y, Ji D, Huang B, et al. Effects of polymorphisms in CAPN1 and CAST genes on meat tenderness of Chinese Simmental cattle. *Arch Anim Breed* 2018; 61(4): 433–439. <https://doi.org/10.5194/aab-61-433-2018>
77. Van Ba H, Reddy BV, Hwang I. Role of calpastatin in the regulation of mRNA expression of calpain, caspase, and heat shock protein systems in bovine muscle satellite cells. *In Vitro Cell Dev Biol Animal* 2015; 51(5): 447–454. <https://doi.org/10.1007/s11626-014-9849-8>
78. Viitala SM, Schulman NF, de Koning DJ, Elo K, Kinos R, Virta A, et al. Quantitative trait loci affecting milk production traits in Finnish Ayrshire dairy cattle. *J Dairy Sci* 2003; 86(5): 1828–1836. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73769-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73769-2)
79. Wheeler TL, Cundiff LV, Koch RM. Effect of marbling degree on beef palatability in *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. *J Anim Sci* 1994; 72(12): 3145–3151. <https://doi.org/10.2527/1994.72123145x>
80. White SN, Casas E, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M, Riley DG, et al. A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent. *J Anim Sci* 2005; 83(9): 2001–2008. <https://doi.org/10.2527/2005.8392001x>
81. Wulf DM, Emnett RS, Leheska JM, Moeller SJ. Relationships among glycolytic potential, dark cutting (dark, firm, and dry) beef, and cooked beef palatability. *J Anim Sci* 2002; 80(7): 1895–1903. <https://doi.org/10.2527/2002.8071895x>
82. Xin J, Zhang LC, Li ZZ, Liu XH, Jin HG, Yan CG. Association of polymorphisms in the calpain I gene with meat quality traits in Yanbian yellow cattle of China. *Asian Austral J Anim* 2011; 24(1): 9–16. <https://doi.org/10.5713/ajas.2011.90407>
83. Yamada T, Sasaki S, Sukegawa S, Yoshioka S, Takahagi Y, Morita M, et al. Association of a single nucleotide polymorphism in *titin* gene with marbling in Japanese Black beef cattle. *BMC Res Notes* 2009; 2(1): 78. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-2-78>