

UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN
CAMPUS TUXTEPEC

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

**POLIGENIA DE LA CALIDAD DE LA CARNE EN BOVINOS DE REGIONES
TROPICALES: REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LOS AÑOS 2009 A 2021 PARA
IDENTIFICAR GENES ASOCIADOS**

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Ingeniera en Biotecnología

PRESENTA:

LAURA ELIMELET ÁNGELES SÁNCHEZ

Director: Dr. José Abad Zavaleta

SAN JUAN BAUTISTA TUXTEPEC, OAXACA

2023



UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN
CAMPUS TUXTEPEC

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA


ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la ciudad de San Juan Bautista Tuxtepec, Oaxaca, el día 08 de agosto de 2023 a las 12:00 h, los miembros de la comisión revisora de tesis designada por la Jefatura de Carrera de la Ingeniería en Biotecnología se reunieron en la sala de juntas del Instituto de Biotecnología de la Universidad del Papaloapan, con la finalidad de examinar la tesis titulada "Poligenia de la calidad de la carne en bovinos de regiones tropicales: Revisión Sistemática de los años 2009 a 2021 para identificar genes asociados" presentada por la alumna **Laura Elimelet Ángeles Sánchez**, con número de matrícula 17090203, aspirante al título de **Licenciatura**

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la comisión manifestaron que la tesis **satisface** los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes, otorgando su **aprobación** para que el aspirante pueda proceder con el proceso de titulación.

Tuxtepec, Oaxaca, a 08 de agosto de 2023.

ATENTAMENTE
LA COMISIÓN REVISORA




Dr. José Abad Zavaleta
Profesor Investigador Titular "B"
Universidad del Papaloapan
Director de Tesis



Dr. Miguel Ángel Peña Rico
Profesor Investigador Titular "A"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis



Dr. Edgar García López
Investigador por México CONACyT-UNPA
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis



Dra. Blanca Estela Barrera Figueroa
Profesor Investigador Titular "A"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis



Dr. José Manuel Juárez Barrientos
Profesor Investigador Asociado "C"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis

Campus Loma Bonita
Av. Ferrocarril S/N, Col. Ciudad Universitaria, Loma
Bonita, Oaxaca C.P. 68400
Tel/Fax: 01 281 872 92 30

www.unpa.edu.mx

Campus Tuxtepec
Circuito Central N° 200, Col. Parque Industrial,
Tuxtepec, Oaxaca. C.P. 68301
Tel/Fax: 01 287 875 9240



UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN
CAMPUS TUXTEPEC

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

Tuxtepec, Oaxaca, a 08 de agosto del 2023
Oficio No. JCIB/001/08/2023

M.E Yesenia Barrientos Arenal
Jefa de Servicios Escolares
Universidad del Papaloapan

Con base en el dictamen de la comisión revisora, se autoriza la impresión del trabajo de tesis de la alumna **Laura Elimelet Ángeles Sánchez** con título final **"Poligenia de la calidad de la carne en bovinos de regiones tropicales: Revisión Sistemática de los años 2009 a 2021 para identificar genes asociados para ser presentado como trabajo de tesis para obtener el título de Licenciado en Ingeniería en Biotecnología, toda vez que cumple satisfactoriamente con la reglamentación establecida para tal fin.**

El Jurado de Examen Profesional estará compuesto por los siguientes profesores:

Presidente: Dra. Blanca Estela Barrera Figueroa (Universidad del Papaloapan)
Secretario: Dr. Miguel Ángel Peña Rico (Universidad del Papaloapan)
Vocal: Dr. Edgar García López (Universidad del Papaloapan)
Primer Suplente: Dr. Julián Mario Peña Castro (Universidad del Papaloapan)
Segundo Suplente: Dr. José Manuel Juárez Barrientos (Universidad del Papaloapan)

Sin más por el momento le envío un cordial saludo.

Atentamente

Terra uberrima, mens aperta
Bøu Lo-tama, chí jí jú



UNPA
CAMPUS TUXTEPEC

SECRETARÍA DE INGENIERÍA
EN BIOTECNOLOGÍA
CAMPUS TUXTEPEC

Jacqueline Capataz Tafur
Dra. Jacqueline Capataz Tafur
Jefa de Carrera de Ingeniería en Biotecnología
Universidad del Papaloapan

José Abad Zavaleta. Director de tesis. Para su conocimiento
c.c.p. Laura Elimelet ángeles Sánchez. Para su conocimiento
c.c.p. Archivo

Vo.Bo. Dra. Tania Zuñiga Marrero
Encargada del Despacho de Vice Rectoría
Académica
Universidad del Papaloapan



VICE-RECTORÍA
ACADÉMICA

Campus Loma Bonita
Av. Ferrocarril S/N, Col. Ciudad Universitaria, Loma
Bonita, Oaxaca C.P. 68400
Tel/Fax: 01 281 872 92 30

www.unpa.edu.mx

Campus Tuxtepec
Circuito Central N° 200, Col. Parque Industrial,
Tuxtepec, Oaxaca. C.P. 68301
Tel/Fax: 01 287 875 9240

El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la **Universidad del Papaloapan** para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente.

Agradecimientos

Señor y Dios, ¿quién soy yo y quién es mi familia para que me hayas hecho llegar tan lejos? Tú levantas del polvo al pobre y sacas del muladar al necesitado; los haces sentarse con los príncipes de tu pueblo. La gloria, Señor, no es para nosotros sino para tu nombre, por causa de tu amor y tu verdad. Tú eres mi porción y mi copa; eres tú quien ha afirmado mi suerte. Bellos lugares me han tocado por suerte; ¡preciosa herencia me ha correspondido! ¿Cómo puedo pagarte por tanta bondad que me has mostrado? ¡Tan solo brindando con la copa de salvación e invocando tu nombre! ¡Tan solo cumpliendo mis promesas en presencia de todo tu pueblo! ¡Ya puedes, alma mía, estar tranquila, que el Señor ha sido bueno contigo! ¡El Señor ha sido bueno conmigo!

Rey y profeta David.

Dedicatoria

To Lyn, my fearless Jaguar.

Our love is evergreen.

I. Índice general.

Contenido	Página
I. Índice general.....	I
II. Índice de figuras.....	III
III. Índice de tablas.....	IV
IV. Abreviaturas.....	V
V. Resumen.....	VI
VI. Abstract.....	VII
1. Introducción.....	1
2. Marco teórico.....	2
2.1. Poligenia y características de herencia poligénica.....	2
2.2. Calidad de la carne bovina y sus variables de interés.....	3
2.3. Razas bovinas especializadas en producción de carne.....	7
2.4. Ganado bovino para producción de carne en climas tropicales.....	8
2.5. Producción de carne bovina en el trópico mexicano.....	10
2.6. El genoma bovino.....	13
2.7. Marcadores moleculares como indicadores de la calidad de carne bovina.....	14
2.7.1. Genes.....	15
2.7.2. SNPs.....	15
2.7.3. QTLs.....	19
2.8. Revisiones y revisiones sistemáticas.....	21
3. Justificación.....	23
4. Pregunta de investigación.....	24
5. Objetivos.....	24
5.1. Objetivo general.....	24
5.2. Objetivos específicos.....	24
6. Diagrama experimental.....	25
7. Metodología.....	26
7.1. Pregunta de investigación.....	26
7.2. Bases de datos.....	26
7.3. Criterios de inclusión, exclusión y <i>string</i>	27

7.4. Manejo de la información.....	30
8. Resultados.	32
8.1. Sobre las búsquedas piloto.....	32
8.2. Sobre la selección de los textos.....	33
8.3. Sobre los textos elegibles.....	39
8.4. Sobre los BRT.....	44
9. Discusión.....	62
9.1. Sobre las búsquedas piloto.....	62
9.2 Sobre la selección de los textos.....	63
9.3. Sobre los BRT.....	66
9.3.1. QTLs.....	68
9.3.2. Genes.....	74
9.3.3. SNPs.....	79
10. Conclusión.....	87
11. Referencias bibliográficas.....	89
Anexos.....	110
A. Materiales complementarios del CD.....	110
B. Hoja de selección de textos.....	111
C. Hoja de extracción de datos.....	112
D. Razas utilizadas en los estudios de asociación.....	113

II. Índice de figuras.

Figura	Página
1. Distribución de caracteres cuantitativos en una población.	3
2. Canal y cortes de carne en un bovino..	5
3. Grados de calidad de la carne.	6
4. Machos de dos subespecies especializados en producción de carne	8
5. Cuenca del Papaloapan.	11
6. Interacción entre CAST y μ -CAPN.	16
7. Eje GH-IGF-1.....	19
8. Tendencia en la publicación de trabajos científicos relacionados con la calidad de la carne y la genética bovina en dos bases de datos.	32
9. Resultados de búsqueda en PubMed.....	34
10. Resultados de búsqueda en Scielo.	34
11. Diagrama de Venn de los resultados de selección.....	36
12. Diagrama de flujo de textos elegibles y no elegibles al final de la etapa c.	37
13. Fracción de textos obtenidos en cada base de datos.	38
14. Distribución de años en los textos..	38
15. Mapa de orígenes de textos elegibles.....	39
16. Razas mayormente estudiadas en los textos elegibles..	41
17. Variables de la calidad de la carne estudiadas.....	42
18. Estrategias experimentales utilizadas en los textos elegibles.....	43
19. Funciones de genes asociados con calidad de la carne en BRT	48
20. Interacciones entre genes asociados con la calidad de la carne en BRT.....	49
21. Metabolismo de lípidos <i>in vivo</i>	70
22. Desarrollo muscular <i>in vivo</i>	76
23. Suavidad <i>post mortem</i>	82
24. Interacciones entre genes asociados con calidad de la carne en bovinos.	84

III. Índice de tablas.

Tabla	Página
I. Composición nutricional de la carne de res en tres diferentes países.....	4
II. Diferencias en la calidad de la carne en distintas razas bovinas.....	9
III. Razas obtenidas por cruzas de razas de <i>Bos taurus</i> y <i>Bos indicus</i>	12
IV. SNPs en genes relacionados con la calidad de la carne en ganado bovino	17
V. QTLs asociados con la calidad de carne bovina	20
VI. Diseño de búsqueda final.....	28
VII. Interpretación de los valores de k	31
VIII. Evaluaciones del grado de acuerdo entre revisores.	35
IX. Poblaciones bovinas utilizadas en los estudios de asociación.	40
X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.	50
XI. Genes asociados con calidad de la carne en ganado BRT.	56
XII. SNPs asociados con la calidad de la carne en ganado BRT.	60

IV. Abreviaturas.

A	Adenina
Arg	Arginina
Asp	Ácido aspártico
a*	Rojez
BRT	Bovinos de regiones tropicales
b*	Amarillez
C	Citocina
Cys	Cisteína
G	Guanina
Gly	Glicina
Gln	Glutamina
Ile	Isoleucina
k	Índice o estadístico kappa
Leu	Leucina
L*	Luminosidad
Mpb	Millones de pares de bases
Phe	Fenilalanina
Pro	Prolina
QTL	Loci de características cuantitativas
Ser	Serina
SNP	Polimorfismo de nucleótido simple
T	Timina
Trp	Triptófano
Val	Valina
3'UTR	Región no traducida 3 prima
5'UTR	Región no traducida 5 prima

V. Resumen.

En países con clima tropical, las poblaciones bovinas se componen principalmente de *Bos indicus* y sus cruzas con *Bos taurus* cuya resistencia al medio ambiente es mejor, pero no así la calidad de su carne. El estudio de genes que permitan un mejor control de esta característica poligénica es clave en el mejoramiento genético bovino. Para identificar genes asociados con variables de calidad de la carne en bovinos de regiones tropicales (BRT) se realizó una búsqueda sistemática de artículos experimentales en PubMed y Scielo que estudiaron QTLs, genes y SNPs, publicados entre los años 2009-2021, en tres idiomas diferentes. Se obtuvieron y analizaron exhaustivamente 244 textos potenciales, de los cuales 149 fueron elegibles para extracción de datos. El 31% de ellos realizó estudios en BRT y con sus resultados se recopilaron 137 QTLs, 67 genes y 31 SNPs asociados con al menos una variable de la calidad de la carne.

El estudio histórico e integrado de estos marcadores moleculares en subespecies *Bos taurus* e *indicus* permitió generar una lista actualizada de genes de principal interés para BRT, identificar genes con funciones específicas de subespecie, y reconocer genes asociados con más de una variable de interés económico. Esto contribuye a comprender aún más la función de dichos genes en la regulación de distintas características fenotípicas, aumentando su valor en programas de mejoramiento. Este proyecto presenta la primera revisión sistemática sobre calidad de la carne en bovinos libre de restricciones respecto de la variable estudiada y con un rango de doce años de publicaciones científicas en bases de datos públicas.

VI. Abstract.

In countries with a tropical climate, cattle are mainly *Bos indicus* and its crosses with *Bos taurus*, whose resistance to the environment is better, but whose meat quality is not. The study of genes that allow a better control of this polygenic characteristic is key to bovine genetic improvement. To identify genes associated with meat quality variables in cattle from tropical regions (BRT), a systematic search of experimental articles that studied QTLs, genes and SNPs, published between the years 2009-2021, in three different languages, was carried out in PubMed and Scielo. A total of 244 potential texts were obtained and extensively analyzed, of which 149 were eligible for data extraction. Of these, 31% carried out studies in BRT and with their results, 137 QTLs, 67 genes, and 31 SNPs associated with at least one meat quality variable were collected.

The historical and integrated study of these molecular markers in subspecies *Bos taurus* and *Bos indicus* allowed generating an updated list of genes of primary interest for BRT, identifying genes with subspecies-specific functions and recognizing genes associated with more than one variable of economic interest. This contributes to further understanding the function of these genes in the regulation of different phenotypic characteristics, increasing their value in breeding programs. This project presents the first systematic review on meat quality in bovines free of restrictions regarding the variable studied and with a range of twelve years of scientific publications in public databases.

1. Introducción.

Las características fenotípicas de interés económico en animales son reguladas en distinto grado por múltiples genes (Fermin, 2018; Ochoa, 1991). En bovinos, la calidad de la carne es una característica de valor reciente ya que el interés principal había sido la producción neta y las investigaciones se realizaban sobre todo en *Bos taurus*. En países con clima tropical, el ganado se compone comúnmente de razas *Bos indicus* y cruzas de *Bos indicus* con *Bos taurus*, por lo que los resultados de asociación con calidad de la carne obtenidos en poblaciones *Bos taurus* no pueden ser aplicados directamente a las poblaciones BRT ya que los efectos de sustitución alélica son específicos para cada población y del ambiente que ocupan (González-Stagnaro *et al.*, 2011).

Los artículos de revisión son una herramienta ideal para la consolidación y/o actualización del conocimiento científico. Entre ellos se encuentran las revisiones sistemáticas cuya metodología permite recopilar y sintetizar información científica con el mínimo de sesgo, proporcionando resultados fiables a partir de los cuales se pueden obtener conclusiones y tomar decisiones (Grant & Booth, 2009). Las diferentes revisiones existentes sobre la calidad de la carne en bovinos están limitadas al estudio de una variable (suavidad, color, etc.), de un marcador molecular específico o bien, se encuentran clasificadas como revisiones narrativas, por lo que sus conclusiones pueden estar abiertas al sesgo.

La importancia productiva y económica que representa el trópico mexicano en el mercado de carne, aunado a la falta de información compilada con rigor metodológico sobre marcadores moleculares útiles para BRT permitió proponer una búsqueda sistemática de artículos experimentales que hayan estudiado QTLs, genes y SNPs asociados con la calidad de la carne en bovinos, sin límite de variables investigadas, sin discriminación de la población bovina, en tres idiomas diferentes y con un rango de estudio de doce años de publicaciones en dos bases de datos públicas. El objetivo de este proyecto es estimar la fracción de genes, SNPs y QTLs bovinos reportados entre los años 2009-2021 en PubMed y Scielo que hayan sido asociados con la calidad de la carne en BRT, así como reportar su compilación para identificar genes que regulan más de una variable de interés, la condición genética bajo la cual se favorecen dichas características y aquellos que tienen mayor efecto en la regulación de la calidad de la carne en BRT.

2. Marco teórico.

2.1. Poligenia y características de herencia poligénica.

La herencia es el fenómeno biológico mediante el cual se transmiten los caracteres anatómicos y funcionales de los progenitores a sus descendientes (Cornejo *et al.*, 2006). Los caracteres observables representan el fenotipo del organismo, mientras que su composición genética se denomina genotipo. Los patrones de herencia clásicos o mendelianos describen la herencia de caracteres discretos o discontinuos en los que un gen determina una característica fenotípica. Sin embargo, la biología es más compleja que eso, en realidad es raro que un solo gen controle un solo carácter fenotípico. De hecho, un gen puede controlar más de un carácter y un carácter puede depender de varios genes; los efectos de un gen pueden también depender de otros genes y, a menudo, los efectos de distintos genes se suman, de modo que cada gen produce un incremento o una reducción en la expresión de la característica observada, independientemente de los otros genes (Colom, 2018; Dallaire & Huret, 2002). Así, el tipo de herencia de características que depende de varios genes en distintos loci se denomina herencia poligénica (Audesirk *et al.*, 2003).

La teoría poligénica de caracteres cuantitativos postula que dichos caracteres se presentan debido a la coexistencia de múltiples genes que conjuntamente con la influencia del ambiente resultan en un continuo de variación cuantitativa (Oliva *et al.*, 2004). En general, para cualquier carácter cuya manifestación en la población muestre una amplia gama de características fenotípicas (rango de variación continuo, figura 1) se puede sospechar de herencia poligénica (Fermin, 2018). En seres humanos algunos caracteres que se heredan de forma poligénica son la estatura, el peso, el color de los ojos, el color de la piel, la inteligencia, algunas enfermedades como el glaucoma o la esquizofrenia y malformaciones congénitas como el labio leporino o anencefalia (Gelambi, 2019; López & Figueroa, 2014). En animales, algunos caracteres que se heredan de forma poligénica son el color del pelaje, el color del plumaje y las características de importancia económica como la producción de huevos, leche y carne según la especie de la que se trate, la fertilidad y la resistencia a enfermedades (Fermin, 2018; Ochoa, 1991).

Otros sinónimos de herencia poligénica son herencia multifactorial, no mendeliana y cuantitativa. La poligenia es pues, un patrón de herencia en el que participan múltiples genes para determinar una sola característica fenotípica, en cuyos casos, es complicado distinguir la participación y el

efecto de cada gen por separado y del medio ambiente, por lo que su estudio es muy complejo (Dallaire & Huret, 2002; Gelambi, 2019).



Figura 1. Distribución de caracteres cuantitativos en una población. Se muestran tres posibilidades: que el fenotipo esté determinado por un gen con dos alelos (izquierda), que esté determinado por dos genes, cada uno con dos alelos (centro) y, que esté determinado por múltiples genes (derecha). Adaptado de Oliva *et al.* (2004).

2.2. Calidad de la carne bovina y sus variables de interés.

Aunque la composición y la calidad de la dieta difieren significativamente entre países y regiones del mundo, la carne generalmente se considera un alimento central que, una vez consumida, asegura varios compuestos nutricionales necesarios para la correcta homeostasis (Macho-González *et al.*, 2020). La carne provee de proteínas de alto valor y es fuente de una amplia gama de micronutrientes y grasas en la dieta humana; además, es la que mayores valoraciones y apreciaciones alcanza en los mercados debido a que aporta a la dieta los aminoácidos esenciales que el organismo humano no es capaz de sintetizar (Celada & Sánchez-Muniz, 2016; León & Carrasco, 2012).

Sus principales componentes son agua (60-80%), proteína (16-25%) y grasa (1-30%). También tiene pequeñas cantidades de sustancias nitrogenadas no proteicas (aminoácidos libres; aproximadamente el 40% de ellos son esenciales, péptidos, creatina y nucleótidos.), carbohidratos, ácido láctico, vitaminas (tiamina, niacina, retinol, B6, B12 y D) y minerales (hierro hemo, zinc, potasio, selenio, sodio y cobalto). Sin embargo, todas estas proporciones varían dependiendo del animal, la edad, el sexo, la dieta y las áreas anatómicas analizadas (Dorado *et al.*, 1999). Un músculo se desarrolla en parte por respuesta a su entorno y en parte por respuesta a sus genes porque a nivel molecular, el ADN interactúa con señales de otros genes y del medio ambiente (Warner *et al.*, 2011). Por lo tanto, animales de distintas regiones geográficas producen carne con distinto valor nutricional (Delgado-Pando, 2012). Para ilustrar lo anterior, la tabla I muestra la variación en la composición nutricional de la carne de res en tres diferentes países.

Tabla 1. Composición nutricional de la carne de res en tres diferentes países*. Adaptado de Delgado-Pando (2012).

Compuesto nutricional	País		
	Estados Unidos	Reino Unido	España
Energía (kcal)	126	129	131
Proteína (g)	21.0	22.5	20.7
Grasa (g)	4.0	4.3	5.4
AGS (g)	1.4	1.7	2.2
AGMI (g)	1.6	1.9	2.5
AGPI (g)	0.2	0.2	0.2
Niacina (mg)	6.2	9.7	8.1
Tiamina (mg)	0.1	0.1	0.1
Vitamina B ₁₂ (mg)	1.5	2.0	2.0
Hierro (mg)	1.8	2.7	2.7
Zinc (mg)	3.9	4.1	3.8
Selenio (mg)	26.0	7.0	3.0
Sodio (mg)	54.0	63.0	61.0
Potasio (mg)	323.0	350	350.0

*Datos relativos a 100 g de carne comestible. AGS, AGMI, AGPI: ácidos grasos saturados, monoinsaturados y poliinsaturados.

La valoración comercial de la carne bovina tiene una doble dependencia de criterios cuantitativos (peso de la canal¹ y rendimiento) y de criterios cualitativos (ligados a la composición de la canal y a las características de los músculos). En particular, la calidad de la carne está definida por su composición química (valor nutricional) y por sus características organolépticas (valor sensorial) (Depetris, 2000; Ruíz *et al.*, 2022). Así mismo, la calidad de la carne incluye variables como la suavidad, color, jugosidad, sabor, aroma, composición y vida útil. Todas estas características se logran durante el proceso de producción que va desde la engorda del ganado hasta la comercialización de los productos obtenidos en la forma en que el consumidor los requiera (figura 2) (Gardón, 2015; Hale *et al.*, 2010; León & Carrasco, 2012).

Aún más, la evaluación de la calidad de la carne puede tener criterios objetivos y subjetivos. En los primeros, se utilizan equipos o instrumentos estandarizados tales como balanzas, espectrofotómetros, calorímetros, termómetros y potenciómetros que permiten medir y cuantificar los atributos de interés (evaluación de su composición o características químicas).

¹ La canal de res, también llamada carcasa, es la unidad primaria de la carne que resulta del animal una vez insensibilizado, desangrado, sin piel, sin vísceras, sin la cabeza, sin órganos genitales y sin extremidades (Luengo, 1995).

Mientras que los segundos están basados en los conocimientos y experiencias de personas debidamente entrenadas para evaluar la carne de forma sensorial (características organolépticas) y calificarla de acuerdo a parámetros como el grado de marmoleo² (figura 3), el grado de madurez, grado de rendimiento de la canal, entre otros. En ambos casos, existen metodologías y normas de evaluación con puntajes matemáticos, que, al ser aplicados, conllevan a una cuantificación parcial y total de la carne analizada. En general, una cantidad adecuada de marmoleado finamente disperso en una carne firme, de textura fina, brillante y de color rojo cereza es lo más deseable (Hale *et al.*, 2010; Téllez, 2005).

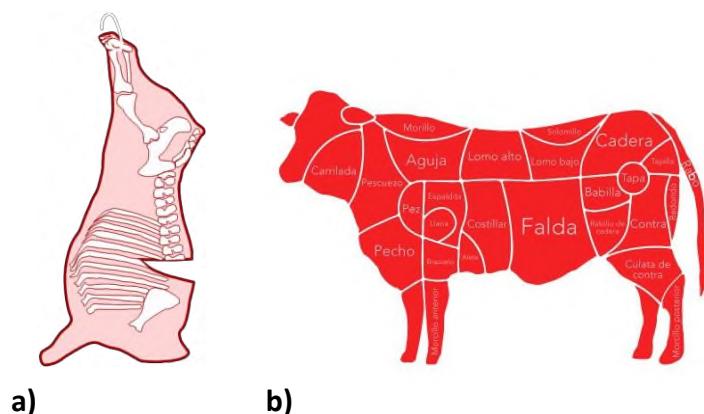


Figura 2. Canal y cortes de carne en un bovino. La carne de res se distribuye en medios y cuartos de canal (izquierda) desde los mataderos hasta los minoristas (carnicerías y supermercados) y son estos los encargados del despiece (derecha); el cual suele ser característico de cada país e incluso de cada región y su clasificación comercial depende fundamentalmente de las proporciones relativas de los músculos y de los depósitos de grasa que contiene, es decir, de su calidad (Cuñat, 2016; Depetris, 2000; Pardo, 2007; Salazar, 2022).

Debido a que la calidad de la carne es una característica de herencia poligénica la relación entre sus variables, las características biológicas del animal y los parámetros de evaluación es tan estrecha como compleja. A saber, la suavidad depende del grado de marmoleo (la grasa intramuscular rompe las membranas del tejido conjuntivo, interrumpiendo su participación en la estructura del músculo), la edad fisiológica del animal (mientras más joven es el animal, más suaves son sus fibras musculares), su nivel nutricional (la nutrición modula los receptores

² El marmoleado, marmóreo, marmoleo o veteado se define como la grasa intramuscular o tejido adiposo depositado entre el perimio que rodea los haces musculares, y es visible para el ojo humano como "manchas" de grasa. El marmoleado es una puntuación visual otorgada a un trozo de carne, mientras que la grasa intramuscular es el contenido de grasa medido químicamente, aunque los términos a menudo se usan indistintamente (Warner *et al.*, 2011).

hormonales y la expresión génica) y la proteólisis *post mortem* (actividad enzimática); la composición depende del peso de la canal, del nivel nutricional del animal, del grado de marmoleo y la grasa de cobertura³; la vida útil depende de la oxidación lipídica, del deterioro enzimático y la contaminación microbiana (la composición de la carne lo hace un producto altamente perecedero, ver tabla I); y así con las demás variables. Adicionalmente, todas las variables y características involucradas en la calidad de la carne están interrelacionadas. Por ejemplo, la jugosidad y la suavidad generalmente disminuyen a medida que aumenta la edad del animal, y el grado de marmoleo condiciona a ambas variables, al sabor y a su composición (Hale *et al.*, 2010; Warner *et al.*, 2011; Papuc *et al.*, 2017; Gardón, 2015).



Figura 3. Grados de calidad de la carne. Las normas públicas que regulan la calidad de la carne varían de acuerdo con la región geográfica en la que se encuentre, sin embargo, el grado de marmoleo es el principal determinante del correspondiente grado de calidad en países como Estados Unidos (USDA, 1989), Japón (JMGA, 1988) y Corea del Sur (APGS, 1995). El grado de calidad constituye una evaluación balanceada de factores que afectan la palatabilidad de la carne (Hale *et al.*, 2010).

Lo anterior pone de relieve que otros factores de igual importancia económica en la producción de ganado bovino como las características cuantitativas, de crecimiento y el peso de la canal están relacionadas con la calidad de la carne pero no necesariamente de forma positiva, de hecho, algunos de ellos se encuentran correlacionados de forma negativa como en el caso de la suavidad y las características de crecimiento (Warner *et al.*, 2011). Es así que en el desarrollo de programas

³ La grasa de cobertura o subcutánea es la medición del espesor de la grasa a tres cuartos del largo del ojo costal a partir de la columna vertebral (espesor de la grasa dorsal). Es la grasa ubicada en la parte exterior del músculo debajo de la piel y se puede eliminar de los cortes en venta. En la producción de ganado bovino, cómo reducir eficazmente la grasa subcutánea y aumentar la grasa intramuscular es un desafío constante (Forrest & Judge, 1994; Hale *et al.*, 2010).

de mejoramiento animal se debe tener en cuenta la interrelación de dichas variables, ya que cualquiera de ellas, sea física, química o biológica que se utilice como parámetro de selección podría limitar otras características de igual o mayor interés.

2.3. Razas bovinas especializadas en producción de carne.

La clasificación de razas bovinas responde a distintos criterios, estos pueden ser biológicos, geográficos, taxonómicos, productivos o de otro tipo, por lo que no existe una sola clasificación sino varias. Por ejemplo, algunas características usadas para identificar tipos biológicos de bovinos son la tasa de crecimiento, el tamaño del animal en la madurez y la edad a la que alcanzan la pubertad; mientras que la clasificación geográfica incluye razas británicas (de las islas británicas como Inglaterra y Escocia), continentales (de Europa continental como Francia, Alemania y España), americanas (de Estados Unidos) y Cebú (del continente asiático como India, Pakistán y China). Otra clasificación atiende a la subespecie y los divide en razas taurinas y Cebú o índico, mientras que su aptitud de producción origina dos categorías de animales, de carne y de leche (Bavera, 2011; Hansen, 2008).

Los bovinos pertenecen a la especie *Bos primigenius*, familia *Bovidae* y orden *Artiodactyla*. *Bos taurus* (bovino común) es la subespecie que habita en el mundo desde las proximidades de los trópicos hasta las cercanías de las capas de hielo polar, mientras que *Bos indicus* (bovino con joroba) es la subespecie que se halla entre los trópicos de la tierra. Estas dos subespecies son las más importantes productiva y económicamente hablando, y aparecen distribuidas por todo el mundo (Barioglio, 2006). Esto es importante porque de acuerdo con el lugar de origen de una raza se puede determinar la región o el país de exportación que, de acuerdo con sus pasturas, clima y geografía, permita la mayor expresión del potencial genético de la raza en cuestión. En otras palabras, la consolidación de una raza bovina en una región o un país está basada en sus fortalezas de adaptación y producción (Bavera, 2011).

Para ilustrar lo anterior, considérese que a mediados del siglo XX comenzó a introducirse el ganado Cebú en el continente americano, primero en Brasil y luego en Estados Unidos donde se trabaja selectivamente con razas productoras de carne, emprendiéndose así su expansión a casi todos los países de América tropical y subtropical. En general, algunas razas especializadas en la producción de carne son Chianina, Charolais, Limousin, Piedmontese, Salers, Maine-Anjou, Simmental, Angus, y Hereford (figura 4a). Estas dos últimas están clasificadas como razas

británicas, el resto como continentales y todas ellas como taurinas, es decir, pertenecen a la subespecie *Bos taurus*, por lo que son originarias de climas templados y fríos. Las razas Nellore, Indubrasil y Brahman (figura 4b) también se consideran razas especializadas en producción de carne, y a su vez, están clasificadas como cebuinas o índicas, de acuerdo a su subespecie (*Bos indicus*) (Bavera, 2011; UNC, 2019).

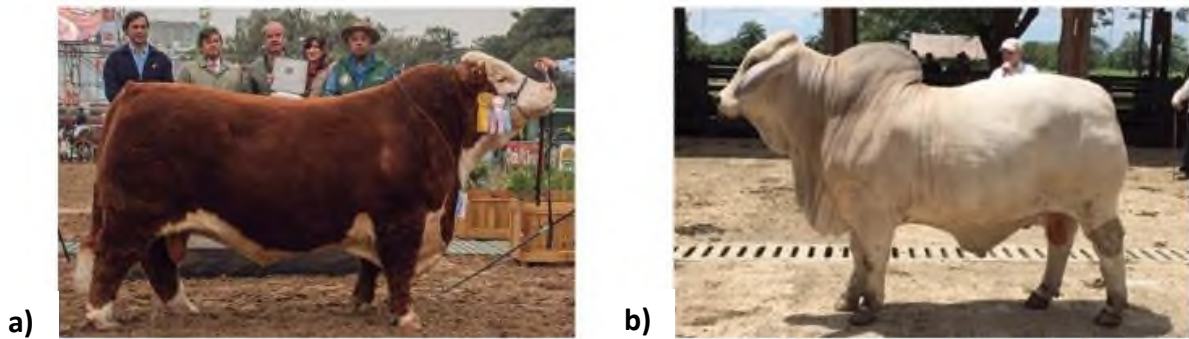


Figura 4. Machos de dos subespecies especializados en producción de carne. (a). Hereford. De acuerdo con la subespecie a la que pertenece y a su lugar de origen, se encuentra clasificado como raza taurina (*Bos taurus*) y británica (Bavera, 2011; Revista Hereford, 2017). **(b). Brahman.** Bovino perteneciente a la subespecie *Bos indicus*. Al ganado Cebú también se le conoce como ganado tropical debido a su lugar de origen. El atributo visible que lo diferencia del ganado taurino es la giba en la cruz, además su piel forma una gran papada y el prepucio y ombligo son pendulosos (Bavera, 2011; CG, 2017).

2.4. Ganado bovino para producción de carne en climas tropicales.

Las regiones tropicales están definidas por condiciones ambientales de clima húmedo y temperaturas altas y uniformes (18°C en el mes menos caliente), estas regiones se extienden hacia uno y otro lado del ecuador hasta los límites de los trópicos de Cáncer y de Capricornio, de ahí su nombre, tropical. En esos lugares, las lluvias son las que definen las estaciones, alternan periodos lluviosos y periodos secos, mientras que los suelos son considerados como pobres, producto de las altas temperaturas y la fuerte precipitación. Ejemplos de estas regiones son el sur de México, Centroamérica, parte de Sudamérica como Brasil, Venezuela, Colombia, la mayor parte de África, regiones de Asia como India, China, Vietnam y algunas partes de Australia (Vargas, 2002).

Si bien existen razas especializadas en la producción de carne, en realidad no podría considerarse que exista una raza superior entre bovinos, debido a que ningún grupo racial reúne todos los atributos que exigen el medio y el mercado (Carrazzoni, 1998). Por ejemplo, las razas europeas tienen altos potenciales para crecimiento y calidad de carne, pero tienen baja tolerancia a los

ataques de parásitos y temperaturas elevadas. Por otro lado, las razas cebuinas producen una carne menos tierna y de calidad regular, pero tienen una mayor adaptación a climas calurosos, húmedos y con alta incidencia de enfermedades y parásitos, además tienen buena capacidad para la conversión de pastos fibrosos y presentan una relación más baja entre los consumos de agua y alimento que las razas europeas; aunque su calidad carnicera es regular, su rendimiento es bueno. De aquí que, en zonas donde ninguna raza cumple todas las características deseadas, los cruzamientos que permiten mejoras en las características de interés productivo son aconsejables, si no imprescindibles (Bavera, 2011).

Así, en países con clima tropical el ganado se compone principalmente de las razas de *Bos indicus* y los cruces de razas de *Bos indicus* y *Bos taurus*. Al realizar estas cruces se espera potenciar el material genético para producir carne de mejor calidad otorgado por *Bos taurus* a la vez que se mantienen las ventajas de resistencia al medio ambiente de *Bos indicus* (González-Stagnaro *et al.*, 2011). La tabla II muestra las diferencias que existen en la calidad de la carne de distintas razas bovinas según su geografía; nótese cómo mejora la calidad de la carne en cruces de Brahman comparado con los puntajes de la raza índica.

En regiones tropicales también es común el manejo de sistemas de producción ganadera de doble propósito que tienen por objetivo producir y vender, leche y carne, a partir de los becerros destetados y las vacas de desecho (Granados *et al.*, 2018). Dicho sistema de producción bovina es una de las actividades pecuarias más extendidas en el área tropical de América Latina y permite, además, el uso eficiente tanto de las pasturas naturales como de las introducidas en grandes áreas de baja fertilidad, con condiciones climáticas fuertes, temperaturas medias anuales de 27°C o más, alta radiación, periodos de lluvias cortos o limitados y en donde hay déficit de agua, al menos en una parte del año (Botero & De la Ossa, 2003; Rangel *et al.*, 2017).

Tabla II. Diferencias en la calidad de la carne en distintas razas bovinas. Utilizando un ranking compuesto (MQ4), que incluye suavidad, jugosidad, sabor, palatabilidad; fuerza máxima de corte y marmoleo (expresado con el porcentaje de grasa intramuscular, IMF), las crías de razas británicas se posicionan en mejor lugar que las europeas e índicas. Adaptado de Freer (2003).

Genotipo	Ranking MQ4	Fuerza máxima de corte (kg)	Marmoleo IMF (%)
Raza británica	59	4.49	4.00
Raza continental	53	4.95	2.50
Raza índica	41	5.60	2.57
Cruzas de Brahman	50	5.15	2.90

2.5. Producción de carne bovina en el trópico mexicano.





Existen más de 1000 millones de cabezas de bovinos domésticos en el mundo, siendo los principales países criadores y exportadores Brasil, Estados Unidos, China, India, Argentina, México, Australia, Rusia y Francia (Barioglio, 2006; Boggiano, 2021). A nivel mundial, la producción anual de carne está proyectada para aumentar cerca de 150 millones de toneladas en tres décadas, de 218 millones de toneladas en 1997-1999 a 367 millones de toneladas en 2027-2030 (OECD/FAO, 2019).

Tan sólo en México, la Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, a través del Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP, 2020), informó que en 2019 la producción de carne bovina alcanzó un máximo histórico de 2 millones de toneladas, lo que representó una producción 2.4% mayor con respecto a 2018 y señaló que este crecimiento se debe, en parte, al resultado de las acciones emprendidas en los últimos años enfocadas al repoblamiento ganadero, mejoramiento genético y mejores sistemas de trazabilidad, mediante incentivos productivos gubernamentales. Las exportaciones de carne de res en el mismo año sumaron 252 mil toneladas, representando un 14.3% mayor respecto al año previo, alcanzando, también, un máximo histórico. Los principales países destino de estas exportaciones fueron Estados Unidos, Japón y Corea. Finalmente, se pronosticó que para 2020 la producción nacional de carne bovina en México alcanzaría las 2.1 millones de toneladas y las exportaciones se elevarían a 257 mil toneladas. En cifras más recientes, durante el quinto mes de 2022, el comercio exterior del cárnico mexicano incrementó en ambos flujos respecto al mes anterior. En el caso de las exportaciones el aumento fue de 12.4% y los envíos a Estados Unidos y Japón fueron los más significativos, en tanto que las importaciones resultaron superiores en un 18.6% (SIAP, 2022).

México dispone de un censo bovino que supera los 32 millones de cabezas y el sistema de doble propósito abarca entre el 51-67% de los productores localizados en áreas tropicales de las diferentes regiones que van desde el Golfo hasta el Pacífico (Rangel *et al.*, 2017). El trópico mexicano ha mantenido su relevancia en la producción bovina nacional desde hace muchos años ya que constituye la principal fuente de abasto de carne vacuna al mercado del país, así como una potencial fuente para la producción de leche (IMTA, 1989). Particularmente, las regiones ganaderas tropicales se distinguen por aportar el 46% de la carne de ganado bovino que se consume en el país y concentrar el 45% del inventario bovino nacional (Martínez *et al.*, 2015).

es cruce de Hereford, Shorthorn y Cebú; Charolais y su cruce con Cebú para obtener Charbray; Simmental utilizado para la producción de carne y leche; Angus aunque también se obtiene la cruce de éste y Brahman llamada Brangus; Santa Gertrudis, que es la cruce entre el Cebú y Shorthorn; Hereford, Limousin, Brahman y Belgian Blue (CG, 2018; SIAP, 2016). La tabla III ilustra algunas de estas cruces.

Tabla III. Razas obtenidas por cruces de razas de *Bos taurus* y *Bos indicus*. Las cruces se realizan para combinar las ventajas productivas en calidad de carne de *Bos taurus* con las ventajas de resistencia a las condiciones tropicales de *Bos indicus* (elaborado con información de CG, 2018).

Raza	Parentales	Imagen
Beefmaster	Hereford, Shorthorn y Cebú	
Charbray	Charolais y Cebú	
Brangus	Angus y Cebú	
Santa Gertrudis	Shorthorn y Cebú	

Los programas de cría de ganado en el trópico mexicano han tenido mucho éxito en aumentar la cantidad y la eficiencia de la producción de carne, sin embargo, en países con clima tropical, una vez alcanzada la meta productiva, el objetivo consiste en aumentar la calidad de la carne. Es así como, los objetivos de mejoramiento están cambiando de la selección de rasgos de alto

rendimiento hacia la selección de rasgos de mayor calidad de carne (González-Stagnaro *et al.*, 2011; Simm *et al.*, 2009).

Se sabe que los caracteres que determinan la calidad de la carne son mayoritariamente de herencia cuantitativa, eso significa que actúan en su determinación muchos genes con efecto individual pequeño (poligenia). La mayoría de ellos son difíciles de medir y requieren el sacrificio del animal, además su medición es costosa y se realiza a edad adulta. Por ello, la tendencia actual es estudiar los genes que, por su función o posición en el genoma, podrían tener efecto en la determinación de la característica deseada, con el propósito de desarrollar marcadores moleculares que puedan asistir a la selección (Branda *et al.*, 2011).

2.6. El genoma bovino.

En 2009, dos consorcios científicos internacionales, integrados por más de 300 investigadores de 25 países terminaron el secuenciado del genoma bovino; un proyecto que duró seis años (Rivera, 2009). El bovino fue el primer animal de interés ganadero en secuenciarse; se trató de una hembra de la raza Hereford (*Bos taurus*) llamada L1 Dominette 01449 (Pedraz, 2009). Esta raza, originaria de Inglaterra, es una de las más importantes en producción de carne (figura 4a). La elección del bovino para el proyecto se basó en que este animal es de gran importancia en aspectos como estudios de trayectoria evolutiva, desarrollo de biofármacos, contribución a la producción ganadera, y el abastecimiento de alimento y abrigo al hombre. Los genes bovinos son los encargados de la expresión, regulación e interacción de las proteínas producidas, las cuales, además de regir la producción y reproducción animal, constituyen parte de la alimentación humana (Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium *et al.*, 2009).

Dicho proyecto concluyó que el genoma bovino consta de, al menos, 2 870 millones de pares de bases (Mpb), alberga 22 mil genes y está constituido por 30 pares de cromosomas: 29 pares de autosomas y un par de cromosomas sexuales. Con esta información se creó el primer mapa genético del bovino que representa y ubica físicamente los genes y secuencias a lo largo del genoma. Sin embargo, la limitante de ese primer mapa fue que sólo utilizó individuos de la misma raza y subespecie. Recientemente han habido esfuerzos para actualizar el mapa obtenido a través de la secuenciación de genomas de bovinos de otras razas (Carvajal *et al.*, 2021).

Con el conocimiento de la secuencia completa del genoma bovino, se esperaba obtener información de un mayor número de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs), importantes

para la detección de loci de características cuantitativas (QTLs). En el principio se estimó que en el genoma total del bovino estarían presentes cerca de 2 millones de polimorfismos de esta naturaleza, lo que permitiría afinar el estudio de genes (Ortega & García, 2011). En los últimos veinte años el número de genomas completos de muchas otras especies han sido secuenciados y depositados en bases de datos. Esta abundancia de información se ha presentado también en secuencias de ARN, de proteínas y en la publicación de artículos de investigación (Laos & Benner, 2016).

A partir de la secuenciación del genoma bovino y la integración de mapas genéticos se desarrolló la selección genómica, la cual ha impactado fuertemente el nivel productivo de los animales al aumentar la exactitud de las evaluaciones de los programas de mejoramiento. Esto debido a que durante los últimos 20 años los avances tecnológicos en biología molecular y bioinformática han hecho posible elucidar funciones fisiológicas complejas a nivel de genes. Desde hace poco, los programas de mejoramiento han comenzado a basarse fuertemente en elementos de genética cuantitativa, biotecnologías reproductivas como la inseminación artificial y la transferencia de embriones, así como en el desarrollo de algunas herramientas para el manejo automatizado de datos en la industria. Recordemos que el potencial productivo de un animal depende de la información genética que porta. Hay animales más o menos productivos dependiendo de las condiciones ambientales y de su habilidad de adaptarse a ellas, pero en general, todas las características del individuo dependen de su información genética (Carvajal *et al.*, 2021).

2.7. Marcadores moleculares como indicadores de la calidad de carne bovina.

Los marcadores moleculares de ADN son fragmentos de dicho material cuya expresión permite detectar fácilmente un efecto cuantificable u observable (característica fenotípica). Este tipo de marcadores pueden evaluarse desde que los individuos están en sus primeros estadios de desarrollo, y se pueden estudiar usando tejidos con muestreos de poca invasión como los leucocitos de la sangre (Solís & Andrade, 2005). Algunos ejemplos de marcadores moleculares de ADN son los fragmentos de restricción de longitud polimórfica (RFLP) que se identifican usando enzimas de restricción; los microsatélites y minisatélites que consisten en tramos de ADN de unos cuantos nucleótidos de longitud (2-6 y 10-100 pares de bases) que se repiten varias veces en tándem; y los SNPs que son variaciones de un solo nucleótido que no cambian la longitud total de la secuencia de ADN y tienen el potencial de detectar la variación genética funcional.

Actualmente se considera a los SNPs como marcadores de relativa facilidad de implementación y muy informativos; de hecho existen varias pruebas comerciales que identifican variantes favorables (FAO, 2010; Parra-Bracamonte *et al.*, 2011).

Cualquiera que sea el tipo de polimorfismo que contenga el genoma del individuo, cada una de sus variantes se denominan alelos. Estos son cada una de las versiones del gen y se encuentran en la misma posición dentro de los cromosomas homólogos. Si los dos alelos son idénticos, el individuo es homocigoto para ese gen y si son diferentes, el individuo es heterocigoto (Carvajal *et al.*, 2021; NHGRI, 2022a). Los progresos realizados en biología molecular en las últimas décadas permitieron importantes avances en la identificación de esas variaciones genéticas a nivel de ADN, ofreciendo la posibilidad de seleccionar reproductores mediante la identificación de polimorfismos asociados a fenotipos de interés productivo como la calidad de la carne. Los marcadores moleculares han sido utilizados como un importante criterio de selección, especialmente para aquellas características de difícil medición o de manifestación tardía como la grasa de cobertura, la suavidad o el grado de marmoleo (Piñeira *et al.*, 2012).

2.7.1. Genes.

Desde hace años se han reportado distintos genes, polimorfismos e incluso regiones genómicas que han sido estudiados y asociados con la calidad de la carne en ganado bovino. Hasta el 2009, algunos de dichos genes fueron: el gen que codifica la calpaína (CAPN) específicamente la μ -CAPN y su inhibidor específico, la calpastatina (CAST) (figura 6), estas son proteasas relacionadas directamente con el proceso de degradación de fibras musculares *post mortem* que favorece la suavidad de la carne (Teira *et al.*, 2006); el gen codificante de la tiroglobulina (TG), los genes de la hormona de crecimiento (GH), el factor de crecimiento semejante a insulina tipo 1 (IGF-1) y el gen de la leptina (LEP) que regulan la ingesta del alimento, crecimiento y distribución de energía; y que están involucrados en el proceso del marmoleo (Barendse *et al.*, 2004; Sherman *et al.*, 2008). Otro gen de interés en la calidad de carne de ganado bovino es el de la miostatina (MSTN), la cual es un regulador extracelular negativo que se expresa durante el desarrollo del músculo, ocasionando la condición de doble musculatura (Kambadur *et al.*, 1997).

2.7.2. SNPs.

También se han localizado polimorfismos en los genes mencionados anteriormente, los cuales se resumen en la tabla IV. En 2002 se identificó una transición de citocina (C) a timina (T) que codifica

un cambio de aminoácido de una arginina (Arg) a una cisteína (Cys) en el exón 2 del gen de la LEP. El alelo T se asoció con canales más grasos y el alelo C con canales más magros. Las frecuencias de los alelos indicaron que las razas británicas (Angus y Hereford) tienen una mayor frecuencia del alelo T mientras que las razas continentales (Charolais y Simmental, tienen una mayor incidencia del alelo C (Buchanan *et al.*, 2002).

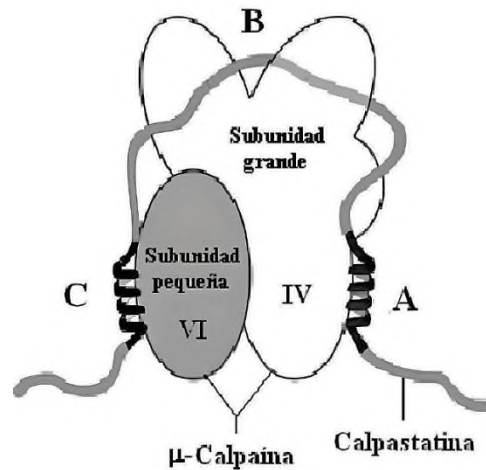


Figura 6. Interacción entre CAST y μ-CAPN. Dos subunidades conforman la μ-CAPN. Los dominios IV y VI de μ-CAPN están en contacto con los subdominios A y C de CAST, respectivamente. Mientras que el subdominio B de CAST interactúa con los dominios I y II de μ-calpaína (Motter *et al.*, 2009).

Entre los genes de la suavidad, el CAPN1 que transcribe para la subunidad mayor de las μ-CAPN (figura 6) ha reportado tres SNPs: CAPN1-316 ubicado en el exón 9, CAPN1-530 en el exón 14 y CAPN1-4751 localizado en el intrón 17. El CAPN1-316 es una transversión de C a guanina (G), donde el alelo C codifica para el aminoácido alanina (Ala) y el alelo G codifica para glicina (Gly); CAPN1-530 es una transición de adenina (A) a G, donde el alelo A codifica para el aminoácido isoleucina (Ile) y el alelo G codifica para valina (Val); y CAPN1-4751 es una transición de C a T. En CAPN1-316 y CAPN1-4751, el alelo C está positivamente asociado con la suavidad de la carne en razas de *Bos taurus*, mientras que en CAPN1-530 el alelo favorable es el G. El alelo C del marcador CAPN1-4751 también ha sido asociado con un mayor sabor de carne en razas de *Bos indicus*. Este marcador puede utilizarse en ganado bovino de las subespecies *Bos taurus*, *Bos indicus* y descendencia cruzada, mientras que los marcadores CAPN1-316 y CAPN1-530 son mayormente útiles en poblaciones con un alto porcentaje de antecedentes de *Bos taurus* (Casas *et al.*, 2006; Page *et al.*, 2004; White *et al.*, 2005).

Tabla IV. SNPs en genes relacionados con la calidad de la carne en ganado bovino. Sólo se incluye información reportada antes del año 2009 sobre algunos genes y SNPs asociados con la calidad de la carne.

Gen	Mutación		Asociaciones ²	Cita
	Nucleotídica	Aminoacídica		
LEP	C/T	Arg/Cys	Grasa de la canal	(Buchanan <i>et al.</i> , 2002)
CAPN1	C/G	Ala/Gly	Suavidad	(Page <i>et al.</i> , 2004; White <i>et al.</i> , 2005)
	A/G	Ile/Val		
	C/T	NA ¹	Suavidad y sabor	(Casas <i>et al.</i> , 2006; White <i>et al.</i> , 2005)
CAST	C/G		Suavidad	(Schenkel <i>et al.</i> , 2006)
	G/A		Suavidad y sabor	(Barendse, 2002; Casas <i>et al.</i> , 2006).
TG	C/T		MS, BFT y LMA	(Barendse <i>et al.</i> , 2004; Casas <i>et al.</i> , 2005; Thaller <i>et al.</i> , 2003; Wood <i>et al.</i> , 2006)
	G/C		MS	(Gan <i>et al.</i> , 2008)
	G/A			
	C/T			
	A/C			
GH	C/G	Leu/Val	Carne en la canal	(Grochowska <i>et al.</i> , 2001; Yao <i>et al.</i> , 1996)
GHR	A/G	-----	DL	(Di Stasio <i>et al.</i> , 2005)
MSTN	A/C	Leu/Phe	BFT, IMF y grasa en la canal	(Esmailzadeh <i>et al.</i> , 2008)

¹NA: No aplica, es el caso de mutaciones intrónicas o en las 3' y 5'UTR.

²Por sus siglas en inglés, BFT: espesor de la grasa dorsal (véase definición de grasa subcutánea), DL: Pérdidas por goteo [se refiere a la solución roja acuosa de proteínas que emerge por encima de la superficie del corte muscular y que se pierde de la carne fresca en un periodo de tiempo (horas o días) sin ninguna fuerza mecánica adicional excepto la gravedad. La pérdida de agua en la carne es importante debido a que muchas de sus propiedades físicas (color y textura en carne cruda) y de aceptación (jugosidad y blandura en carne cocida) dependen de su capacidad para no perder dicha agua (capacidad de retención de agua) (Huff-Lonergan, 2009; Morón-Fuenmayor & Zamorano-García, 2004)], IMF: grasa intramuscular, LMA: área del músculo del lomo [Es el número de pulgadas cuadradas en una sección transversal del músculo *longissimus dorsi* (ojo del lomo). Se mide cortando el lomo entre las costillas 10 y 11 y midiendo el área de la superficie cortada del músculo. Por lo general, es un término utilizado para describir la cantidad de músculo en el animal (Nash, 2017)], MS: grado de marmoleo

En el gen CAST, el marcador CAST_1 es una transversión de C a G en el intrón 5. En esta, el alelo C está relacionado con una producción de carne más tierna (Schenkel *et al.*, 2006). Otro polimorfismo es el denominado CAST_2959 que se ubica en la región no traducida 3' (3' UTR, por sus siglas en inglés) del gen y se trata de una transición de G a A. En este, el alelo A está asociado positivamente a la suavidad y sabor de la carne en cruza de *Bos taurus* con *Bos indicus* (Barendse, 2002; Casas *et al.*, 2006).

En la TG se han reportado SNPs en las regiones no traducibles 5' (5'UTR, por sus siglas en inglés) y 3' UTR del gen. En la 5' UTR se identificó un SNP denominado TG5. Se trata de una transición de C a T que originan los alelos 2 y 3, respectivamente, en el que la presencia del alelo 3 es favorable para el grado de marmoleo en diferentes poblaciones bovinas de *Bos taurus* y *Bos indicus* (Barendse *et al.*, 2004; Thaller *et al.*, 2003; Wood *et al.*, 2006). Además el homocigoto del alelo favorable (TT) ha sido asociado con valores más altos de espesor de grasa dorsal y área del músculo del lomo en *Bos indicus* comparado con los heterocigotos (Casas *et al.*, 2005). Por otro lado, en la 3' UTR del gen TG se identificaron cuatro SNPs que estaban en completo ligamiento: una transversión de G a C, una transición de G a A, una transición de C a T y una transversión de A a C, identificadas como G133C, G156A, C220T y A506C; para todos ellos el alelo mutante ha sido asociado a grados de marmoleo más altos en diferentes razas de *Bos taurus* (Gan *et al.*, 2008).

En el gen GH, el polimorfismo ubicado en la posición nucleotídica 2141 y aminoacídica 127 del exón 5 es de los más estudiados. Este SNP es una transversión de C a G que produce una sustitución de leucina (Leu) a Val, (codón CTG a GTG) y se puede caracterizar usando la enzima de restricción *AluI*. El polimorfismo se ha asociado con un mayor peso de la canal y cantidad de carne en la canal en frisonas polacas (raza bovina especializada en la producción lechera), y un mayor peso vivo en razas productoras de carne nativas de Portugal (Cravador *et al.*, 2001; Grochowska *et al.*, 2001; Yao *et al.*, 1996).

Junto con el gen GH, el gen IGF-1, son reguladores importantes del conocido eje GH-IGF-1 (figura 7). La hormona IGF-1 regula el crecimiento y metabolismo celular y se ha asociado a una mayor eficiencia alimenticia en bovinos y a una serie de rasgos importantes en el ganado bovino, incluidos el consumo de alimento residual, la grasa de la canal, la ganancia diaria promedio, el peso vivo y el peso de la canal (Bishop *et al.*, 1989; Stick *et al.*, 1998; Wood *et al.*, 2004). De los polimorfismos identificados en este gen, la transición de T a C en la región promotora 5', también llamada RFLP-*SnaBI* genera los alelos A y B que producen una concentración sérica más alta y baja de IGF-1 en la sangre, respectivamente. El alelo B se ha asociado significativamente a una mayor ganancia de peso en ganado Angus y cruza de Charolais y cebú (Ge *et al.*, 2001; Pereira *et al.*, 2005).

Si bien las asociaciones anteriores no son con la calidad de la carne, la interacción y la relación que existe entre los genes IGF-1 y GH, han posicionado al primero como un muy prometedor gen

candidato, caso similar con el receptor de la hormona del crecimiento (GHR). La GH ejerce sus efectos sobre el crecimiento y el metabolismo al interactuar con su receptor específico (GHR) en la superficie de las células diana (figura 7). De esta forma se identificó la transición de A a G en la posición 257 del exón 10 del gen GHR, cuyo alelo A fue asociado con valores más altos de pérdidas por goteo en ganado Piedmontese (Di Stasio *et al.*, 2005).

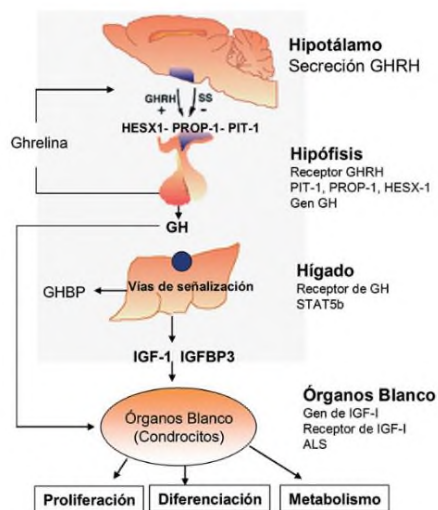


Figura 7. Eje GH-IGF-1. La regulación de la secreción de GH inicia en la corteza cerebral que modula la secreción hipotalámica de GHRH. La secreción de GH por los somatotrofos de la hipófisis estimula la producción de IGF-1 por el hígado y otros tejidos. La IGF-1 tiene funciones paracrinias y autocrinias, y está bajo el control no sólo de GH, sino de otros factores, en especial nutricionales (Hernández y Cassoria, 2009).

Finalmente, un SNP del gen MSTN consiste en una transversión de C a A que causa la sustitución de aminoácidos de Leu a fenilalanina (Phe) en el exón I, originando los alelos A y C (Dunner *et al.*, 2003). Dicha mutación se ha asociado a mayor peso de la carne, menor espesor de la grasa dorsal, menor porcentaje de grasa intramuscular, y menor peso total de grasa en la canal en cruza de *Bos taurus* (Esmailzadeh *et al.*, 2008).

2.7.3. QTLs

La identificación de más genes relacionados con la calidad de la carne en ganado depende del cartografiado de QTLs, lo cual a su vez depende de la disponibilidad de marcadores moleculares relacionados con la característica a evaluar. Ocasionalmente, la información clave relativa a una función génica proviene de una fuente inesperada como ocurrió con el gen MSTN, cuya función se observó inicialmente en ratones y más tarde se localizó en los bovinos en la región cromosómica donde previamente se había cartografiado el gen de doble musculatura. Hasta la

fecha, existen pocos ejemplos de identificación de genes relacionados con la calidad de la carne en ganado bovino a partir del estudio y cartografiado de QTLs, sin embargo, esta estrategia no deja de ser importante en la búsqueda de genes y la identificación de su función (FAO, 2010).

Los QTLs se asocian con la variación de un rasgo cuantitativo en el fenotipo de una población de individuos, se mapean identificando qué marcadores moleculares se correlacionan con el rasgo observado y a menudo, son el primer paso para identificar y secuenciar los genes reales que causan dicha variación (Miles & Wayne, 2008). La tabla V muestra algunos QTLs reportados antes del año 2009 asociados con la calidad de la carne bovina. La importancia del uso de marcadores moleculares para identificar y caracterizar al ganado, previo a su uso o descarte en los programas de mejoramiento genético reside en que, la medición objetiva de la producción de los animales sirve para hacer evaluaciones de ellos en la etapa de selección pero, debido a que muchas de estas características son difíciles o imposibles de medir en el animal vivo, deben ser evaluadas por métodos indirectos (Montaldo & Barría, 1998).

Tabla V. QTLs asociados con la calidad de carne bovina. Sólo se incluyen algunos de los QTLs reportados antes del año 2009. Elaborado con información de Cattle QTL database, 2022 (<https://www.animalgenome.org/QTLdb/cattle/>).

QTL ID	BTA ¹	Rango (Mpb) ²	Variable asociada	Medición ³	Gen Asociado ⁴	Cita
11692	2	3.30-3.50	Composición	IMF	MSTN	(Esmailzadeh <i>et al.</i> , 2008)
1394	19	70-78			PRNP	(Taylor <i>et al.</i> , 1998)
4822	7	85.32-116.6	Sabor	Sabor	NC	(Gutiérrez-Gil <i>et al.</i> , 2008)
4856	2	3.86-6.04				(Alexander <i>et al.</i> , 2007)
4838	16	54.07-80.00				Jugosidad
4827	10	97.18-103.4	Aroma	Olor		(Gutiérrez-Gil <i>et al.</i> , 2008)
4836	15	31.21-48.21	Suavidad	MFI		

¹BTA: Autosoma de *Bos taurus*, por sus siglas en inglés.

²Mpb: Millones de pares de bases.

³IMF: grasa intramuscular, MFI: Índice de fragmentación miofibrilar [medida bioquímica de la suavidad de la carne predicha por la absorbancia. Valores bajos indican carne dura y valores altos indican carne tierna (Burrow *et al.*, 2001)].

⁴Los nombres de los genes fueron actualizados de acuerdo con NCBI, 2022. NC: No contiene.

Los esfuerzos para mejorar la calidad de la carne han sido enfocados, primeramente, en comprender qué genes, polimorfismos y QTLs están asociados con estas características en ganado

que produce este tipo de carne (ganado especializado para la producción de carne) el cual es mayormente *Bos taurus*. Sin embargo, los resultados de asociación de los marcadores moleculares obtenidos en esas poblaciones no pueden ser aplicados directamente a las poblaciones *Bos indicus* o sus cruzas con *Bos taurus* ya que los efectos de sustitución alélica son específicos para cada población y del ambiente que ocupan. Las cruzas de *Bos taurus* con *Bos indicus* han generado una gran cantidad de grupos genéticos, lo que ha dado lugar a una gran variabilidad en la calidad de la carne. Por esta razón, es necesario realizar estudios de marcadores moleculares en razas específicas de regiones tropicales si lo que se desea es tener un mayor control sobre la calidad de la carne producida en dichas regiones (González-Stagnaro *et al.*, 2011; Luchiari-Filho, 1998; Vittori *et al.*, 2006).

2.8. Revisiones y revisiones sistemáticas.

Cada año se agregan a las filas de las bases de datos más artículos, y difícilmente toda esta información ha sido leída, analizada o relacionada con otras publicaciones en un mismo documento. Dada la gran cantidad de literatura, los investigadores han desarrollado metodologías de revisión para compilar los estudios científicos dentro de un área específica (Fernández-Sánchez *et al.*, 2020). Existen diferentes tipos de revisiones según su grado de procesamiento de la información y el rigor en sus estructuras metodológicas (Grant & Booth, 2009).

Las revisiones sistemáticas, particularmente, son investigaciones científicas en las cuales la unidad de análisis son los estudios originales primarios. Constituyen una herramienta esencial para sintetizar la información científica disponible, incrementar la validez de las conclusiones de estudios individuales e identificar áreas de incertidumbre donde sea necesario realizar investigación; contienen una síntesis concisa, actualizada y rigurosa sobre la mejor evidencia disponible en la materia o tema a tratar (Ferreira *et al.*, 2011). La ciencia de una revisión sistemática consiste en que esta intenta recopilar toda la evidencia empírica que se ajuste a los criterios de elegibilidad especificados previamente para responder a una pregunta de investigación específica. Utiliza métodos explícitos y sistemáticos que se seleccionan para minimizar el sesgo, proporcionando así resultados fiables a partir de los cuales se pueden obtener conclusiones y tomar decisiones (Grant & Booth, 2009; Liberati *et al.*, 2009).

Las revisiones que no siguen un proceso sistemático se denominan revisiones narrativas o simplemente revisiones, y no se les puede considerar un proceso formal de investigación, sino únicamente un formato de literatura científica basada sobre todo en opinión (Ferreira *et al.*, 2011). Debido a su naturaleza, cualquier conclusión a la que éstas puedan llegar está abierta al sesgo por la posibilidad de omitir, quizás sin darse cuenta, secciones significativas de la literatura o por no cuestionar la validez de las declaraciones realizadas. Además, los autores solo pueden seleccionar literatura que respalde su visión del mundo, lo que otorga una credibilidad indebida a una hipótesis preferida (Grant & Booth, 2009). Por otro lado, aunque la revisión sistemática es una herramienta de síntesis de información, no siempre es posible presentar resumidamente los resultados de los estudios primarios. Cuando estos no se combinan estadísticamente, la revisión se denomina revisión sistemática cualitativa. En cambio, la revisión sistemática cuantitativa, también llamada metaanálisis, es una revisión sistemática que usa métodos estadísticos para combinar los resultados de dos o más estudios (Ferreira *et al.*, 2011).

Los artículos de revisión han sido la herramienta y el pilar para la actualización del conocimiento científico durante mucho tiempo. De hecho, desde 2006, las revisiones ocupan un lugar destacado entre los artículos más buscados en las bases de datos, lo que sugiere que hoy en día también se valora la oportunidad de acceder a la evidencia ya sintetizada para informar la práctica (Grant & Booth, 2009). Sin embargo, debido a la gran cantidad de información valiosa y de primera mano que se encuentra en las bases de datos, hoy en día más que revisiones se necesitan revisiones sistemáticas, cuya rigurosidad metodológica y búsqueda exhaustiva permita una actualización de conocimiento o la consolidación del mismo, con el menor sesgo posible.

3. Justificación.

La importancia productiva y económica que representa la ganadería en regiones tropicales del mundo y en particular, en la Cuenca del Papaloapan en México, así como las nuevas demandas en el mercado de la carne, han llevado a que los objetivos de mejoramiento cambien de apuntar a rasgos de alto rendimiento hacia la selección de rasgos de mayor calidad de carne. Son múltiples los trabajos que se han realizado y continúan realizándose para identificar y caracterizar genes, SNPs y QTLs que ayuden a generar marcadores moleculares comerciales relacionados con la mejora de la calidad de carne en ganado bovino y, aunque se cuenta con mucha información disponible en distintas bases de datos públicas desde hace años, no existe un consenso de dicha información ni relaciones entre estudios independientes.

Debido a que la mayoría de los marcadores moleculares se estudian en poblaciones de *Bos taurus* es importante investigar aquellos que han sido validados en BRT para agregarlos a los programas de mejoramiento. En general, los programas de cría de BRT están limitados por los costos, las dificultades técnicas, la mano de obra especializada y la implementación de tecnologías, por lo que la información en el uso de marcadores moleculares específicos de raza o subespecie que guíen las decisiones en los programas de mejoramiento es un principio fundamental para la mejora de la calidad de la carne. La síntesis concisa, actualizada y rigurosa de información científica disponible en el tema de la poligenia de la calidad de la carne bovina, que iguale las condiciones de experimentación con las de la Cuenca del Papaloapan, permitirán crear un catálogo de genes, SNPs y QTLs de interés para los productores de carne en la región, hacerles sugerencias sobre los sistemas de cruzamiento para la mejora de la calidad de la carne y la caracterización genética de su ganado.

Además, los mismos productos de esta investigación servirán de referencia a futuras investigaciones experimentales, sugiriendo hipótesis para trabajos en los que se busque identificar con herramientas moleculares genes, SNPs o QTLs ya reportados en la literatura; promoverá el interés en nuevas líneas de investigación una vez determinado cuáles ya han sido trabajadas antes; actualizará los sistemas de investigación presentando las estrategias más novedosas en el estudio de genes, SNPs y QTLs en otras regiones del mundo; además de informar la situación actual de este campo y tema de estudio.

4. Pregunta de investigación.

¿Cuántos y cuáles genes, SNPs y QTLs bovinos han sido asociados con la calidad de la carne en BRT entre los años 2009 y 2021?

5. Objetivos.

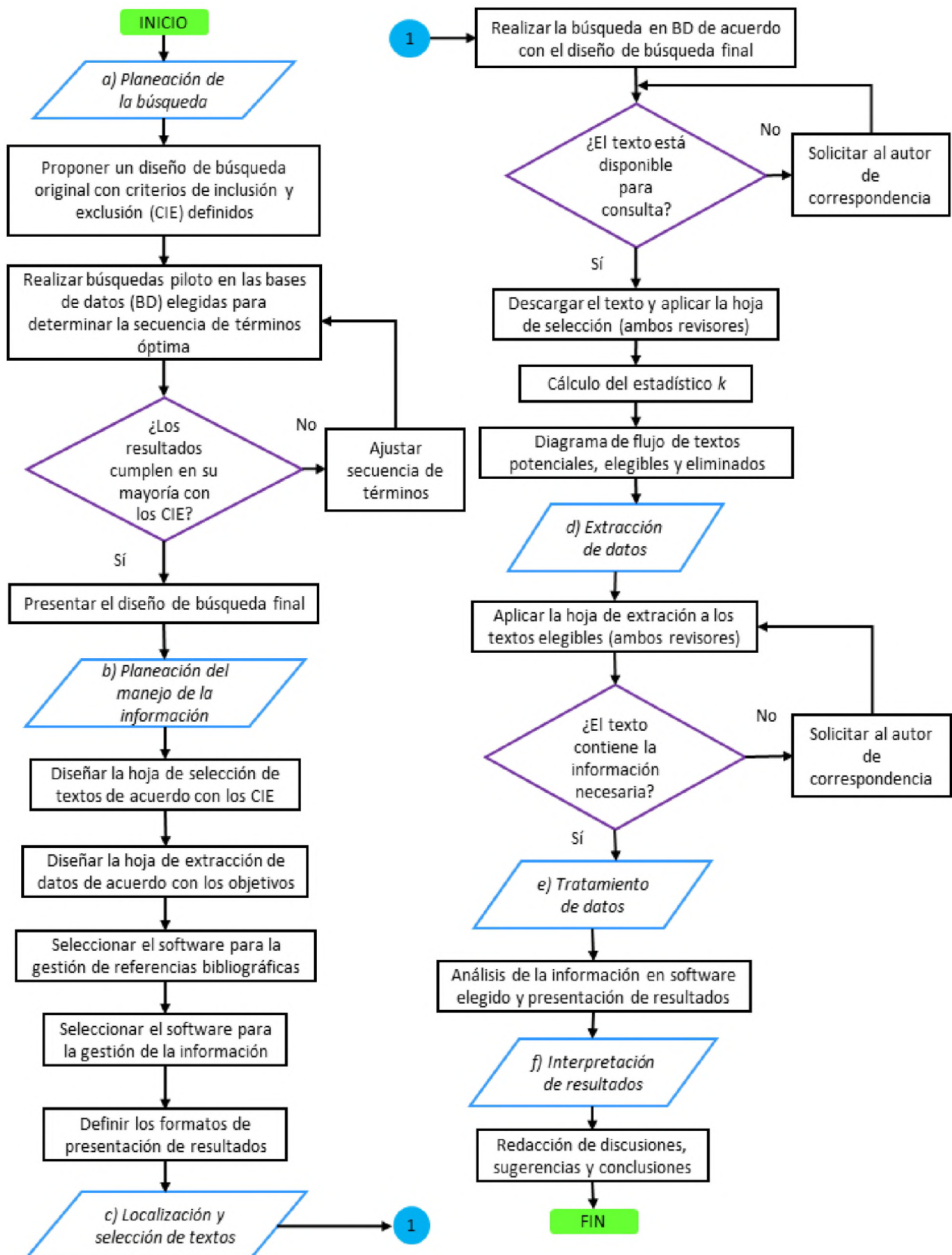
5.1. Objetivo general.

1. Determinar la fracción de genes, SNPs y QTLs bovinos reportados entre los años 2009-2021 en las bases de datos PubMed y Scielo que hayan sido asociados con la calidad de la carne en BRT.

5.2 Objetivos específicos.

1. Identificar la variable o variables de la calidad de la carne a la cual están asociados los genes, SNPs y QTLs en BRT de los textos elegibles.
2. Describir la condición genética bajo la cual los genes, SNPs y QTLs bovinos asociados con la calidad de la carne en BRT de los textos elegibles favorecen dicha característica.
3. Reportar las estrategias más utilizadas en el estudio de genes, SNPs y QTLs bovinos asociados con la calidad de la carne en BRT de los textos elegibles.
4. Identificar los genes, SNPs y QTLs bovinos asociados con la calidad de la carne BRT que hayan sido asociados con otras variables de interés productivo.

6. Diagrama experimental.



7. Metodología.

La revisión sistemática atendió la lista de verificación PRISMA proporcionada por Liberati *et al.* (2009), además de las recomendaciones mencionadas por Fernández-Sánchez *et al.* (2020), Ferreira *et al.* (2011), y Velásquez (2015). También se apoyó de otros recursos como la estrategia PICOS en el establecimiento de la pregunta de investigación (Landa-Ramírez & Arredondo-Pantaleón, 2014; Methley *et al.*, 2014), cálculos del estadístico kappa (k) para medir el grado de acuerdo entre revisores más allá de lo esperado por el azar (Abraira, 2001; Gómez-Ortega & Amaya-Rey, 2013) y pilotajes de prueba para verificar los criterios en la extracción de datos y garantizar la obtención de información útil que ayude a responder la pregunta de investigación (Long, 2014). La estrategia metodológica consistió de seis etapas, cada una de ellas con distintas fases que se describen a detalle en la [sección 6](#). Brevemente, la etapa α , incluyó la definición de la pregunta de investigación, los criterios de inclusión y exclusión de los textos, la población específica y el contexto, así como la exposición de interés (tratamiento), eventos de interés, los tipos de textos a considerar, las bases de datos a utilizar, la definición de palabras clave y la secuencia de términos de búsqueda (*string*).

7.1. Pregunta de investigación.

La pregunta general de la revisión sistemática quedó establecida con ayuda de la estrategia PICOS en su modalidad PIOS (Landa-Ramírez & Arredondo-Pantaleón, 2014), en ella, la población fue el ganado bovino (subespecies *Bos taurus*, *Bos indicus* y cruza), la intervención de interés fue la búsqueda, identificación o caracterización de genes, SNPs o QTLs relacionados con la calidad de la carne, el resultado observado fue la asociación con la calidad de la carne y el tipo de estudio fueron los artículos científicos experimentales. El diseño de búsqueda concluyó con una revisión sistemática de carácter cualitativo en el que los resultados de los estudios primarios no se combinaron estadísticamente debido a que las preguntas de investigación fueron respondidas con variables cualitativas (gen m , alelo n , raza t , etc.).

7.2. Bases de datos.

Las bases de datos para búsqueda se eligieron pensando en aquellas que permiten realizar búsquedas avanzadas con operadores booleanos (*AND*, *OR*, *NOT*) para aplicar los criterios de inclusión y exclusión que son de libre acceso, que tienen los artículos disponibles para consulta y que no presenten conflictos de interés que comprometan sus algoritmos de búsquedas. Aunque

se evaluaron cinco bases de datos: PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>), Google Scholar (<https://scholar.google.com/>), Scielo (<https://scielo.org/es/>), ScienceDirect (<https://www.sciencedirect.com>) y Agrícola (<https://agricola.nal.usda.gov/>); sólo PubMed y Scielo fueron elegidas debido a que cumplían con los requisitos anteriormente mencionados.

7.3. Criterios de inclusión, exclusión y *string*.

El tipo de texto para consulta fueron artículos científicos en los que se buscaron, identificaron o caracterizaron genes, SNPs o QTLs relacionados con la calidad de carne, en ganado bovino (subespecies *Bos taurus*, *Bos indicus* y cruza de ellos), publicados entre los años 2009 y 2021. Ya que no se contaba con una referencia de tiempo de inicio más relevante y objetiva que el término de la secuenciación del genoma bovino (2009) y las búsquedas de textos se realizaron a mediados del año 2022, los años de publicación quedaron definidos de 2009 a 2021. Cabe aclarar que algunos textos tienen dos distintas fechas de publicación, una de su publicación en línea y otra de su publicación en revista, y que las citas oficiales de ellos utilizan el año de publicación en revista. Sin embargo, como criterio específico se consideró evaluar los textos de acuerdo con su primer año de publicación, independientemente del formato, es decir, ya sea en línea o en revista, respetando, naturalmente la correcta cita de estos.

Los demás criterios de inclusión consideraron los textos publicados en idiomas español, inglés y portugués, ya que actualmente, estos se encuentran entre los 10 idiomas más hablados del mundo (Fernández, 2021). El español es el idioma nativo de los autores de esta revisión sistemática, el inglés es el idioma de publicación científica mayormente utilizado (Torres, 2017) y se ha convertido en un elemento fundamental para valorar las publicaciones, relacionado con un aumento de la visibilidad, mayor número de citas y factor de impacto (Elsevier Connect, 2019); y finalmente, para reducir el riesgo de obtener resultados que excluyan estudios potencialmente relevantes pero considerados de menor impacto por su número reducido de citas, se utilizó el idioma portugués.

Los criterios de exclusión fueron definidos como aquellos que no cumplen con las características de los criterios de inclusión. Por ejemplo, la realización de experimentos en diferentes especies o subespecies animales, experimentos enfocados en cualquier otra característica productiva diferente de la calidad de la carne, textos publicados en años e idiomas diferentes de los ya antes definidos y textos no disponibles. Se consideró que cuando los textos no estuvieran en acceso

libre, se solicitaran de forma escrita a los autores de correspondencia con un lapso de espera de un mes. De igual modo se procedió, cuando la información de los textos resultara insuficiente para que los revisores pudieran tomar decisiones o cuando sus materiales complementarios no fueran de libre acceso. El segundo revisor independiente fue el Dr. José Abad Zavaleta.

Además de estos, se utilizó un filtro en el cual no se consideraron como elegibles los textos publicados en revistas predatorias. Para ello se empleó la lista disponible en: <https://beallist.net/>. Las revistas predatorias corresponden a una tipología de publicación que se aprovecha de los autores solicitándoles artículos mediante redes sociales y correo electrónico, para ofrecer su publicación en acceso abierto de forma rápida, con una revisión mínima por parte de árbitros evaluadores, y a cambio del pago de cargos de procesamiento o APC (por sus siglas en inglés *article processing charges*). Así mismo, estas revistas acostumbran a usar los datos de académicos prestigiados sin su permiso para que figuren en los comités científicos o editorial, haciendo parecer que son confiables (Beall, 2012).

El establecimiento del diseño de búsqueda final (tabla VI) implicó una fase de búsquedas piloto en el que se comprobó la utilidad de la *string*. El objetivo fue obtener la mayor cantidad de resultados posible que cumplieran con los criterios de inclusión y exclusión. La *string* se conformó de las palabras claves de la investigación y términos alternativos, combinados o relacionados entre ellos con los operadores booleanos, en los tres idiomas seleccionados.

Tabla VI. Diseño de búsqueda final. El recuadro describe las especificaciones del plan de búsqueda al final de la etapa *a* de la metodología.

Variable (s)	Descripción
Tipo de revisión sistemática	Cualitativa
Estrategia de búsqueda	PIOS (<i>Population, Intervention, Outcome, Study type</i>)
Pregunta de investigación	¿Cuántos y cuáles genes, SNPs y QTLs bovinos han sido asociados con la calidad de la carne en BRT entre los años 2009 y 2021?
Tipo de texto para consulta	Artículo científico experimental
Criterios de inclusión para la selección de textos	Experimentos de búsqueda, identificación o caracterización de genes, SNPs o QTLs asociados con la calidad de la carne. Calidad de carne como característica productiva de interés. Experimentos en ganado bovino (subespecies <i>Bos taurus</i> , <i>Bos indicus</i> y cruza) Años de publicación 2009-2021. Idioma español, inglés y portugués. Texto disponible para consulta

Continuación tabla VI. Diseño de búsqueda final.

Variable (s)	Descripción
Criterios de exclusión para la selección de textos	<p>Experimentos no relacionados con la búsqueda, identificación o caracterización de genes, SNPs o QTLs asociados con la calidad de la carne.</p> <p>Característica productiva de interés diferente de la calidad de carne.</p> <p>Experimentos en diferentes especies animales.</p> <p>Años de publicación diferentes de 2009-2021.</p> <p>Idiomas diferentes de español, inglés y portugués.</p> <p>Publicado en revista predatoria.</p> <p>No disponible.</p>
Base de datos para consulta	PubMed y Scielo
Palabras clave (traducciones y plurales)	Bovino, carne de res, calidad de la carne, producción de carne, gen, alelo, SNP, QTL, marcador molecular, polimorfismo.
Revisores	1) Laura Elimelet Ángeles Sánchez 2) Dr. José Abad Zavaleta
<i>String</i>	<p>PubMed (232 resultados)</p> <p>((CATTLE[Title/Abstract]) OR (BEEF[Title/Abstract])) AND ((MEAT PRODUCTION[Title/Abstract]) OR (MEAT QUALITY[Title/Abstract])) AND (((GENE[Title/Abstract]) OR (GENES[Title/Abstract])) OR ((ALLELE[Title/Abstract]) OR (ALLELES[Title/Abstract])) OR ((SNP[Title/Abstract]) OR (SNPS[Title/Abstract])) OR ((QTL[Title/Abstract]) OR (QTLS[Title/Abstract]))) NOT ((HUMAN*) OR (DIET*) OR (CANCER*) OR (MILK) OR (REPRODUCTION*) OR (REVIEW*) OR (DISEASE*) OR (CLIMATE*) OR (ENVIROMENT*) OR (BACTERIA*) OR (MICROORGANISM*) OR (NUTRIENT*)) + 2009-2021 + SPANISH, ENGLISH & PORTUGUESE</p> <p>Scielo (12 resultados)</p> <p>(ti:(ab:((BOVINO*) OR (CATTLE) OR (BEEF) OR (CARNE DE RES)) AND ((CALIDAD DE LA CARNE) OR (MEAT PRODUCTION) OR (QUALIDADE DA CARNE*) OR (MEAT QUALITY) OR (PRODUCCIÓN DE CARNE) OR (PRODUÇÃO DE CARNE*)) AND ((GEN*) OR (GENE*) OR (ALELO*) OR (SNP*) OR (QTL*) OR (ALLELE*)) AND NOT ((REVISIÓN*) OR (REVIEW*) OR (REVISÃO*) OR (CÁNCER) OR (CÂNCER*) OR (CANCER) OR (REPRODUCCIÓN*) OR (REPRODUÇÃO*) OR (REPRODUCTION*) OR (HUMANO*) OR (HUMAN*) OR (CLIMA*) OR (CLIMATE*) OR (MEDIO AMBIENTE*) OR (MEIO AMBIENTE*) OR (ENVIROMENT*) OR (BACTERIA*) OR (BACTÉRIA*) OR (MICROORGANISMO*) OR (MICROORGANISMO*) OR (MICROORGANISM*) OR (NUTRIENTE*) OR (NUTRIENT*) OR (DIETA*) OR (DIET*) OR (LECHE) OR (MILK) OR (LEITE*) OR (ENFERMEDAD*) OR (DISEASE*) OR (DOENÇA*)))))) + 2009-2021</p>

7.4. Manejo de la información.

La etapa *b* consistió en la planeación del manejo de la información y requirió el diseño de una hoja de selección de textos de acuerdo con los criterios de inclusión y exclusión, el diseño de la hoja de extracción de datos para los textos elegibles, selección de software para la gestión automatizada de citas bibliográficas, software para la gestión de datos extraídos y los formatos de presentación de resultados. En la etapa *c* se recopilaban los textos potenciales y cada revisor determinó su utilidad, individualmente, con ayuda de la hoja de selección de textos. Al final de esta etapa se evaluó el grado de concordancia en la selección de textos por los dos revisores independientes calculando el *k* de Fleiss que es una generalización del *k* de Cohen y se define con la siguiente fórmula (Torres & Perera, 2009):

$$k = 1 - \frac{n m^2 - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^r x_{ij}^2}{nm(m-1) \sum_{j=1}^r \bar{p}_j \bar{q}_j}$$

Donde, para nuestro caso:

n = número total de textos a evaluar;

m = número de revisores;

x_{ij} = número de evaluaciones sobre el texto *i* según el revisor *j*;

r = número de categorías de que se compone el sistema (2: elegible, no elegible);

p = proporción de acuerdos positivos entre evaluadores;

q = proporción de desacuerdos entre evaluadores (1 - *p*).

El índice *k* se utiliza para evaluar la concordancia o reproducibilidad de instrumentos de medida cuyo resultado es categórico (2 o más categorías) y representa la proporción de acuerdos que exceden el nivel de suerte o azar. Al ser una probabilidad, toma su valor en el intervalo (0, 1). La máxima concordancia posible corresponde a *k*=1. El valor *k*=0 se obtiene cuando la concordancia observada es precisamente la que se espera a causa exclusivamente del azar. Si la concordancia es mayor que la esperada simplemente a causa del azar, *k*>0 (Abraira, 2001; Gómez-Ortega & Amaya-Rey, 2013). En general, un valor de *k*=0.4 se considera el mínimo de fiabilidad aceptable de una prueba como se observa en la tabla VII (Landis & Koch, 1977).

En la etapa *d*, se aplicó la hoja de extracción de datos a cada uno de los textos elegibles por los dos revisores. La etapa *e* implicó la organización, separación, agrupación y tratamiento de la información extraída con estadística descriptiva para finalmente presentar los resultados en los

formatos anteriormente establecidos. La fase *f* consistió en la redacción de discusiones e interpretaciones de los resultados, así como las conclusiones y sugerencias a futuras investigaciones.

Tabla VII. Interpretación de los valores de *k*. Para mantener una nomenclatura coherente al describir la fuerza relativa de concordancia asociada con el estadístico *k*, Landis & Koch (1977) asignaron las siguientes etiquetas a los rangos correspondientes de *k*.

<i>k</i>	Grado de acuerdo
<0.00	Pobre
0.00-0.20	Escaso
0.21-0.40	Moderado
0.41-0.60	Bueno
0.61-0.80	Sustancial
0.81-1.00	Casi perfecto

8. Resultados.

8.1. Sobre las búsquedas piloto.

Las búsquedas piloto en la etapa α de la metodología permitieron observar que hacia el año 2021, la base de datos PubMed mostró una curva de crecimiento continua en la publicación de artículos relacionados con la genética bovina y la calidad de la carne a partir de la primera década del siglo XXI; al igual que la base de datos Scielo, cuyo crecimiento, aunque no fue continuo sí inicia en el mismo periodo de tiempo (figura 8⁴).

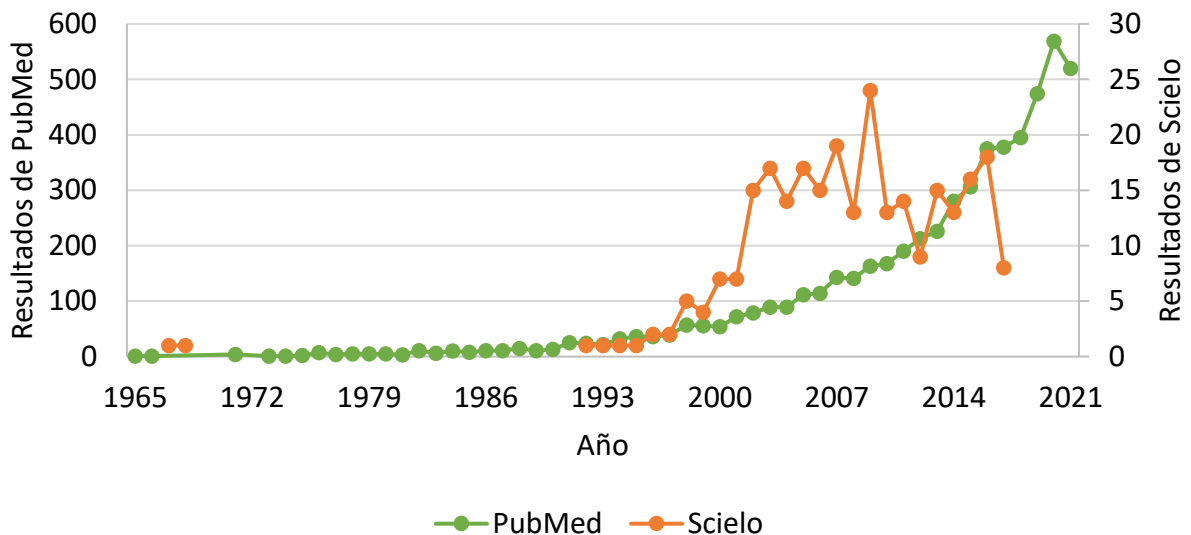


Figura 8. Tendencia en la publicación de trabajos científicos relacionados con la calidad de la carne y la genética bovina en dos bases de datos. Se observa un crecimiento de resultados a partir de la primera década del siglo XXI en PubMed y Scielo. El incremento en PubMed tiende a ser continuo, mientras que los resultados en Scielo varían más. Elaborado con información de PubMed y Scielo, 2022.

Para identificar los tipos de revisiones existentes sobre el mismo tema se realizó otra búsqueda piloto en ambas bases de datos. Se obtuvieron 4987 y 470 resultados⁵, en PubMed y Scielo, respectivamente. En la primera base de datos, 470 textos estaban catalogados como revisiones, 45 como metaanálisis y sólo 38 como revisiones sistemáticas; mientras que en Scielo sólo 2 estaban catalogados como revisiones. De las revisiones sistemáticas recuperadas de PubMed, el

⁴ Búsqueda realizada el 19 de marzo de 2022 en PubMed; secuencia de términos utilizada: ((CATTLE) OR (BEEF)) AND ((MEAT PRODUCTION) OR (MEAT QUALITY)) AND ((GENE*) OR (ALLELE*) OR (SNP*) OR (QTL*)). Búsqueda realizada el 14 de mayo de 2022 en Scielo; secuencia de términos utilizada: ((BOVINO*) OR (CATTLE) OR (BEEF) OR (CARNE DE RES)) AND ((CALIDAD DE LA CARNE) OR (MEAT PRODUCTION) OR (QUALIDADE DA CARNE*) OR (MEAT QUALITY) OR (PRODUCCIÓN DE CARNE) OR (PRODUÇÃO DE CARNE*)) AND ((GEN*) OR (GENE*) OR (ALELO*) OR (SNP*) OR (QTL*) OR (ALLELE*)).

⁵ Búsquedas realizadas el 19 de mayo de 2022 con las mismas secuencias de términos utilizadas para la figura 9.

53% eran revisiones sistemáticas cualitativas (20 textos) y el 47% eran cuantitativas (18 textos); el 73.7% de ellas asociaban el consumo de carne con una o más enfermedades en seres humanos (28 textos), es decir, su enfoque eran los efectos de la dieta en la salud humana; el 23.7% se enfocaba en la sanidad animal (9 textos) abordando el estudio de enfermedades y estrategias del manejo pecuario para la erradicación de las mismas, así como las condiciones ambientales que las propician; y el 2.6% estudiaba los efectos de la dieta del animal en la calidad de la carne (1 texto).

La consulta de las revisiones y protocolos de revisiones registrados en las bases de datos Open Science Framework (OSF), BioMed Central (BMC) Systematic Reviews y Systematic Reviews for Animals and Food (SYREAF) mostraron una distribución similar a la encontrada en PubMed. En revisiones y revisiones sistemáticas, el área de mayor investigación relacionado con la calidad de la carne bovina es la salud humana (efectos de la dieta) y en segundo lugar se encuentran los riesgos de contaminación de la carne por distintos microorganismos a través de la cadena de producción alimentaria. Entre las escasas revisiones (9% de los resultados en PubMed, es decir 470 textos del total y 0.4% de los resultados en Scielo, es decir sólo 2 textos del total) y revisiones sistemáticas (0.76% de los resultados en PubMed, es decir 38 textos del total) que se han publicado sobre la calidad de la carne y la genética bovina, las primeras aventajan en cantidad a las segundas, y tienden por lo general a extenderse a otras especies o al manejo pecuario, o bien, a enfocarse en una variable de la calidad de la carne o un marcador molecular específico (Picard *et al.*, 2015; Picard & Gagaoua, 2020; Raza *et al.*, 2019; Rehfeldt *et al.*, 2011).

8.2. Sobre la selección de los textos.

De la base de datos PubMed se recuperaron 232 resultados y de la base de datos Scielo se recuperaron 12 resultados utilizando las *strings* que se observan en la tabla VI; estos sumaron un total de 244 textos potenciales (ver materiales complementarios en el anexo A) a los cuales se les aplicó, por duplicado, la hoja de selección de textos (anexo B) para verificar manualmente que cumplieran con los criterios de inclusión y exclusión. Las figuras 9 y 10 muestran que los años utilizados para la revisión sistemática (2009-2021) representan el 87% y 80% de los resultados totales en PubMed y Scielo, respectivamente, de acuerdo con las *strings* utilizadas.

Los cálculos de *k* se obtuvieron con ayuda de Minitab 18[®]. Las tasas de coincidencias por revisor fueron del 90.16% y 90.57% para el revisor 1 y el revisor 2, respectivamente. Es decir, el 90.16%

de las decisiones (elegible, no elegible) que emitió el revisor 1 en la primera y segunda selección de los textos, no variaron a través de los dos ensayos. Así mismo, el valor de k para el revisor 1 fue 0.7989 y para el revisor 2 fue 0.8035. La tasa de coincidencias entre revisores fue del 65.16% y el k entre ambos fue de 0.5731. Debido a que el valor p fue menor que el nivel de significancia ($\alpha=0.05$), se concluyó también que la concordancia de los revisores fue significativamente diferente de lo que se podría esperar por el azar.

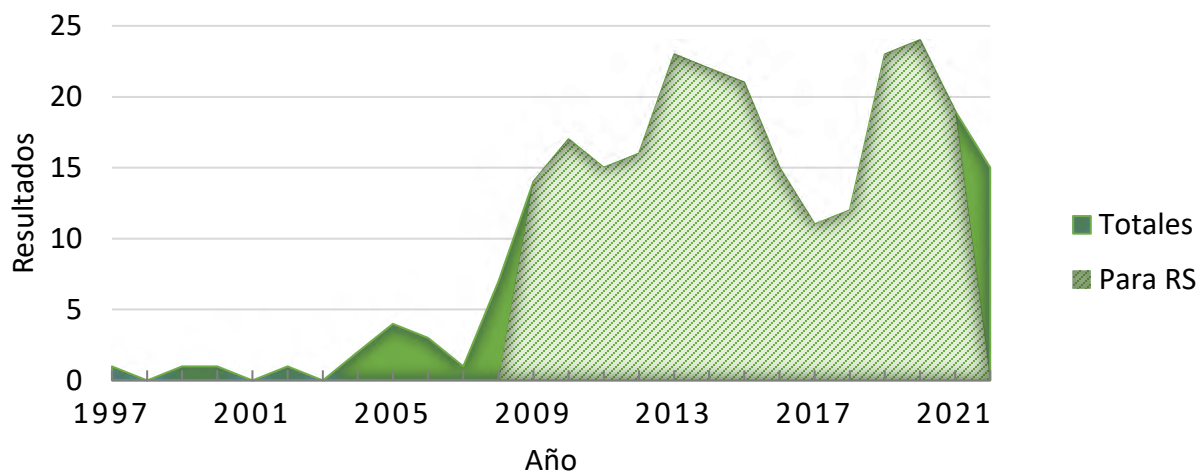


Figura 9. Resultados de búsqueda en PubMed. Aplicando los criterios de inclusión y exclusión de años e idiomas y utilizando la *string* de la tabla VI, se identificaron 232 textos potenciales en esta base de datos, los cuales representan el 87% de los resultados totales. Búsqueda realizada el 26 de marzo de 2022.

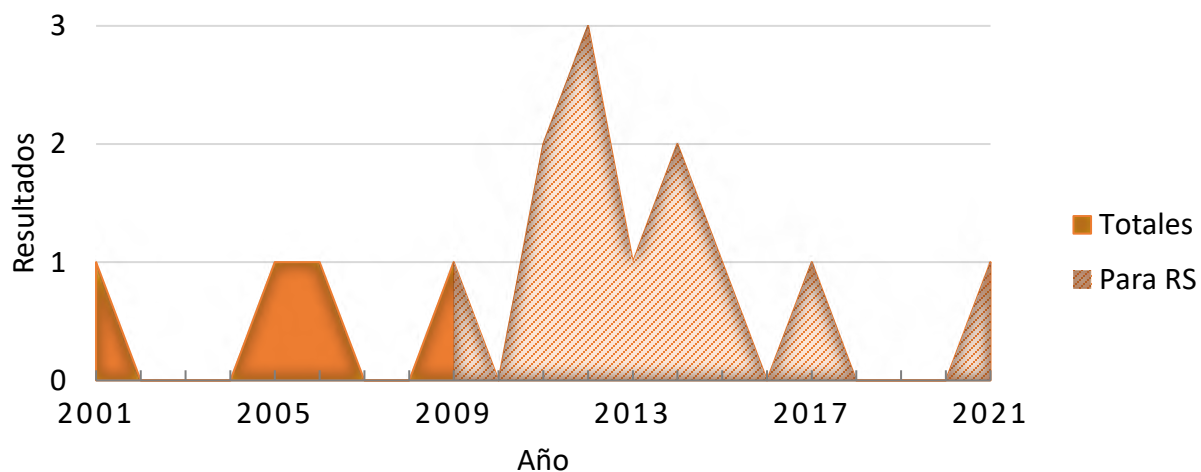


Figura 10. Resultados de búsqueda en Scielo. Aplicando los criterios de inclusión y exclusión de años y utilizando la *string* de la tabla VI, se identificaron 12 textos potenciales en esta base de datos, los cuales representan el 80% de los resultados totales. Búsqueda realizada el 26 de marzo de 2022.

La tabla VIII presenta el resumen de estos resultados y la figura 11 esquematiza las decisiones individuales de ambos revisores, así como los acuerdos entre ellos en la segunda selección. En este punto, se presentaron 58 discrepancias en total entre los revisores y estas se reevaluaron en persona hasta obtener una respuesta conciliatoria para cada uno de los textos.

Tabla VIII. Evaluaciones del grado de acuerdo entre revisores. Se calculó el estadístico k por evaluador y entre evaluadores en la etapa de selección de textos para un nivel de confianza del 95%. Los resultados del estadístico representan un grado de fiabilidad aceptable (Landis & Koch, 1977).

Acuerdos de evaluación					
Revisor*	Inspeccionados	Coincidencias	Porcentaje	IC de 95%	
1	244	220	90.16	(85.72, 93.60)	
2	244	221	90.57	(86.19, 99.93)	
Entre revisores**	244	159	65.16	(58.82, 71.13)	
Estadísticos k de Fleiss					
Revisor*	Respuesta	k	Error estándar de k	Z	P (vs > 0)
1	Elegible	0.798901	0.0640184	12.4792	0.0000
	No elegible	0.798901	0.0640184	12.4792	0.0000
2	Elegible	0.803553	0.0640184	12.5519	0.0000
	No elegible	0.803553	0.0640184	12.5519	0.0000
Entre revisores**	Elegible	0.573114	0.0261354	21.9286	0.0000
	No elegible	0.573114	0.0261354	21.9286	0.0000

*El evaluador coincidió consigo mismo a través de las pruebas.

**Estimaciones en las que los evaluadores coincidieron entre sí.

Después de las conciliaciones, el 39% de los textos potenciales fueron clasificados como no elegibles (95 textos) mientras que el otro 61% de ellos se utilizó en la siguiente etapa de la metodología. La figura 12 muestra el diagrama de flujo de textos potenciales, elegibles, eliminados y sus causas de eliminación al final de la etapa c de la metodología.

La mayor causa de eliminación de los textos fue por los objetivos. Los textos eliminados por esta causa no buscaban asociar los marcadores moleculares con la calidad de la carne. Si bien algunos textos abordaban (a veces) la calidad de la carne, en la población de interés, durante los años de interés y hasta reportaban algunos marcadores moleculares, sus objetivos no estaban dirigidos a correlacionar los marcadores moleculares con la calidad de la carne, por lo que sus resultados, discusiones y conclusiones se expresaban en función de otros intereses. Así, los criterios de inclusión y exclusión en esos estudios eran el contexto y a veces el medio de aquellos artículos, mas no el fin. Algunos de los objetivos de estos textos eran comparar o validar métodos de

secuenciación o predicción de características deseadas, comparar secuencias genómicas entre especies o razas, establecer protocolos de identificación de una u otra característica y asociar la calidad de la carne o los marcadores moleculares con otras variables.

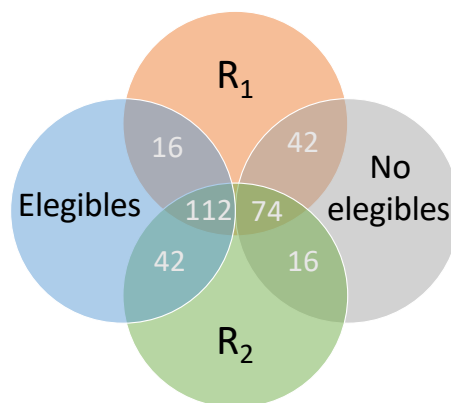


Figura 11. Diagrama de Venn de los resultados de selección. El proceso de selección se realizó por duplicado con dos revisores diferentes. Los resultados del segundo ensayo mostraron un acuerdo entre revisores de 112 textos elegibles y 74 no elegibles, mientras que los desacuerdos respecto de los otros 58 textos se conciliaron en persona. R₁: revisor 1; R₂: revisor 2.

La segunda mayor causa de eliminación de los textos fue que no reportaban marcadores moleculares relacionados con la calidad de la carne o bien, reportaban marcadores moleculares diferentes de los establecidos en el diseño de búsqueda tales como proteínas, transcriptos alternativos de genes (isoformas), haplotipos y polimorfismos *indel*. La tercera mayor razón fue que no realizaban experimentos relacionados con la calidad de la carne. Este tipo de textos normalmente se centraban en otras características de la carne o de los bovinos tales como su cadena de producción, tasas de crecimiento, ganancia de peso, eficiencia alimenticia, rendimientos de la canal, entre otras.

Trece textos fueron eliminados debido a que estaban publicados en revistas predatorias (de acuerdo con la lista disponible en bealllist.net); dieciséis textos estudiaban otras poblaciones animales, tales como ovejas, yaks, búfalos y ratones, siendo estas las más comunes, además de conejos, cabras, cerdos, entre otras, por lo que no fueron seleccionados. Se identificaron tres revisiones, dos trabajos *in silico*, un metaanálisis y una *fe de errata*, que no fueron elegibles debido a la naturaleza de los textos. En total se solicitaron cinco textos que no estaban disponibles para consulta, cuatro de estos tuvieron respuesta positiva y uno de ellos no tuvo respuesta, por lo que se clasificó como “no disponible”. Sólo un texto fue rechazado por su año de publicación

(2008) y uno más por ser duplicado. No hubo textos rechazados por causas de idiomas. Adicionalmente, 51 de los textos no elegibles presentaron más de una razón para su no selección. La figura 13 muestra la proporción de textos extraídos de cada base de datos y los seleccionados al final de la etapa c.

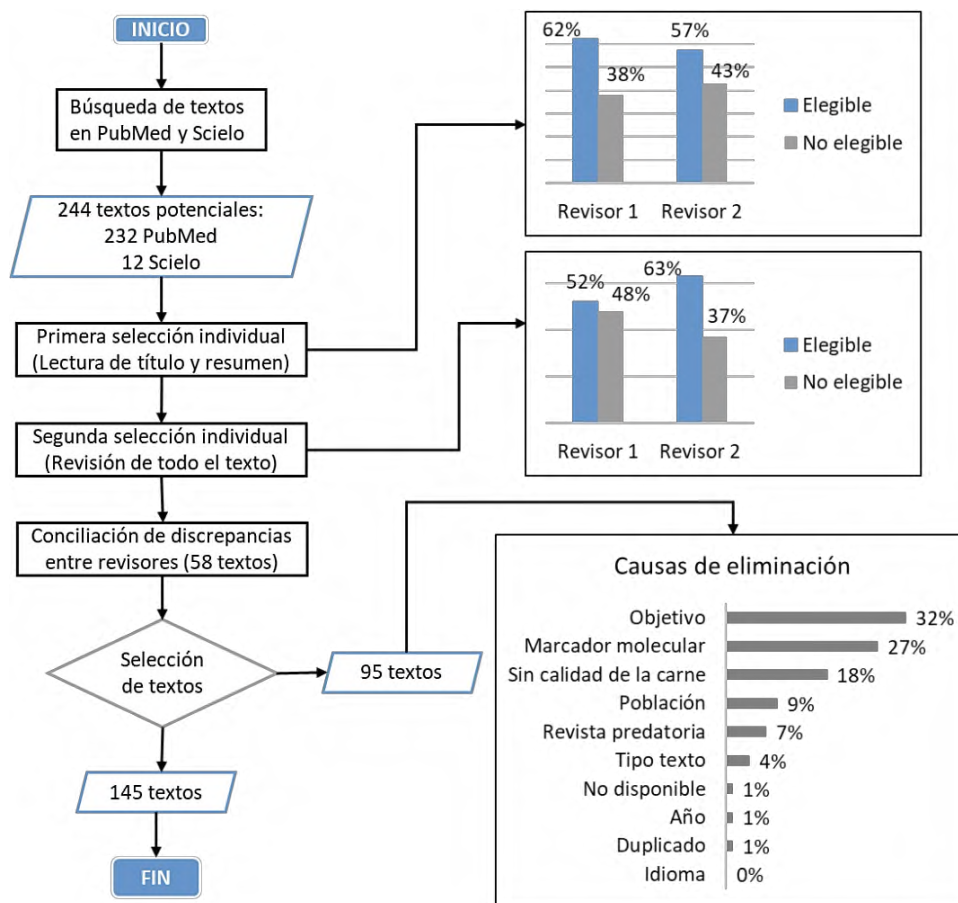


Figura 12. Diagrama de flujo de textos elegibles y no elegibles al final de la etapa c. El proceso de selección implicó una primera fase de lectura mínima de los textos (título y resumen) y una segunda fase en la que, además, se revisó la estructura del texto junto con sus gráficos y tablas de resultados. Al final se descartaron 95 textos de los 244 originales. La principal causa de eliminación de textos se debió a los objetivos; los textos eliminados no buscaban asociar los marcadores moleculares con la calidad de la carne.

El 97.1% de los textos potenciales se encontraron en inglés (237 textos), el 2.5% en español (6 textos) y sólo el 0.4% en portugués (1 texto), mientras que, en los textos elegibles, los publicados en inglés ascendieron al 98% (146 textos) y 2% en español (3 textos). No hubo textos elegibles en portugués. La distribución de los años de publicación entre los textos potenciales y elegibles tuvo la misma tendencia, excepto en el año 2014, en el cual, se eligieron menos textos de lo esperado, por lo que las curvas son opuestas en ese punto y no paralelas como en el resto de los años (figura

14a). Así mismo, la distribución de años de textos elegibles que realizaron estudios de QTLs se mantuvo baja en relación con los textos que estudiaron genes y SNPs, con un máximo de tres textos por año hasta 2016 en el que se encuentra el mayor número de estudios de QTLs. Los textos elegibles que realizaron estudios de genes tuvieron una tendencia inicialmente baja que a partir del 2019 se elevó y mantuvo en ascenso hasta el 2021. Contrariamente, los textos elegibles que realizaron estudios de SNPs tuvieron una tendencia inicialmente alta que a partir del año 2015 disminuyó para mantenerse baja hasta el 2021 (figura 14b).

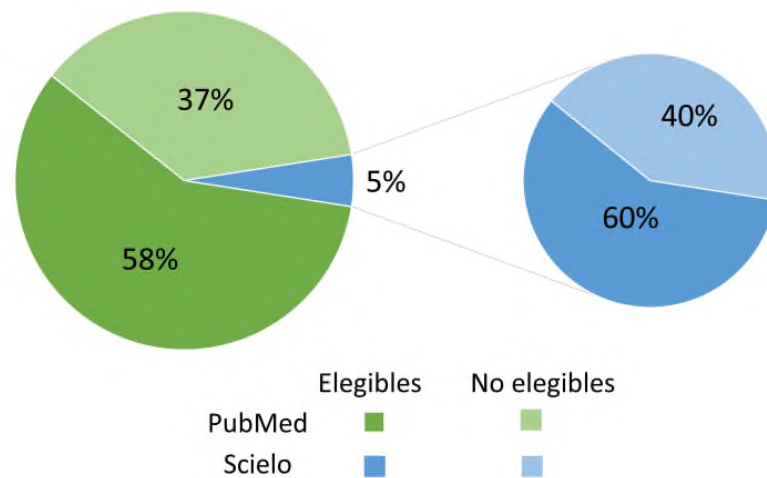


Figura 13. Fracción de textos obtenidos en cada base de datos. El 95% de los textos potenciales se obtuvieron de PubMed, mientras que sólo el 5% se obtuvieron de Scielo. De estos, el 58% de PubMed y el 60% de Scielo se clasificaron como elegibles.

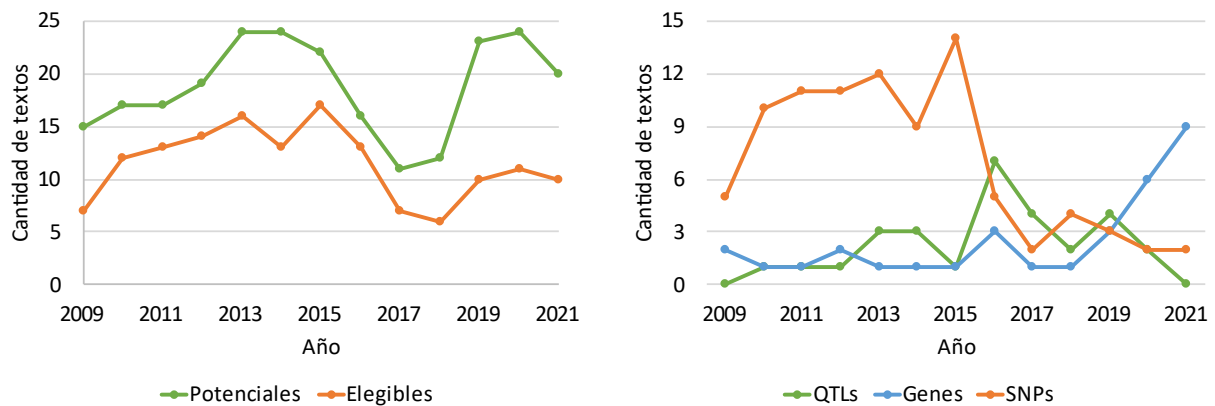


Figura 14. Distribución de años en los textos. (a) Potenciales y elegibles. La distribución de años de textos elegibles es prácticamente una curva paralela a la distribución de años de textos potenciales, excepto en el año 2014, cuyas curvas son inversas. **(b) Por marcador molecular.** En los textos elegibles, el estudio de QTLs se mantuvo bajo a través de los años excepto en 2016, el de genes, inicialmente bajo, se elevó después del 2019 y el de SNPs, inicialmente alto, disminuyó después del 2015.

8.3. Sobre los textos elegibles.

En la etapa *d* de la metodología, se extrajo por duplicado la información necesaria de los 149 textos elegibles con dos revisores independientes, los cuales utilizaron el anexo C. El 60% de los textos elegibles estudió SNPs, el 21% estudió genes y el 19% estudió QTLs (figura 18). De estos dos últimos, el 100% se obtuvieron de PubMed, mientras que apenas el 8% de los SNPs se obtuvieron de Scielo. Adicionalmente, dos textos reportaron más de un solo marcador molecular (QTLs y SNPs).

La figura 15 muestra el mapa de orígenes de los textos elegibles, que prácticamente en todos los casos fueron también los países en los que se encontraban las poblaciones bovinas utilizadas para los experimentos (excepto por un texto que en el que además del país de origen, una parte de las poblaciones se encontraba en Nueva Zelanda). El 37% de los textos elegibles fueron originarios de China, el 15% de Brasil y el 13% de Corea del Sur, estos tres países fueron los principales aportadores de textos en la revisión sistemática. Los textos elegibles de países que se encuentran en regiones tropicales incluyeron a México, Brasil, Indonesia, Australia, y una pequeña parte de Chile, Argentina, Sudáfrica y China.

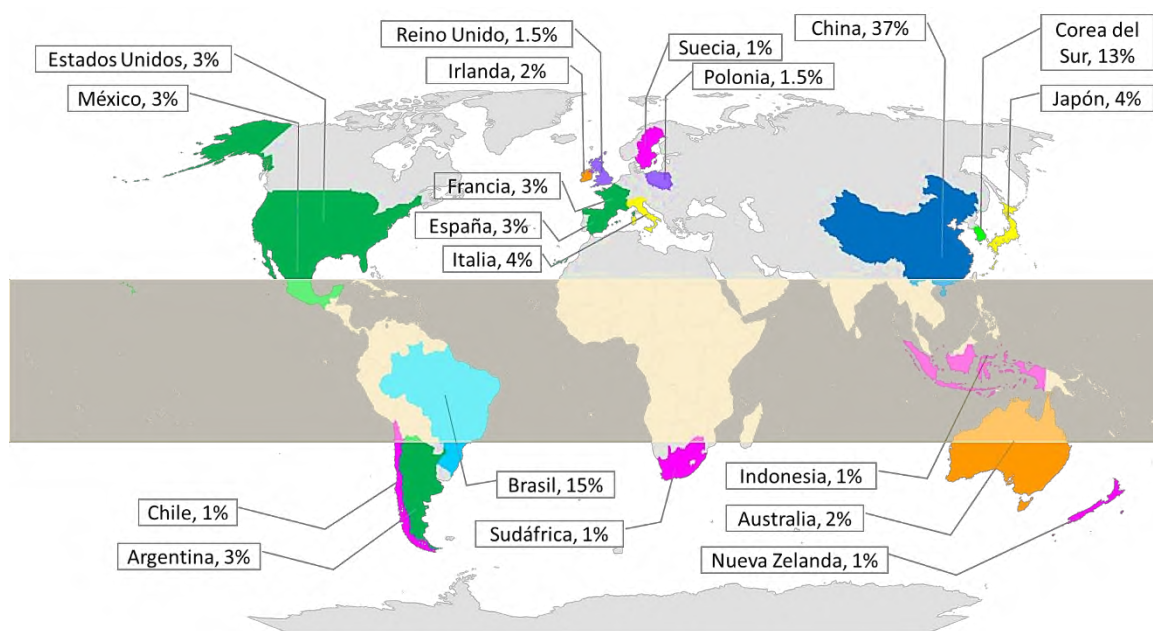


Figura 15. Mapa de orígenes de textos elegibles. El mapa muestra agrupaciones de países por aportación de textos en la RS. Los países de color rosa (fucsia) aportaron, cada uno de ellos, el 1% del total de textos elegibles, los países de color morado (lila) el 1.5%, etc. Los únicos países que tuvieron representación individual fueron Corea del Sur, Brasil y China, siendo estos los de mayor aportación. Las regiones de clima tropical están delimitadas por los trópicos de Cáncer y Capricornio (franja amarilla).

El 20% de los textos elegibles realizó estudios de asociación en poblaciones bovinas obtenidas de cruzas (30 textos). En estas se distinguen dos tipos: primero, las no convencionales (55%), en las que el biotipo de cada una de las razas involucradas no pudo definirse debido a múltiples aportaciones o no se mencionaban, o bien, eran cruzas experimentales no comerciales; y segundo, las cruzas que han sido establecidas como razas comerciales (45%). El 66% de los textos elegibles realizó estudios de asociación en poblaciones bovinas de razas puras (98 textos) y sólo el 14% realizó estudios de asociación en poblaciones bovinas de razas puras junto con poblaciones de cruzas, es decir poblaciones mixtas (21 textos). En general, el 68% de los estudios se realizó en poblaciones de *Bos taurus*, el 12% en poblaciones de *Bos indicus*, y el 19% en poblaciones que combinaban razas puras, cruzas o poblaciones mixtas de ambas subespecies. Sólo el 1% de los estudios no especificaban la subespecie. Las combinaciones de todas estas poblaciones se listan en la tabla IX.

Tabla IX. Poblaciones bovinas utilizadas en los estudios de asociación. La estrategia para la clasificación de las poblaciones consistió en identificar primeramente el nombre de la raza o razas involucradas (en el caso de cruzas) para posteriormente consultar la taxonomía de cada una de ellas en la base de datos NCBI Taxonomy (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/taxonomy>). La proporción de textos que realizó estudios de asociación en ganado típico de regiones tropicales ascendió al 31% de los textos elegibles.

Subespecie	Población	Textos	Porcentaje por población	Porcentaje por subespecie
<i>Bos taurus</i>	Razas puras	70	69%	68%
	Cruzas <i>Bos taurus</i> x <i>Bos taurus</i>	22	22%	
	Mixtas	9	9%	
Subtotal		101		
<i>Bos indicus</i>	Razas puras	18	100%	12%
	Subtotal	18		
<i>Bos taurus</i> y <i>Bos indicus</i>	Puras de ambos	10	36%	19%
	Cruzas <i>Bos taurus</i> x <i>Bos indicus</i>	6	21%	
	Mixtas	12	43%	
Subtotal		28		
No menciona	Cruzas	2	100%	1%
	Subtotal	2		
Total		149		100%

Profundizando en lo anterior, las razas utilizadas mayormente en los estudios de asociación fueron, ya sea en cruzas o puras, Qinchuan, Charolais, Angus, Limousin y Simmental (figura 16a),

todas ellas *Bos taurus*. Otras razas con frecuencia unitaria (que sólo se estudiaron 1 vez) incluyeron Caracu, Yanbian, Valdostana, Aceh y Nguni, siendo las primeras tres *Bos taurus* y las dos últimas *Bos indicus*. Mientras que las razas establecidas por cruzas más estudiadas incluyeron Brangus, Canchim, Xianan, Snow Dragon y Marchigiana (figura 16b), siendo las primeras tres cruzas de *Bos taurus* con *Bos indicus*, y las últimas dos, cruzas de *Bos taurus* con *Bos taurus*. Otras razas establecidas con frecuencia unitaria incluyeron Shandong Black, Yunling y Wangus, siendo las primeras dos cruzas de *Bos taurus* con *Bos indicus* y la tercera, craza de *Bos taurus* con *Bos taurus*.

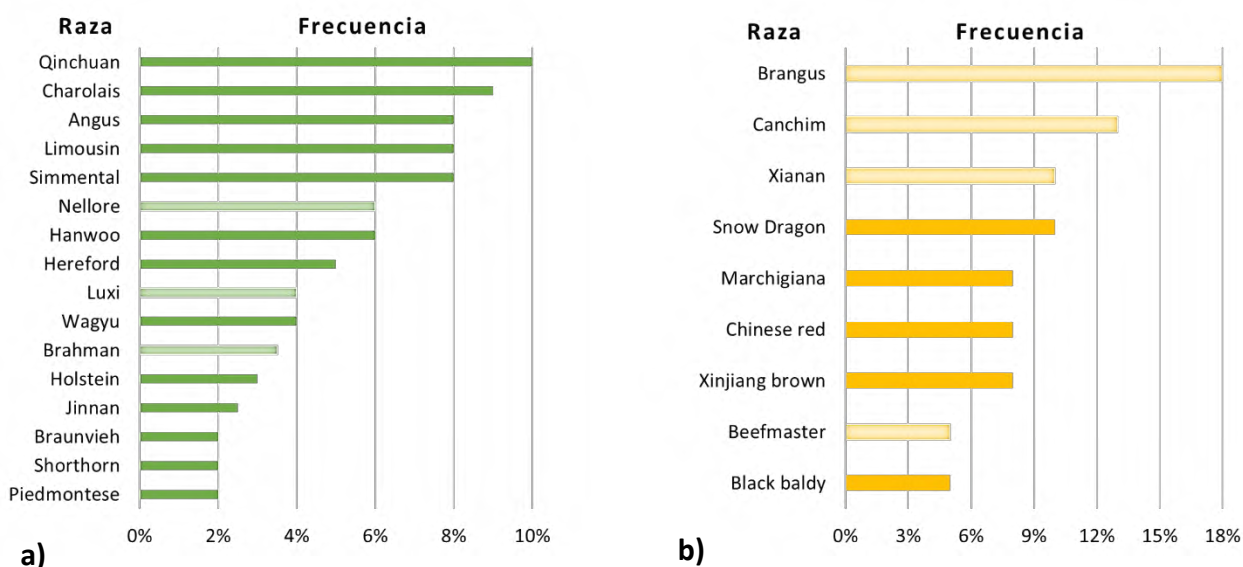


Figura 16. Razas mayormente estudiadas en los textos elegibles. (a) Razas puras. La gráfica muestra las razas que tuvieron frecuencias mínimas del 2% (frecuencia absoluta=5) del total de razas utilizadas, puras o en cruzas. **(b) Razas establecidas.** La gráfica muestra las razas establecidas por cruzas con una frecuencia mínima del 5% (frecuencia absoluta=2). Las frecuencias de las razas de BRT se muestran con colores degradados, mientras que el color sólido corresponde a *Bos taurus*.

En cuanto a variables de calidad de la carne, el 54% de los textos elegibles estudió más de una en sus experimentos, mientras que el 46% se concentró en el estudio de sólo una de ellas. En total, el 95% de los textos elegibles se interesó en la composición, el 49% en la suavidad, el 26% en el color, el 9% en la jugosidad y el 11% en alguna otra variable (figura 17a), de las cuales el sabor, la textura y la firmeza fueron las más mencionadas, además de la madurez, masticabilidad y olor (figura 17b). No hubo textos que estudiaran la vida útil de la carne.

Las estrategias experimentales utilizadas en el estudio de marcadores moleculares de los textos elegibles se clasificaron en tres categorías: caracterización, validación y, búsqueda y validación (figura 18). En general, los estudios de caracterización (11%) identificaban marcadores moleculares anteriormente reportados en razas diferentes a las estudiadas en estos textos con el fin de discutir su presencia o ausencia en la población de interés por lo que no realizaban mediciones de calidad de la carne o bien su diseño experimental generaba resultados en términos de las razas mas no de calidad de la carne (sólo un caso). Los estudios de validación (30%), eran en fundamento similares a los estudios de caracterización, sin embargo, estos sí realizaban mediciones de calidad de la carne en la población de interés y comprobaban (validaban) la utilidad de los marcadores moleculares en sus poblaciones. Finalmente, los estudios de búsqueda y validación (59%), comprendían textos cuyo interés era investigar y reportar nuevos marcadores moleculares, así como evaluar su asociación con la calidad de la carne.

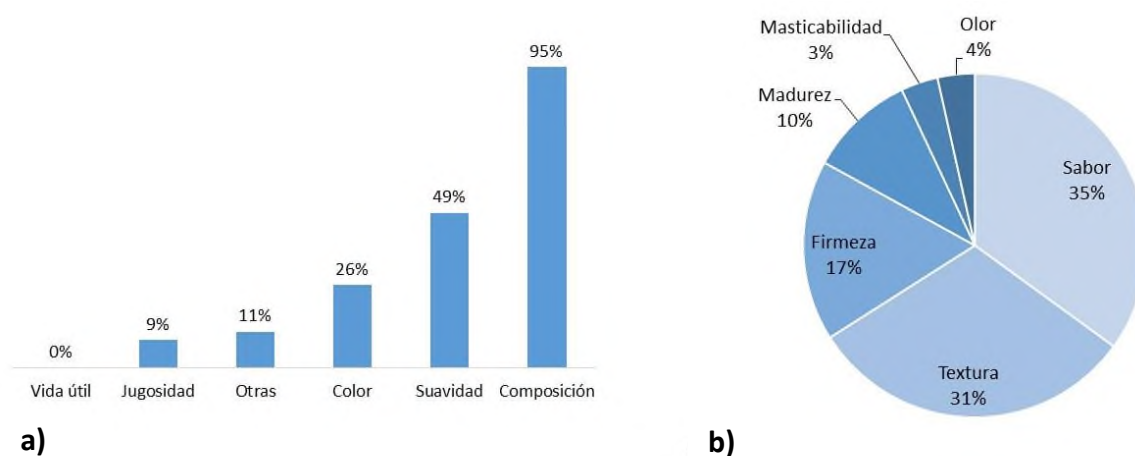


Figura 17. Variables de la calidad de la carne estudiadas. (a) Totales. Las variables mayormente estudiadas fueron composición, suavidad y color, las cuales fueron analizadas en el 95%, 49% y 26% de los textos elegibles, respectivamente. **(b) Otras.** Entre las variables de la calidad de la carne clasificadas como “otras” se encontraron mayormente estudios de sabor (35%), textura (31%) y firmeza (17%).

El 66% de los textos que estudiaron QTLs lo hicieron a través de la estrategia búsqueda y validación, y el otro 34% fueron estudios de caracterización. La búsqueda de QTLs consistía en hacer un escaneo y genotipado completo del genoma (mayormente a través de chips comerciales de SNPs, microsatélites o algún otro polimorfismo) en individuos para los cuales se tenían valores de calidad de la carne y mediante algoritmos o regresiones se calculaba la asociación de grupos grandes de SNPs ubicados en regiones genómicas específicas con las características fenotípicas

de la carne. No hubo textos clasificados con la estrategia validación para QTLs, ya que, debido a la naturaleza de los experimentos, cualquier texto de este tipo caía en la categoría de búsqueda y validación.

El 12.5% de los textos que estudiaron genes correspondieron a estudios de caracterización y el 37.5% a validaciones, esto es que, teniendo un número específico de genes candidatos, el objetivo era verificar su asociación con características de calidad de la carne a través de mediciones en las poblaciones de interés. El otro 50% de los textos que estudiaron genes realizaron una búsqueda y validación, en ellos, los experimentos investigaban y reportaban todos los genes posibles que pudieran tener una asociación con la característica medida. En ambos tipos de estudio, la metodología preferida fue la expresión diferencial. En ella, se establecían dos poblaciones con valores de calidad de la carne extremas (por ejemplo, carne suave y carne dura, mayor y menor grado de marmoleo, etc.) y por otro lado se medían los niveles de expresión de los genes en ambas poblaciones con ayuda de la PCR de transcripción inversa cuantitativa (RT-qPCR) para determinar cuáles de ellos se expresaban significativamente en menor o mayor grado comparados con un gen referente y así asociarlos con las características fenotípicas de la carne.

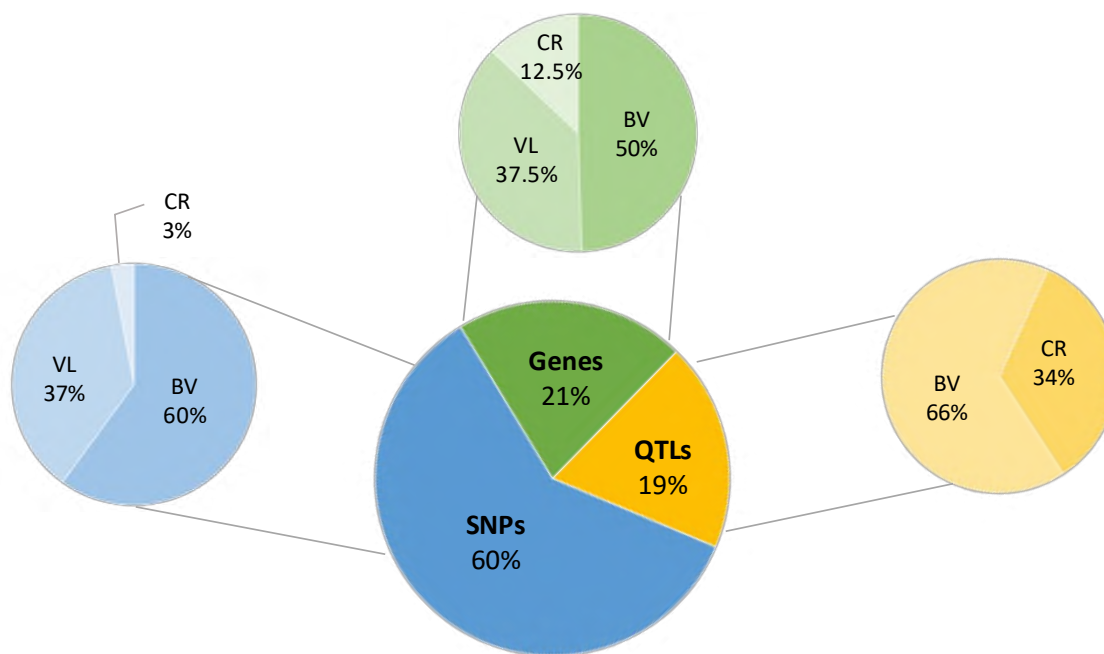


Figura 18. Estrategias experimentales utilizadas en los textos elegibles. En general, los estudios de caracterización (CR) no realizaban mediciones de la calidad de la carne, sólo identificaban la presencia o ausencia de marcadores moleculares anteriormente reportados; los de validación (VL) se diferenciaban de los primeros en que estos sí medían la calidad de la carne; finalmente, los estudios de búsqueda y validación (BV) tenían por objetivo detectar marcadores moleculares no reportados anteriormente.

El 60% de los estudios de SNPs correspondieron a una búsqueda y validación de ellos. En estos textos se utilizaban genes candidatos y mediante secuenciación o diseño de oligonucleótidos para PCR se exploraban mutaciones puntuales en poblaciones específicas que posteriormente serían validadas mediante estudios de asociación de genotipos con la calidad de la carne. En algunos de estos experimentos, la búsqueda y el genotipado (determinación de frecuencias genotípicas y alélicas) se realizaba en más de una raza bovina pero los estudios de asociación sólo se realizaban en una de ellas. El 37% de los estudios de SNPs se dedicó a comprobar (validar) la utilidad de SNPs anteriormente reportados en subespecies o razas diferentes. En estos experimentos se genotipaban los individuos y se realizaban estudios de asociación con la calidad de la carne. Finalmente, el 3% de los estudios de SNPs fueron trabajos de caracterización, también llamados de genotipificación.

8.4. Sobre los BRT.

Del total de textos que estudiaron QTLs, genes y SNPs, el 31%, 38% y 29% respectivamente, correspondieron a estudios de ganado típico de regiones tropicales. Para fines prácticos, y debido a los objetivos de esta revisión sistemática, los estudios de caracterización y los textos que realizaron experimentos en poblaciones de *Bos taurus* fueron omitidos en los resultados posteriores, sin embargo, se retoma su análisis en la sección de discusiones.

Siete textos elegibles reportaron 137 QTLs asociados con variables de la calidad de la carne en ganado BRT, mismos que, organizados y en algunos casos combinados proporcionaron los resultados de la tabla X. La mayor cantidad de QTLs se encontraron en el autosoma 19, mientras que ningún QTL se reportó en el autosoma 20. Las variables más asociadas fueron composición y suavidad, y en menor proporción sabor, jugosidad y color. Respecto a las mediciones sobre composición de la carne, el interés por la distribución de la grasa en el músculo predominó en los estudios.

Doce textos elegibles estudiaron genes en BRT, de estos, seis validaron un número específico de ellos (genes candidatos) mientras que los otros seis hicieron un estudio global de genes. Los resultados de un estudio fueron solicitados al autor de correspondencia debido a que no eran de acceso público, sin embargo, no se obtuvo respuesta y, por lo tanto, no se consideró aquí. En total, los niveles de expresión de 2 281 genes fueron significativamente asociados con características de la calidad de la carne en los diversos estudios. Debido a la enorme cantidad de

información que estos resultados representan, no solo para la revisión sistemática sino también para los autores originales de los estudios de genes, aquellos utilizaron estrategias de interacción de genes en rutas metabólicas estableciendo jerarquías entre ellos para así reportar un grupo reducido de genes de mayor relevancia. Atendiendo estos procesos, la tabla XI muestra los 67 genes más relevantes reportados por los once textos elegibles finales; en él se observa que sólo se obtuvieron asociaciones de genes con composición, suavidad y color de la carne. Respecto a las mediciones sobre composición de la carne, el interés por la distribución de la grasa en el músculo predominó en los estudios.

Veinticinco textos elegibles estudiaron SNPs en BRT, de estos, trece validaron un número específico de ellos en los cuales, cinco textos no tuvieron asociaciones significativas. En los textos de búsqueda y validación, dos artículos no tuvieron asociaciones significativas. Así mismo, la información de un texto de validación fue solicitada al autor de correspondencia, pero no se obtuvo respuesta por lo que, al final sólo 17 textos se utilizaron para reportar los 31 SNPs de la tabla XII. Sólo se encontraron asociaciones con composición, suavidad, color y textura. Respecto a las mediciones sobre composición de la carne, los estudios con interés en el músculo apenas superaron a los estudios sobre la distribución de la grasa. Como información adicional, el anexo D muestra los nombres de las razas utilizadas en los estudios de asociación de los tres tipos de marcadores moleculares.

El 43% de los textos elegibles que se utilizaron para reportar los resultados de las tablas X, XI y XII, midieron también una o más características diferentes de la calidad de la carne, de ellos, el 61% reportó marcadores moleculares asociados a características diferentes de la calidad de la carne en los mismos experimentos. De hecho, un estudio de validación de genes y tres de búsqueda y validación de SNPs reportaron marcadores moleculares asociados significativamente con otras variables, pero no con calidad de la carne (información no mostrada). Mientras que un estudio de QTLs, otro de genes y cinco de SNPs reportaron marcadores moleculares asociados con ambas características en los mismos experimentos (señalados en sus tablas correspondientes).

Entre los textos que estudiaron y reportaron asociaciones significativas en los mismos genes se puede mencionar el caso del gen CACNA2D1, reportado como gen candidato para el QTL asociado con el espesor de la grasa dorsal por Martins *et al.* (2021) y asociado con la composición de grasa

y proteína por Chen *et al.* (2019). Animales con una expresión significativamente mayor del gen tuvieron menos porcentaje de grasa y mayor porcentaje de proteína. Adicionalmente, Yuan & Xu, (2011) y Hou *et al.* (2010) reportaron SNPs en dicho gen. Los primeros identificaron asociaciones con color y composición (espesor de la grasa dorsal), y los segundos reportaron asociaciones con el espesor de la grasa dorsal y el porcentaje de carne. En ambos casos, los alelos favorables fueron los alelos de referencia (no mutantes). El SNP reportado por Hou *et al.* (2010) también tuvo asociaciones con variables diferentes de la calidad de la carne.

Entre los textos que estudiaron y reportaron asociaciones significativas en los mismos genes se puede mencionar el caso del gen CACNA2D1, reportado como gen candidato para el QTL asociado con el espesor de la grasa dorsal por Martins *et al.* (2021) y asociado con la composición de grasa y proteína por Chen *et al.* (2019). Animales con una expresión significativamente mayor del gen tuvieron menos porcentaje de grasa y mayor porcentaje de proteína. Adicionalmente, Yuan & Xu, (2011) y Hou *et al.* (2010) reportaron SNPs en dicho gen. Los primeros identificaron asociaciones con color y composición (espesor de la grasa dorsal), y los segundos reportaron asociaciones con el espesor de la grasa dorsal y el porcentaje de carne. En ambos casos, los alelos favorables fueron los alelos de referencia (no mutantes). El SNP reportado por Hou *et al.* (2010) también tuvo asociaciones con variables diferentes de la calidad de la carne.

Martins *et al.* (2021) también reportaron un QTL asociado con composición (espesor de grasa en la cadera) en el BTA5 y señalaron al gen APAF1 como candidato debido a su posición. El mismo gen fue asociado con suavidad por Leal-Gutiérrez *et al.* (2020). Animales con una carne más dura tuvieron una expresión significativamente mayor del gen. Caso similar con el gen CAPN1 estudiado por Frezarim *et al.* (2022) cuyos niveles de expresión fueron significativamente mayores en animales con carne más dura. Aunque este gen ha sido tradicionalmente asociado con la suavidad de la carne, Pinto *et al.* (2011) y Cafe *et al.* (2010) reportaron en sus estudios de validación que el SNP C6545T (CAPN1-4751) fue asociado, además, con el color del músculo, la composición (pérdidas por cocción) y la textura. El SNP C947G (CAPN1-316), además se de ser asociado con suavidad (Bonilla *et al.*, 2010; Cafe *et al.*, 2010; Miquel *et al.*, 2009) también fue asociado con composición (pérdidas por cocción) y textura (Cafe *et al.*, 2010).

Otro gen tradicionalmente asociado con la suavidad es el gen CAST que también fue señalado como gen candidato para un QTL asociado con suavidad por Magalhães *et al.* (2016). Frezarim

et al. (2022) y Giusti *et al.* (2013) coincidieron en sus experimentos que los niveles de expresión de dicho gen son significativamente mayores en animales con carne más dura. Mientras que Cafe *et al.* (2010) reportaron asociaciones de un SNP en el mismo gen con suavidad y composición (pérdidas por cocción).

En el gen MYOD1, los niveles de expresión fueron asociados con la suavidad por Tizioto *et al.* (2016) y un SNP fue asociado con composición (área del músculo del lomo) por Du *et al.* (2013). En general, animales que produjeron carne más suave (menores valores de fuerza de corte de Warner-Bratzler) tuvieron niveles de expresión del gen más bajos. En el BTA16, Mokry *et al.* (2013) reportaron un SNP asociado con el espesor de la grasa dorsal en la región cercana a las 0.99 Mpb junto con MYBPH como uno de los genes candidatos de acuerdo con su posición, y Muniz *et al.* (2020) reportaron el mismo gen con una expresión significativamente mayor en animales con carne más suave. Los niveles de expresión del gen FABP4 fueron asociados con la composición de ácidos grasos en dos diferentes estudios cuyos resultados coincidieron (Liu *et al.*, 2020; Maciel *et al.*, 2022), mientras que los dos estudios del gen MYH1 que asociaron su expresión con el color de la carne tuvieron resultados contrarios (Chardulo *et al.*, 2021; Lu *et al.*, 2021).

En total, el 55% de los SNPs reportados se encontraron en regiones exónicas, el 32% correspondieron a mutaciones en las 5' y 3' UTR, y el 13% fueron mutaciones intrónicas. De las mutaciones exónicas, el 47% de ellas correspondieron a mutaciones sinónimas. El SNP LEP-E2FB mostró asociaciones positivas con el espesor de la grasa dorsal (Carvalho *et al.*, 2012) y pérdidas por goteo (Pinto *et al.*, 2011); ambos estudios reportaron el mismo alelo favorable (C), sin embargo, este gen no se encontró entre los resultados de estudios de QTLs ni genes.

Por último, para integrar los resultados de genes asociados se consultaron las funciones moleculares y procesos biológicos en los que participan los 77 genes de las tablas XI y XII en la base de datos *PANTHER* (<http://www.pantherdb.org/>), así como las interacciones reportadas entre ellos con la base de datos *STRING* (<https://string-db.org/>). Se encontró que la mayoría de los genes tienen una función molecular de unión (37%), actividad catalítica (26%) y regulador molecular (12%) (figura 19a), mientras que los procesos biológicos en que participan son mayormente celulares (26%), de regulación (18%) y metabólicos (17%) (figura 19b). Las interacciones entre los genes reportados en las tablas XI y XII se confirman en la figura 20. En ella se observa una red completa de genes vinculados entre ellos por distintos criterios, siendo el más

común, la minería de textos, esto es la búsqueda de genes reportados juntos en los resultados de artículos experimentales. Tres subgrupos sobresalen en la red de genes: el subgrupo mayor contiene genes asociados con la composición (específicamente la distribución de la grasa en el músculo), el segundo subgrupo contiene genes involucrados en el desarrollo del músculo y el tercer subgrupo contiene genes asociados principalmente a la suavidad de la carne.

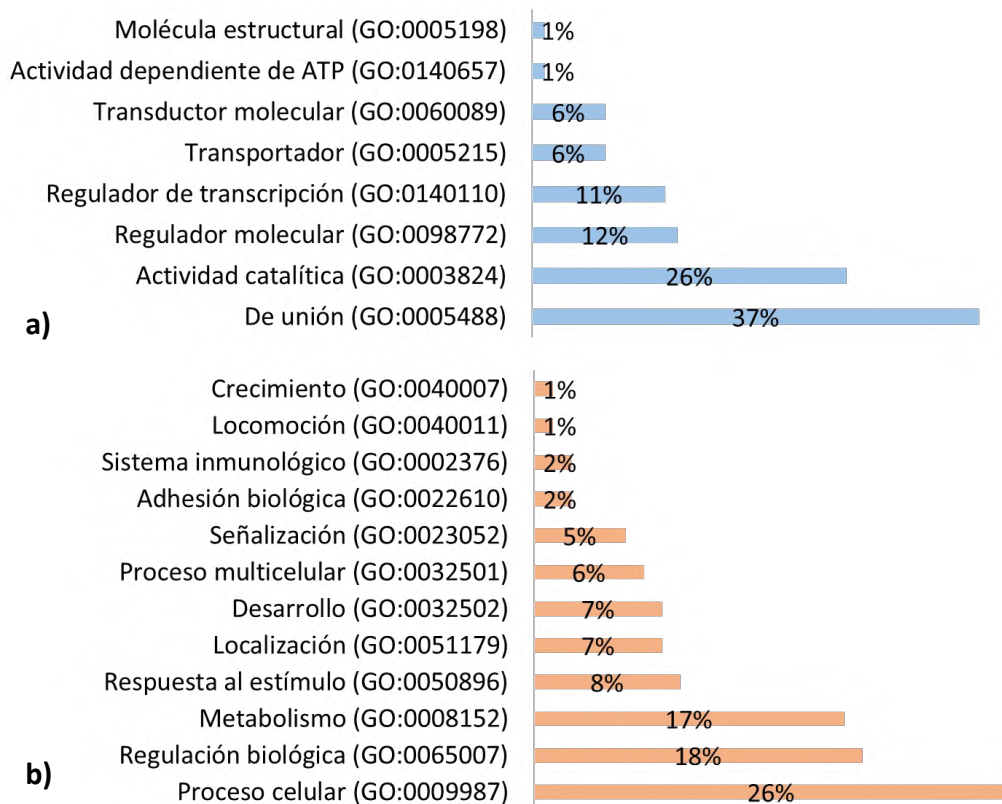


Figura 19. Funciones de genes asociados con calidad de la carne en BRT. Los 77 genes de las tablas XI y XII fueron consultados en la base de datos *PANTHER* para identificar su **(a) función molecular** y el **(b) proceso biológico** en el que participan. No todos los genes mostraron resultados, sin embargo, las funciones moleculares más comunes fueron de unión, actividad catalítica y de regulación molecular, mientras que los procesos biológicos en que participan la mayoría de los genes asociados con la calidad de la carne son procesos celulares, de regulación biológica y metabólicos.

Tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT. La revisión sistemática identificó 7 textos elegibles que reportaron 137 QTLs asociados con diversas características de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
1	41.52-41.83	CPS	BFT	EPA6	0.59	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
1	50.11	CPS	BFT	ALCAM	-	1.23	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
1	55.64-75.55	CLR	FAT (L*)	ATP13A5			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
1	64.47-64.63	CPS	RFT	MAATS1, NR1I2	0.85	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
1	64.84-64.86	CPS	RFT	GSK3 β	0.90	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
1	90.08-90.20	CPS	BFT	TBL1XR1	0.79	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
1	132.38	CPS	BFT	<u>SOX14</u>	-	9.41	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
1	134.24-139.37	CPS	pH	DNAJC13			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
2	7.34-7.44	CPS	MS	COL3A1	-	-	2.1x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
2	10.83	CPS	MS	<u>FSIP2</u>	-	-	7.5x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
2	12.76	CPS	BFT	<u>LOC787311</u>	-	0.57	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
2	55.95-56.19	CPS	RFT	<u>LRP1B</u>	0.06	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
2	61.91	CPS	BFT	<u>R3HDM1</u>	-	0.58	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
2	70.65	SBR	SP	<u>MARCO</u>	-	-	8.3x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
2	73.00-74.00	SVD	WBSF14	CLASP1, TFCP2L1, NIFK	0.19	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
2	129.84	JGS	SP	<u>LOC101909455</u>	-	-	7.9x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
2	139.65	CPS	BFT	<u>ARHGEF10L</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
3	13.19	CPS	BFT	<u>LOC100849046</u>	-	0.72	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
3	15.81	CPS	BFT	KCNN3	-	5.21	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
3	25.24-25.56	CPS	REA	<u>HMGCS2</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
3	38.26-51.71	CLR	MSL (L*)	ALG14			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
3	64.74	CPS	BFT	-	-	1.46	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
4	38.52-38.67	CPS	BFT	CACNA2D1	0.67	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
4	40.44-40.45	CPS	CL	ENSBTAG00000047646	-	-	5.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)

Continuación tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
4	52.53	CPS	BFT	<u>TFEC</u>	-	1.99	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
4	82.10	CPS	SP (CT)	<u>POU6F2</u>	-	-	2.4x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
4	92.66-92.85	CPS	BFT	FAM71F2, KCP	0.55	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
4	93.23-93.33	CPS	BFT	AHCYL2	0.80	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
5	31.35-32.18	SVD y CPS	WBSF y MS	OR8S27, ..., H1-7	1.12	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
5	47.65-47.83	CPS	MS	<u>IRAK3</u>	-	-	9.1x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
5	61.13	SVD	SP	<u>CFAP54</u>	-	-	4.1x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
5	62.69-62.84	CPS	RFT	TMPO, APAF1	0.89	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
5	68.62-69.48	CPS	MS	WASHC4, APPL2, C5H12orf75	0.60	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
5	76.21-77.32	CPS	MS	SYT10	0.53	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
5	105.05-105.29	CPS	CL	<u>NTF3</u>	-	-	5.7x10 ⁻⁰⁷	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
5	118.78-119.43	CPS	BFT	TTLL8	0.96	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
6	36.48-36.89	CPS	RFT	ABCG2, ..., IBSP	0.81	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
7	25.03	CPS	CL	<u>CHSY3</u>	-	-	8.2x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
7	50.18-50.40	CPS	BFT	CTNNA1, SIL1	0.71	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
7	53.87-54.20	CPS	RFT	ARHGAP26	0.65	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
7	92.55-92.68	SVD	SP	<u>ADGRV1</u>	-	-	8.9x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
7	98.39-98.77	SVD	WBSF	<u>CAST, ERAP1</u>	0.46	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
8	0.37	CPS	MS	<u>ANXA10</u>	-	-	7.3x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
8	1.61-1.63	CPS	BFT	CLCN3	0.89	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
8	1.87-1.98	CPS	BFT	MFAP3L, AADAT	0.72	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
8	30.23	CPS	SP (CT)	<u>NFIB</u>	-	-	5.8x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
8	87.00-88.00	CPS	pH	<u>LOC101907579</u>	4.1	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
8	95.51	CPS	BFT	<u>SMC2</u>	-	1.46	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)

Continuación tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
8	109.33-109.99	CPS	RFT	CDK5RAP2	0.51		-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
9	11.71	CPS	BFT	<u>RIMS1</u>	-	0.52	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
9	28.26	JGS	SP	TRDN	-	-	6.9x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
9	96.62	CPS	BFT	<u>RSPH3</u>	-	0.66	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
10	7.38-8.80	CLR	MSL y FAT (L*)	IQGAP2, CRHBP, WDR41			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
10	9.74-15.32	CPS	CL	DMGDH, CMYA5			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
10	18.13-18.15	CPS	BFT	<u>THSD4</u>	-	11.12	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
10	59.86-60.99	SVD	WBSF	GABPB1, ..., FAM227B	0.69	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
10	80.16-80.27	CPS	RFT	RAD51B	0.64	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
10	100.01-100.99	CPS	REA	<u>KCNK10</u>	0.23	-	-	(Santiago <i>et al.</i> , 2017)
11	27.76-27.89	CPS	MS	SRBD1	-	-	2.6x10 ⁻⁰⁶	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
11	42.86	CPS	BFT	<u>BCL11A</u>	-	0.69	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
11	65.62	CPS	BFT	<u>ETAA1</u>	-	2.51	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
11	83.20-83.27	CPS	RFT	NBAS	0.54		-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
12	10.04	CPS	BFT	<u>LOC786945</u>	-	0.9	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
12	36.01-37.99	CLR	FAT (a*)	ATP12A	1.21	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
12	54.28	CPS	CL	<u>LOC112449159</u>	-	-	5.8x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
13	20.78	CPS	BFT	MALRD1	-	3.51	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
13	33.22	CPS	BFT	EPC1	-	1.04	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
13	42.61-43.12	CPS	REA	APMAP			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
13	60.20-60.21	CPS	CL	<u>SIRPD</u>	-	-	7.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
13	63.27-65.39	CPS	REA	ERGIC3, DYNLRB1, NCOA6			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
13	71.00-72.00	SVD	WBSF7	PTPRT	0.1	-		(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
13	76.50	SBR	SP	<u>ZMYND8</u>	-	-	9.5x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)

Continuación tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
14	15.51-15.79	CLR	FAT (L*)	<u>FER1L6</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
14	23.05–23.66	SVD	WBSF	<u>LYPLA1</u>	0.72	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
14	24.34–25.03	SVD	WBSF	<u>PLAG1</u>	0.67	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
14	34.16	CPS	CL	<u>PREX2</u>	-	-	8.6x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
14	46.35-46.42	CPS	RFT	EXT1	0.52	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
15	54.78-55.62	CPS	MS	<u>CHRD12</u> , MAP6	0.56	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
16	0.99	CPS	BFT	<u>MYBPH</u> , <u>CHI3L1</u>	-	2.07	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
16	24.56	CPS	BFT	<u>CNIH4</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
16	43.78-44.69	CPS	MS	CLSTN1, PIK3CD	0.48	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
17	47.45-47.46	CPS	BFT	TMEM132D	0.80	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
17	58.00-59.00	CPS	WHC	<u>SUDS3</u>	0.10	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
17	68.65-69.72	CLR	FAT (L*)	<u>CRYBA4</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
18	16.62-17.01	CPS	RFT	ABCC11, N4BP1	0.53	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
18	44.46-44.54	CLR	FAT (L*)	<u>GARRE1</u>			<10 ⁻⁰⁵	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
18	49.28-50.23	SVD	WBSF	NUMBL	-	-	8.2x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
18	55.31	JGS	SP	<u>LIG1</u>	-	-	6.7x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
18	62.45-63.67	CPS	SP (CT)	RPS9, ..., NLRP5	-	-	4.3x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	17.03	SBR	SP	ASIC2	-	-	3.4x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	21.92	SVD	WBSF	<u>BLMH</u>	-	-	9.8x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	22.10-22.39	CPS	BFT	TLCD3A, VPS53, RPH3AL	0.68	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
19	23.85	SVD	WBSF	<u>SMG6</u>	-	-	1.5x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	34.57	CPS	SP (CT)	<u>SLC47A1</u>	-	-	4.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	37.97	CPS	BFT	<u>NGFR</u> , <u>GIP</u>	-	4.88		(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
19	45.89-45.96	JGS	SP	<u>GOSR2</u>	-	-	4.8x10 ⁻⁰⁶	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
19	47.51-47.74	JGS	SP	<u>MRC2</u>	-	-	1.9x10 ⁻⁰⁶	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)

Continuación tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
19	55.73-56.50	CPS	RFT	TRIM65, ..., OTOP2	0.53	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
19	56.57-56.58	CPS	MS	<u>MYO15B</u>	-	-	4.9x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
21	21.47-21.62	CPS	BFT	ZNF710, IDH2, CIB1	0.52	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
21	65.83-66.41	SVD	WBSF	<u>EML1</u>	0.59	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
22	1.84-1.99	CPS	BFT	SLC4A7	0.68	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
22	43.14-43.84	CPS	RFT	FLNB, SLMAP, ASB14	0.65	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
23	24.00-25.00	CLR, SVD y CPS	REA, WBSF0, MSL (L*), FAT (L*), CL	PKHD1, ..., <u>ELOVL5</u>	0.14	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
24	33.29	CPS	CL	<u>LAMA3</u>	-	-	1.7x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
25	2.25-2.89	CPS	MS	PRSS33, ..., C25H16orf90	0.61	-	-	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
25	42.68	CPS	BFT	<u>FAM20C</u>	-	2.89	-	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
26	27.59-27.87	CPS	RFT	SORCS1	0.74	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
26	35.91	CPS	SP (CT)	<u>ATRNL1</u>	-	-	7.6x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
26	43.01-44.00	CLR	FAT (b*)	CPXM2, <u>LOC100138608</u>	0.11	-	-	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
26	51.38	CPS	SP (CT)	<u>BNIP3</u>	-	-	3.6x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
27	13.37-13.39	SVD	WBSF	<u>RWDD4A</u>	-	-	1.6x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
27	14.39-14.40	CPS	RFT	TRAPPC11	0.57	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
28	41.90	JGS	SP	<u>MMRN2</u>	-	-	5.2x10 ⁻⁰⁷	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
29	4.22	SVD	SP	-	-	-	6.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
29	10.17	CPS	SP (CT)	<u>CREBZF</u>	-	-	6.7x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
29	31.86-32.22	CPS	BFT	ETS1, FLI1, KCNJ1	0.88	-	-	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
29	41.62	SVD	SP	<u>TUT1</u>	-	-	5.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
29	42.36	CPS	SP (CT)	<u>LGALS12</u>	-	-	7.7x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
29	43.71	CPS	SP (CT)	<u>EHD1</u>	-	-	2.7x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)

Continuación tabla X. QTLs de calidad de la carne en ganado BRT.

BTA	Rango o ubicación (Mpb) ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Genes ⁴ asociados o candidatos	Criterio ⁵			Cita
					σ^2 (%)	%dEBV	Valor de p	
29	46.53	SVD	WBSF	<u>LRP5</u>	-	-	9.0x10 ⁻⁰⁵	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)

¹Mpb: Millón de pares de bases. Las regiones en negritas fueron asociadas también con características diferentes de la calidad de la carne en los mismos experimentos.

²CPS: Composición, SBR: Sabor, SVD: Suavidad, JGS: Jugosidad, CLR: Color.

³Por sus siglas en inglés, BFT: Espesor de la grasa dors

al, RFT: Espesor de la grasa en la cadera, MS: Grado de marmoleo (USDA), SP: Panel sensorial, WBSF: Fuerza cortante Warner-Bratzler [Los valores de fuerza de corte de Warner-Bratzler representan la cantidad de fuerza requerida para cortar un núcleo de 2.54 cm de una muestra de carne cocida y templada. Es la técnica instrumental más aceptada para determinar la ternura de la carne. Cuanta menos fuerza se requiera para cortar la muestra de carne, más tierno será el producto (Aslan *et al.*, 2010)], CL: Pérdidas por cocción [Se define como la pérdida de agua y materia soluble de la carne durante la cocción. Dichas pérdidas se producen como resultado de la evaporación y el goteo del agua (Aaslyng *et al.*, 2003; Gál *et al.*, 2022)], CT: Tejido conjuntivo, REA: Área del ojo de la costilla [Es el área de la superficie del músculo *longissimus dorsi* (ojo) entre las costillas 12 y 13 de la canal. Se mide en pulgadas cuadradas, es un indicador importante de la musculatura y es el lugar donde se determina el grado de calidad de la carne (Nash, 2017)], WHC: Capacidad de retención de agua [Se define como una característica medible relacionada con la capacidad de retener el agua inherente en la carne bajo la influencia de factores intrínsecos (genotipo) y extrínsecos (métodos de tratamiento previos y posteriores al sacrificio) (Du *et al.*, 2021)], FAT: Grasa, MSL: Músculo, L*, b*, a*: Son parámetros del color de la carne. L* mide de la oscuridad a la luminosidad (mayor L* indica un color más claro), a* mide el enrojecimiento (mayor a* indica un color más rojo), b* mide la amarillez (mayor b* indica un color más amarillo) (Barkley *et al.*, 2018)

⁴Todos los nombres de los genes fueron actualizados de acuerdo con el ensamblaje más reciente del genoma bovino en NCBI (2022). Los genes subrayados se encuentran en las cercanías de la región reportada. Los genes en cursiva corresponden a micro ARNs (μ ARN), ARNs no codificantes (nc ARN) o pseudogenes. Los QTLs con más de tres genes candidatos contienen puntos suspensivos entre el gen más cercano al inicio de la región reportada y el gen más cercano al final de la misma. La lista completa de genes candidatos se encuentra en los artículos originales.

⁵Los textos elegibles tuvieron criterios propios para la determinación de la importancia o significancia de sus resultados, algunos utilizaron los valores de varianza genética aditiva (σ^2), otro utilizó valores de p y otro la varianza del valor reproductivo estimado desregresado [%dEBV, el porcentaje de varianza de dEBV es el modelo R² del análisis final que ajusta todos los SNP como efectos fijos en un análisis de regresión (Mokry *et al.*, 2013)]. Aunque en varios casos se identificó más de un marcador molecular en la región genómica de interés, los valores de cada uno de los criterios en la tabla corresponden al SNP con el valor más significativo en cada caso.

Tabla XI. Genes asociados con calidad de la carne en ganado BRT. La revisión sistemática identificó 11 textos elegibles que en total reportaron 2 281 genes asociados con diversas características de calidad de la carne, de estos, los 67 genes de mayor relevancia se muestran aquí.

Gen ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Criterio ⁴	FC ⁵	Valor de P	Cita
<u>CAPN1</u>	SVD	WBSF	ToM/TeM	1.47	0.0143	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>CAPN2</u>	SVD	WBSF	ToM/TeM	1.53	0.0009	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>CAST</u>	SVD	WBSF	ToM/TeM	1.33	0.0183	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>CAST</u>	SVD	WBSF y MFI	ToM/TeM	3	< 0.05	(Giusti <i>et al.</i> , 2013)
<u>DNAJA1</u>	SVD	WBSF	ToM/TeM	1.50	0.001	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>FABP4</u>	CPS	IMF	H/L	13.88	< 0.01	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>HSPB1</u>	SVD	WBSF	ToM/TeM	1.43	0.0225	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>MSTN</u>	CPS	REA	L/H	1.76	0.0132	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<u>MYH1</u>	CLR, SVD y CPS	MSL (L* y a*), WBSF, SL y pH	H/L, ToM/TeM, L/H y H/L	9.5	< 0.05	(Lu <i>et al.</i> , 2021)
<u>SCD</u>	CPS	IMF	H/L	1.59	0.03	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>SREBF1</u>	CPS	IMF	H/L	1.09	0.04	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>VEGFA</u>	CPS	IMF	H/L	1.5	< 0.01	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>WNT10B</u>	CPS	IMF	H/L	1.53	0.01	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>ZNF423</u>	CPS	IMF	H/L	1.39	0.02	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
Gen	Variable asociada	Medición o valoración	Criterio	log2 (FC) ⁵	Valor de P	Cita
ABCC2	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-3.38	0.0232	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
ADCY1	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	3.76	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
ADIPOQ	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 3.45	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
APAF1	SVD	WBSF y SP	ToM/TeM	0.7, 0.7	0.0083, 0.088	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
CACNA2D1	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.06	0.0151	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
CCDC190	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.67	0.0018	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
CHRNA1	SVD	MFI	TeM/ToM	130.32	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)

Continuación tabla XI. Genes asociados con calidad de la carne en ganado BRT.

Gen ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Criterio ⁴	log2 (FC) ⁵	Valor de P	Cita
CLIC5	SVD	WBSF y SP	ToM/TeM	0.6, 0.9	0.01, 0.013	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
COL11A2	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-2.51	0.0002	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
COL4A5	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	1.38	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
COL6A2	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	1.40	< 0.05	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
CPE	CPS	MS	L/H	154.37	5.01x10 ⁻⁰⁵	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
FABP4	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 3.96	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
FABP7	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 3.72	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
FADS6	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.42	0.0069	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
FAM184B	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.52	0.0003	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
FAM83H	SVD	WBSF y SP	ToM/TeM	-0.7, -0.6	0.0047, 0.067	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
FASN	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	5.16	3.76x10 ⁻⁰⁶	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
FERMT3	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.80	0.0254	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
GOS2	SVD	WBSF y SP	ToM/TeM	-1.5, -1.5	0.0017, 0.067	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
GABARAPL1	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.83	0.0339	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
HBB	CPS	MS	L/H	206.30	5.01x10 ⁻⁰⁵	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
IFI27	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-2.71	0.0151	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
IFI44	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.68	0.0244	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
IFITM3	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.10	0.0148	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
IFRD1	CPS y SVD	MS y WBSF	L/H y ToM/TeM	1.1, 1.2	0.048, 0.029	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
LIPE	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 2.00	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
LYPD6	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-2.25	0.0052	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
MYBPH	SVD	MFI	TeM/ToM	0.93	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
MYH1	CLR	MSL (L*, a* y b*)	H/L	-1.8100	< 0.05	(Chardulo <i>et al.</i> , 2021)
MYH2	CLR	MSL (L*, a* y b*)	H/L	-0.4600	< 0.05	(Chardulo <i>et al.</i> , 2021)
MYL6	SVD	MFI	TeM/ToM	0.70	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
MYOD1 ⁴	SVD	WBSF (7 y 14)	NA	-	0.0029, 0.0069	(Tizioto <i>et al.</i> , 2016)

Continuación tabla XI. Genes asociados con calidad de la carne en ganado BRT.

Gen ¹	Variable asociada ²	Medición o valoración ³	Criterio ⁴	log2 (FC) ⁵	Valor de P	Cita
NMRAL1	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.24	0.0435	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
NR4A2	CPS	MS	L/H	-180.03	5.01x10 ⁻⁰⁵	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
NRCAM	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	3.04	0.0007	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
PCBD1	CPS	MS	L/H	-422.51	0.0001	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
PCK1	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 3.14	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
PIP4K2B	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.08	0.0061	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
PLIN1	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	- 3.93	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
PLN	CPS y SVD	MS y WBSF	L/H y ToM/TeM	0.9, 0.6	0.078, 0.035	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
PPARGC1A	CPS	PUFAs, C18:0 y C18:2	L/H, H/L y L/H	3.14	< 0.01	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
PTGES	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.77	0.0335	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
RAET1G	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	3.32	8.82x10 ⁻⁰⁶	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
RGS1	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.24	0.0002	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
RUFY3	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.09	0.0067	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
SH3GL3	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-2.55	0.0072	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
SIX2	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.11	0.0077	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
SLC16A7	CPS	MS	L/H	-238.45	5.01x10 ⁻⁰⁵	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
SLC6A2	CPS	MS	L/H	147.61	5.01x10 ⁻⁰⁵	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
STEAP4	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	-1.19	0.0484	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
TRIM55	SVD	MFI	TeM/ToM	0.71	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
TRIM63	SVD	MFI	TeM/ToM	-0.66	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
TRIOBP	SVD	MFI	TeM/ToM	-0.69	≤ 0.001	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
WDR73	CPS	MS	L/H	-0.5	0.05	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
ZBTB21	CPS	FAT (%) y PTN (%)	H/L y L/H	1.05	0.0084	(Chen <i>et al.</i> , 2019)

¹Todos los nombres de los genes fueron actualizados de acuerdo con el ensamblaje más reciente del genoma bovino en NCBI (2022). Los genes subrayados corresponden a estudios de validación. Los genes en negritas fueron asociados con características diferentes de la calidad de la carne en los mismos textos.

²CPS: Composición, SVD: Suavidad, CLR: Color.

³Por sus siglas en inglés, MS: Grado de marmoleo (USDA), SP: Panel sensorial, WBSF: Fuerza cortante Warner-Bratzler (7 y 14 se refiere a los días *post mortem* transcurridos cuando se evaluó la característica), MFI: Índice de fragmentación miofibrilar, IMF: Grasa intramuscular, REA: Área del ojo de la costilla, PUFAs: Ácidos grasos poliinsaturados, SL: Longitud del sarcómero [El sarcómero es la unidad contráctil fundamental de los músculos. La carne con sarcómeros contraídos tiende a ser más dura (Chacón, 2004)], C18:0 es ácido esteárico, C18:2 es ácido linoleico, PTN es proteína, FAT es grasa, MSL es músculo, L*, b* y a* son parámetros del color de la carne. L* mide de la oscuridad a la luminosidad, a* mide el enrojecimiento y b* mide la amarillez.

^{4, 5}Los textos elegibles tuvieron criterios propios en el establecimiento de sus experimentos, así como en la presentación de resultados. Los resultados de la primera parte de la tabla expresaron las diferencias entre grupos con valores extremos de calidad la carne como *fold change* (FC), mientras que en la segunda parte de la tabla los resultados se expresaron como el logaritmo base 2 del FC. La única excepción a la metodología de expresión diferencial fue el caso de Tizioto *et al.* (2016), en el cual utilizaron un análisis de regresión lineal con todas las muestras que representaban la distribución normal de las características WBSF7 y WBSF14 por lo que sólo reportan los valores de *p*. Para interpretar fácilmente los resultados, la columna “criterios” contiene el diseño de los experimentos como una relación cuya base es el control para cada una de las mediciones. H: Mayor valor (*high*), L: Menor valor (*Low*), ToM: Carne dura (*tough meat*) y TeM: Carne suave (*tender meat*). Si $FC > 1$ o $\log_2 FC > 0$ el gen está más expresado en el tratamiento, si $FC < 1$ o $\log_2 FC < 0$ el gen está más expresado en el control.

[La cuantificación relativa relaciona la señal de PCR del transcrito objetivo en un grupo de tratamiento con la de otra muestra, como un control no tratado. El método $2^{-\Delta\Delta CT}$ es una forma conveniente de analizar los cambios relativos en la expresión génica a partir de experimentos de PCR cuantitativa en tiempo real. Usando dicho método, los datos se presentan como el cambio en la expresión génica normalizado a un gen de referencia endógeno y en relación con el control no tratado. Para la muestra de control no tratada, $\Delta\Delta CT$ es igual a cero y 2^0 es igual a uno, de modo que el cambio en la expresión génica (FC) en relación con el control no tratado es igual a uno, por definición. Para las muestras tratadas, la evaluación de $2^{-\Delta\Delta CT}$ indica el cambio en la expresión génica (FC) en relación con el control no tratado (Livak & Schmittgen, 2001). Sin embargo, las proporciones logarítmicas se utilizan a menudo para el análisis y la visualización de los FC. El logaritmo en base 2 es el más utilizado, ya que es fácil de interpretar. Por ejemplo, una duplicación en la escala original (FC=2) es igual a $\log_2 FC$ de 1, una cuadruplicación (FC=4) es igual a $\log_2 FC$ de 2 y así sucesivamente. Por el contrario, la medida es simétrica cuando el cambio disminuye en una cantidad equivalente; por ejemplo, una reducción a la mitad (FC=0.5) es igual a $\log_2 FC$ de -1, una reducción de un cuarto (FC=0.25) es igual a $\log_2 FC$ de -2 y así sucesivamente. Esto conduce a gráficos más agradables estéticamente, ya que los cambios exponenciales se muestran como lineales y, por lo tanto, aumenta el rango dinámico (Love *et al.*, 2014).]

Tabla XII. SNPs asociados con la calidad de la carne en ganado BRT. La revisión sistemática identificó 17 textos elegibles que en total reportaron 31 SNPs asociados con diversas características de la calidad de la carne.

Gen ¹	Cambio ²		Variable asociada ³	Medición ⁴	Favorable ⁵		Valor de p	Cita
	Nucleótido	Aminoácido			Alelo	Genotipo		
ANGPTL3	T38C	NA	SVD y CPS	WBSF y REA	T	TT	0.000 y 0.015	(Chen <i>et al.</i> , 2015)
ANGPTL3	A104T	Ile9Phe	SVD	WBSF	A	AA	0.003	(Chen <i>et al.</i> , 2015)
ANGPTL3	A509G	Gln144Arg	SVD y CPS	WBSF y REA	A	AA	0.000 y 0.015	(Chen <i>et al.</i> , 2015)
<u>ANK1</u>	NC	NA	CLR	MSL (a*)	B	AB y BB	<0.05	(Borges <i>et al.</i> , 2014)
<u>ASAP1</u>	A279401G	NA	SVD	WBSF	A	AG	0.008	(Tizioto <i>et al.</i> , 2012)
CACNA2D1	C526740G	Cys/Trp	CLR y CPS	MSL y BFT	C	CC	0.0297 y <0.0001	(Yuan & Xu, 2011)
CACNA2D1	A526745G	Asp/Gly	CPS	MP y BFT	A	AA	0.0128 y 0.0023	(Hou <i>et al.</i> , 2010)
<u>CAPN1</u>	<i>C6545T</i>	NA	CLR	MSL (a* y b*)	T	TT	<0.05	(Pinto <i>et al.</i> , 2011)
<u>CAPN1</u>	<i>C947G</i>	Ala316Gly	SVD	WBSF	C	CG	0.0498	(Bonilla <i>et al.</i> , 2010)
<u>CAPN1</u>	<i>C6545T</i>	NA	SVD, CPS y OTR	WBSF (1, 7), CL1 y TXT7	C	CT y TT	<0.001 y <0.05	(Cafe <i>et al.</i> , 2010)
<u>CAPN1</u>	<i>C947G</i>	Ala316Gly	SVD, CPS y OTR	WBSF7, CL7 y TXT7	G	GG	<0.05	(Cafe <i>et al.</i> , 2010)
<u>CAPN1</u>	C947G	Ala316Gly	SVD	WBSF	C	CC	< 0.05	(Miquel <i>et al.</i> , 2009)
<u>CAPN3</u>	G1538+225T	NA	SVD y OTR	WBSF7 y TXT7	G	GG	0.002 y 0.019	(Cafe <i>et al.</i> , 2010)
<u>CAST</u>	A42832G	NA	SVD y CPS	WBSF y CL (1, 7)	A	AA	<0.001 y <0.05	(Cafe <i>et al.</i> , 2010)
CEBPA	C271A	Arg/Arg	CPS	UBF Y UMAR	A	CA	< 0.01 y <0.05	(Wang <i>et al.</i> , 2011)
<u>LEP</u>	<i>C305T</i>	Arg25Cys	CPS	DL7	C	CC	<0.05	(Pinto <i>et al.</i> , 2011)
<u>LEP</u>	<i>C305T</i>	Arg25Cys	CPS	BFT	C	CT y CC	0.013	(Carvalho <i>et al.</i> , 2012)
MYF5	T526A	NC	SVD y CPS	PS y BFT	A	TA	0.02 y 0.043	(Ujan <i>et al.</i> , 2011)
MYOD1	G782A	NC	CPS	LMA	A	AA y GA	0.0302	(Du <i>et al.</i> , 2013)
NR3C2	T115C	Ser/Pro	CPS	CL	C	CC	0.0423	(Poletti <i>et al.</i> , 2015)
NR3C2	T570C	NC	CLR y CPS	MSL (a*) y CL	C	CC	0.0446 y 0.0398	(Poletti <i>et al.</i> , 2015)

Continuación tabla XII. SNPs asociados con la calidad de la carne en ganado BRT.

Gen ¹	Cambio ²		Variable asociada ³	Medición ⁴	Favorable ⁵		Valor de p	Cita
	Nucleótido	Aminoácido			Alelo	Genotipo		
POMC	T6586G	NA	CPS	UBF y ULMA	T	TT	0.0212 y <0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	C6694T	Pro62Pro	CPS	ULMA	T	CT y TT	<0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	T6706C	Asp66Asp	CPS	ULMA	C	TC	<0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	C6769T	Phe87Phe	CPS	UBF y ULMA	C	CC	0.0271 y 0.0025	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	C6796T	Ser96Ser	CPS	ULMA	T	CT	<0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	C6810T	Ala101Val	CPS	ULMA	T	CT	<0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
POMC	C7216T	Gly236Gly	CPS	UBF y ULMA	C	CC	<0.0001	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
TG	T1355C	NA	CPS	MP	C	TC	0.0374	(Zhang <i>et al.</i> , 2015)
TG	G1356A	NA	CPS	LMA	G	GG	0.022	(Zhang <i>et al.</i> , 2015)
<u>TG</u>	<i>C537T</i>	NA	CPS	IMF	T	CT	0.0074	(Bonilla <i>et al.</i> , 2010)
TG	T354C	NA	CPS	MS	C	CC	0.0226	(Hou <i>et al.</i> , 2011)
TG	G392A	NA	CPS	MS	A	AA	<0.05	(Hou <i>et al.</i> , 2011)
TG	A430G	NA	CPS	MS	G	GG	<0.05	(Hou <i>et al.</i> , 2011)
TG	T433G	NA	CPS	MS	C	CC	<0.05	(Hou <i>et al.</i> , 2011)

¹Todos los nombres de los genes fueron actualizados de acuerdo con el ensamblaje más reciente del genoma bovino en NCBI (2022). Los genes subrayados corresponden a estudios de validación.

²Los SNPs en cursivas también se conocen como CAPN1-4751, CAPN1-316, LEP-E2FB y TG5, en orden de aparición. Los SNPs en negritas fueron asociados también con características diferentes de la calidad de la carne en los mismos textos. NC: No contiene, las mutaciones sinónimas se encuentran en cursivas, NA: No aplica, es el caso de mutaciones intrónicas y en las 3' o 5'UTR.

³CPS: Composición, SVD: Suavidad, CLR: Color, OTR: Otra.

⁴Por sus siglas en inglés, WBSF: Fuerza cortante Warner-Bratzler, REA: Área del ojo de la costilla, MSL es músculo, a* y b* son parámetros del color: a* mide el enrojecimiento, b* mide la amarillez, BFT: Espesor de la grasa dorsal, MP: Porcentaje de carne, CL: Pérdidas por cocción, TXT: Textura, MS: Grado de marmoleo (criterio GB/T17238-1998, China), UMAR: MS por ultrasonido, DL: Pérdidas por goteo, SP: Panel sensorial, LMA: Área del músculo del lomo, ULMA: LMA por ultrasonido, UBF: BFT por ultrasonido, IMF: Grasa intramuscular, 1, 7 y 14 se refieren a los días *post mortem* transcurridos cuando se evaluó la característica.

⁵Para los estudios con más de una asociación cuyos beneficios se contraponen, el alelo y genotipo favorable corresponde a la medición en negritas.

9. Discusión.

9.1. Sobre las búsquedas piloto.

Durante los últimos 20 años los avances tecnológicos en biología molecular y bioinformática han hecho posible elucidar funciones fisiológicas complejas a nivel de genes para comprender mejor la poligenia de la calidad de la carne en especies domésticas de interés como los bovinos, y los resultados, por ser extensos han sido depositados en bases de datos las cuales en ocasiones son de acceso público. Los resultados de búsqueda en la [sección 8.1](#) muestran, por un lado, que el estado actual del presente tema de investigación está vivo y su dinamismo ha aumentado en las últimas dos décadas (figura 8), y, por otro lado, que debido a que la mayoría de artículos publicados son experimentos individuales, la necesidad de estrategias de revisión es clave para el avance de la materia en poblaciones específicas.

En ese contexto, se realizó una búsqueda de artículos experimentales en las bases de datos PubMed y Scielo, cuyos resultados permitieron recopilar 137 QTLs, 67 genes y 31 SNPs asociados con la calidad de la carne en BRT. Con esto se obtuvo la primera revisión sistemática libre de restricciones en cuanto a variables de la calidad de la carne estudiadas, razas utilizadas y el lugar de origen de los textos para el tema investigado. Los resultados incluyen una lista de genes candidatos actualizada y específica de razas en regiones tropicales, así como una comprensión general de las estrategias que se llevan a cabo en otros países para mejorar la calidad de la carne bovina.

Diversos autores coinciden en que para una mejor comprensión de las funciones biológicas de los genes son necesarios los estudios integrados de más de un marcador molecular (Chardulo *et al.*, 2021; Diniz *et al.*, 2019; Leal-Gutiérrez *et al.*, 2020). Considerando lo anterior, se propuso la búsqueda de estudios de SNPs, genes y QTLs durante la fase α de la metodología. Además, el diseño de búsqueda final utilizado (tabla VI), permitió obtener textos útiles para las discusiones de forma sistemática, de modo que, si bien el interés primario fueron estudios en BRT, también se obtuvo información sobre el tema en *Bos taurus* (dicha información se discute más adelante). La distribución de los años de publicación entre los textos potenciales y elegibles (figura 14a) cuyas curvas tienden a ser paralelas, implica que aún después del proceso de selección, la fracción de textos elegibles es representativa de la distribución real de los años en los textos. En general, la curva de textos potenciales fue bimodal con una cantidad de resultados mayor en los años

2013-2014 y 2019-2020, que coinciden con la distribución de resultados de PubMed (figura 9) y parcialmente con Scielo (figura 10).

Los textos que realizaron estudios de SNPs representaron el 60% de los elegibles, mientras la que proporción de textos que realizaron estudios de genes y QTLs fue algo similar (21 y 19%, respectivamente, figura 18). Esto pudiera estar relacionado con el costo y tiempo que requieren los experimentos en cada caso, así como la cantidad de información que generan. Por ejemplo, el uso de chips de SNPs para los estudios de QTLs se encuentra cerca de los 2700 pesos mexicanos por animal (Xu *et al.*, 2021), mientras que los experimentos en el estudio de genes y SNPs utilizan tecnologías más accesibles como la PCR. Así mismo, los resultados de estudios de búsqueda y validación de QTLs y genes requieren, regularmente, de un procesamiento de información bastante robusto, por lo que además de técnicas moleculares, utilizan otras bases de datos y herramientas de ellas como en el CattleQTLDB o NCBI, y software como *Gene Ontology* (GO) o *Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes* (KEGG), lo cual se traduce a un periodo de investigación mucho más largo. Los estudios de SNPs, científicamente igual de trascendentes que los de QTLs y genes, al ser tan específicos y dirigidos permiten un manejo de la información mucho más ágil y en formatos simples, por lo que casi nunca requieren publicar materiales complementarios y, por ende, su investigación y publicación es más periódica que la de los otros.

9.2 Sobre la selección de los textos.

Las tres mayores causas de eliminación se encontraron en el 77% de los textos evaluados (figura 12), y se referían a detalles en el establecimiento de experimentos como el marcador molecular utilizado, las mediciones de la calidad de la carne (ausentes o diferentes), así como sus objetivos. Lo anterior resalta la importancia de la fase c de la metodología, que entre otras actividades implicó la selección manual e individual de cada uno de los textos potenciales con ayuda de la hoja de selección de textos. Entre los textos con estudios de marcadores moleculares diferentes de los establecidos en los criterios de inclusión y exclusión se encontraron proteínas, polimorfismos *indel* y dinucleótidos, haplotipos, transcritos alternativos de un gen (isoformas), otros tipos de ARN (especialmente los relacionados con la regulación de la expresión génica) y rutas metabólicas. Dichos textos, a pesar del gran valor científico que tienen no contribuían a alcanzar los objetivos aquí establecidos ([sección 4 y 5](#)).

La exhaustividad de la búsqueda de textos e información se refleja en las estrategias planteadas en las etapas *a*, *c* y *d* de la metodología. Durante la etapa *a*, se evaluaron cinco bases de datos como potenciales fuentes de textos en el establecimiento del diseño de búsqueda; se solicitaron cinco artículos que no estaban disponibles para consulta en la etapa de selección, todos con respuestas positivas excepto en uno; y en la etapa de extracción de datos se solicitó información extra a los autores de correspondencia para dieciocho diferentes textos. Adicionalmente, la selección de textos y extracción de datos incluyó también la evaluación de materiales complementarios en artículos que los contenían. Para reducir los sesgos de selección y evaluación, durante la etapa *c* de la metodología se hicieron mejoras a la hoja de selección para afinar cada vez más los límites del estudio, un ejercicio similar al pilotaje de rutina de Long (2014) en la etapa *d*, con el objetivo esclarecer la definición de las variables evaluadas y no dar lugar a la duda ante la elección o rechazo de algún texto en particular. Así mismo, cada fase de la selección y extracción de datos se realizó por duplicado, de forma ciega e independiente con dos revisores distintos (Manterola *et al.*, 2013; Pértega & Pita-Fernández, 2005).

Para reducir el sesgo publicación se utilizaron tres idiomas de búsqueda y se verificó manualmente que no existieran textos duplicados en la etapa *c* de la metodología. Así mismo, textos que reportaron asociaciones no significativas con el marcador molecular evaluado y la calidad de la carne, fueron considerados elegibles si cumplían con los demás criterios de inclusión y exclusión. Sus aportes se consideraron en todos los resultados previos a la tabla X (Manterola *et al.*, 2013; Pértega & Pita-Fernández, 2005). La base de datos Scielo proveyó el 100% de los textos potenciales en español y portugués, lo que permitió una muestra más heterogénea, mientras que de PubMed sólo se recuperaron textos en inglés. La distribución de los tres idiomas en los textos potenciales y elegibles tuvo una presencia similar.

Para reducir el sesgo del observador, no se consideró el nombre de la revista, de los autores ni de la institución científica de origen como criterio de inclusión o exclusión en la selección de textos ni como valores para extracción de datos, por lo que dicha información no se encuentra en las hojas de selección y extracción de datos diseñadas (anexos B y C) (Manterola *et al.*, 2013). Atendiendo también la sugerencia de Pértega & Pita-Fernández (2005) respecto de la evaluación de la calidad metodológica de los textos elegibles, se decidió considerarla como una variable más a tener en cuenta en la interpretación de los resultados. Para ello, también se registró el sexo de

las poblaciones bovinas, su edad, dieta, tamaño de muestra, tejido del cual se extrajo la muestra de ADN o ARN, y en el caso de estudios de genes, los análisis de diferencias significativas entre poblaciones (ANOVA o pruebas de Tukey), mismas que se discutirán más adelante.

De especial interés es que los resultados de genes y QTLs mostraron distintas formas de presentación de acuerdo con los criterios de cada grupo de investigadores. Dichos criterios fueron respetados en las tablas X y XI. Sin embargo, esto ejemplifica un poco el reto de los metaanálisis en la homogenización de los resultados previo al estudio estadístico. Los resultados de SNPs, por otro lado, se mostraron más homogéneos, ya que, al parecer, el valor p como estadístico tiene preferencia en la comunidad científica. De acuerdo con Landis & Koch (1977), los valores de k obtenidos por evaluador representan un grado de acuerdo sustancial ($0.61 < k < 1$), mientras que el valor de k entre evaluadores representa un grado de acuerdo bueno ($0.41 < k < 0.61$). En ambos casos se obtuvo un grado de fiabilidad aceptable y con un nivel de confianza del 95%, se puede asegurar que el nivel de acuerdo entre revisores no se debió al azar ($p < \alpha$). Respecto a las variables estudiadas en los textos elegibles, casi el total de ellos realizó mediciones sobre la composición de la carne (95%, figura 17), las cuales incluyeron el área del ojo de la costilla, área del músculo del lomo, grasa intramuscular, grado de marmoleo, pH, capacidad de retención de agua, pérdidas por goteo, composición de ácidos grasos o aminoácidos, entre otras.

Aunque no hubo un solo texto que estudiara propiamente la vida útil de la carne, su estrecha relación con las demás variables analizadas, le permitiría favorecerse de los resultados de ellas. En general, el deterioro de la carne depende de factores intrínsecos como el pH, su composición y la carga microbiana inicial, además de factores extrínsecos como el procesamiento y almacenamiento. Particularmente, un pH final >6.0 reduce la vida de anaquel de la carne, ya que, a esos valores, el tejido adiposo se deteriora rápidamente, repercutiendo en el sabor y aroma de la carne. Lo mismo ocurre cuando existe disponibilidad de oxígeno (oxidación lipídica) puesto que se favorece el crecimiento de microorganismos aeróbicos. Además esta situación también afecta el color de la carne debido a las interacciones del oxígeno con la mioglobina en la sangre, responsable del color rojo “vivo” (Clinquart *et al.*, 2022; Horcada & Polvillo, 2010; Luzardo, 2017; Warner *et al.*, 2011).

9.3. Sobre los BRT.

La fracción de textos originarios de climas tropicales fue del 21% e incluyó a México, Brasil, Indonesia y Australia (figura 15). Sin embargo, la fracción de textos elegibles que realizaron experimentos de asociación en *Bos indicus* y cruzas de estos con *Bos taurus* (ganado típico de las regiones tropicales) ascendió al 31% del total de textos elegibles (tabla IX) e incluyó, además de los países anteriores a Argentina, Sudáfrica, China y Estados Unidos. De acuerdo con Rezende *et al.* (2021), aproximadamente el 40% de todo el ganado de carne bovina en los Estados Unidos se cría en las áreas subtropicales del sur y sureste. Mientras que, al otro lado del globo, el número total de ganado en China ha alcanzado las más de 100 millones de cabezas, ocupando el tercer lugar en el mundo. Con el desarrollo de la producción agrícola de China, la industria ganadera ha estado buscando cambios basados en datos de la calidad, principalmente a través de la cruce de razas endémicas del norte que en su mayoría son *Bos taurus* y el sur cuyas razas tienden a ser *Bos indicus* (Liu *et al.*, 2020; Yan *et al.*, 2021).

Curiosamente, aunque Japón y Corea del Sur no son grandes exportadores de carne bovina como sí lo son China y Brasil (OEC, 2023), en el tema de calidad de la carne, el volumen de publicaciones de Corea del Sur y Japón se encuentran en el top cinco de aportes en esta revisión sistemática (figura 15). Naturalmente, los resultados de razas se vieron altamente influidos por las proporciones de textos cuyos países de origen eran China, Brasil y Corea del Sur, principalmente. Las cinco razas bovinas más utilizadas en estudios de asociación con calidad de la carne (puras o en cruzas) fueron *Bos taurus*. Sólo hasta la posición 6 de la escala se encontró la primera raza de *Bos indicus*, (Nellore), así mismo en las posiciones 9 y 11 (Luxi y Brahman) (figura 16a). Mientras que en las razas establecidas por cruzas las primeras tres más estudiadas correspondieron a cruces de *Bos taurus* con *Bos indicus* (Brangus: Angus x Brahman, Canchim: Charolais x Cebu, y Xianan (Xia'nan, XiaNan o Xia-Nan): Charolais x Nanyang,), el resto de las razas establecidas por cruces correspondieron a cruces de *Bos taurus* con *Bos taurus* (figura 16b).

Países como China, Japón y Corea del Sur han enfocado gran parte de sus investigaciones en la exploración genómica de sus recursos bovinos endémicos y las mejoras que han llevado a cabo en ellas es tangible. Hoy en día la carne Kobe, extraída de la raza Wagyu de origen japonés, se cotiza desde los 2 570 pesos mexicanos hasta los 7 mil, dependiendo del corte. Mientras que la carne de Hanwoo, de origen coreano, tiene precios similares a los de la carne Kobe, pero su

comercialización y consumo es casi enteramente nacional (Caparrós, 2022; Choi & Yoon, 2023). Actualmente no existe un corte de carne chino célebre por su calidad, sin embargo, razas autóctonas como Qinchuan, Nanyang y Jiaxian Red han sido seleccionadas para mejoras genéticas en calidad de la carne debido a sus características, y considerando que estas razas al igual que Hanwoo, han cambiado sus usos domésticos de animales de carga a producción de carne en los últimos 50 años, no sorprendería que pronto se comercialicen a precios similares de la carne Kobe (Choi *et al.*, 2013; Fan *et al.*, 2011).

La estrategia anterior parece funcionar en países con razas bovinas endémicas *Bos taurus*, mientras que, en países más tropicales como Australia, Indonesia y Sudáfrica, cuyos recursos endémicos son limitados y casi exclusivamente *Bos indicus*, la política preferible ha sido la misma de países sin recursos endémicos bovinos como México, Estados Unidos y Brasil: la importación de razas favorables (*Bos taurus* y *Bos indicus*) y cruzas dirigidas. Así, actualmente, los hatos de carne brasileños se componen principalmente de ganado Nellore y han desarrollado otras razas como el Canchim (3/8 Cebu + 5/8 Charoláis) (Santiago *et al.*, 2017; Somavilla *et al.*, 2014), mientras que en Estados Unidos y México las cruzas de Brahman son más comunes y han dado origen a razas como Brangus (3/8 Brahman + 5/8 Angus) (Leal-Gutiérrez *et al.*, 2019). En China, las razas Luxi y Nanyang ha sido utilizadas en cruzas con *Bos taurus*, generando razas como Shandong black (Liu *et al.*, 2020) y Xia'nan (Liu *et al.*, 2021).

En general, de la variación fenotípica total en los rasgos de calidad de la carne, la genética representa del 5% al 30%, aproximadamente, dependiendo del rasgo. Estos valores de heredabilidad (h^2) se consideran de bajos a moderados por lo que las oportunidades de mejora genética son algo limitadas (Warner *et al.*, 2011), especialmente para variables como el pH, las pérdidas por cocción y el color ($h^2=0.02-0.28$) (Allais *et al.*, 2014; Mudadu *et al.*, 2016; Pegolo *et al.*, 2020; Tizioto *et al.*, 2013), aunque dichas posibilidades parecen mejorar para rasgos como la suavidad, el marmoleo, la grasa intramuscular y el área del ojo de la costilla (Magalhães *et al.*, 2016; Mudadu *et al.*, 2016; Santiago *et al.*, 2017; Tizioto *et al.*, 2013; Xia *et al.*, 2016; Zhu *et al.*, 2017). Así, el estudio de tales variables en razas específicas y las posteriores cruzas dirigidas aumentan las oportunidades de mejoramiento genético, lo que a su vez se traduce en mejoras en la calidad de la carne.

9.3.1. QTLs.

El mapeo de QTLs para los rasgos de calidad de la carne en BRT brindan una nueva visión de la información genética integral disponible para comprender los factores genéticos que regulan dicha característica y que son responsables de las diferencias entre tales razas y el ganado taurino. De esta manera se encontró que algunos estudios realizados en razas de *Bos taurus* señalan las mismas asociaciones con regiones genómicas y genes candidatos reportados en la tabla X, mientras que otros estudios apuntan a asociaciones distintas. En particular, Pegolo *et al.* (2020) identificaron un SNP asociado significativamente con pérdidas por cocción en ganado Piedmontese ($p < 5 \times 10^{-5}$) en la misma región que Mudadu *et al.* (2016) para la misma característica en bovinos Nellore (BTA10: 14.5 Mpb). Otros SNPs asociados con suavidad en Charoláis y Blonde d'Aquitaine (Allais *et al.*, 2014) coinciden con lo reportado por Magalhães *et al.* (2016) en los BTA 7 y 10, y Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) en el BTA 29.

Algunos genes candidatos han sido estudiados con otras estrategias en razas de *Bos taurus*, lo que sugiere aún más su asociación con la característica señalada. En la región BTA2: 7.34-7.44 Mpb, Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) señalaron al gen COL3A1 como candidato para el QTL de grado de marmoleo. Los niveles de expresión de dicho gen han sido positivamente asociados con la composición de triglicéridos en la grasa subcutánea en estudios de razas *Bos taurus* (Wang *et al.*, 2021) y los valores de grasa intramuscular en cruza de la misma subespecie (Wang *et al.*, 2009). Mientras que los niveles de expresión de los genes CHRDL2, ELOVL5 y SPP1 señalados como candidatos para QTLs de composición en Nellore en los BTAs 15, 23 y 6, respectivamente (Magalhães *et al.*, 2016; Martins *et al.*, 2021; Tizioto *et al.*, 2013) han sido asociados con los valores de grasa intramuscular en la raza Xinjiang Brown (establecida por cruza de *Bos taurus*) en los estudios de Li *et al.* (2018). Animales con mayores valores de grasa intramuscular mostraron niveles significativamente menores del gen CHRDL2, pero mayores niveles de los genes ELOVL5 y SPP1. En otro estudio, se asoció la región BTA19: 36-54 Mbp en Japanese Black (una raza de Wagyu) con la composición de ácidos grasos (Sasago *et al.*, 2017). Dicha región también ha sido asociada con composición y jugosidad en BRT. Entre los genes candidatos reportados por Sasago *et al.* (2017) se encuentran NGFR (BTA19: 37.09-37.11 Mpb) y TANC2 (BTA19:47.40-47.76 Mpb), el primero fue señalado como candidato por Mokry *et al.* (2013) para el QTL de espesor de la grasa dorsal mientras que el segundo se encuentra justo en el QTL de jugosidad que Leal-

Gutiérrez *et al.* (2019) reportan en el BTA19. Las interacciones de algunos de los genes mencionados anteriormente se observan en la figura 21.

También se encontraron estudios de genes y SNPs ubicados en BTAs que reportaron pocos QTLs. En el BTA6 sólo se reportó un QTL asociado con composición en la raza Nellore (Martins *et al.*, 2021) y tres genes ubicados en el mismo cromosoma tuvieron una expresión diferenciada entre poblaciones con distintos valores en la calidad de la carne. Chen *et al.* (2019) reportaron que, en la carne de animales con menor porcentaje de grasa y mayor porcentaje de proteína, los genes FAM184B y RUFY3 tienen una expresión significativamente mayor. Liu *et al.* (2020) reportaron que el gen PPARGC1A se expresa significativamente más en animales con mayores niveles de ácido esteárico y menores cantidades de ácidos grasos poliinsaturados y ácido linoleico.

En el BTA15 sólo se reportó un QTL de grado de marmoleo, pero los genes HBB y MYOD1 que se encuentran en el mismo cromosoma fueron reportados en otros estudios. Los niveles de expresión del primero fueron asociados con la misma característica del QTL en la raza Nellore. Animales con una mayor expresión del gen tuvieron valores de marmoleo significativamente más bajos (Fonseca *et al.*, 2020). El segundo tuvo asociaciones significativas con la suavidad de la carne en los estudios de Tizioto *et al.* (2016) en la misma raza. Además un SNP reportado por Du *et al.* (2013) en el gen MYOD1 mostró asociaciones con área del músculo del lomo y características diferentes de la calidad de la carne en una población mixta.

El BTA9 apenas reportó tres marcadores moleculares significativos entre los resultados de QTLs. Sin embargo, el gen FABP7 (BTA9: 28.47) se encuentra cerca del SNP reportado por Leal-Gutiérrez *et al.*, (2019) que fue asociado con la jugosidad (BTA9:28.26) y para el cual los autores señalaron al gen TRDN como candidato debido a su posición. Con todo, el gen FABP7 bien podría considerarse otro gen candidato para dicha característica, ya que sus niveles de expresión fueron asociados significativamente en animales con diferentes niveles de ácidos grasos (Liu *et al.*, 2020). Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) también reportaron un SNP asociado con la composición (CT) de la carne en la posición BTA19: 34.57 Mpb y al gen SLC47A1 como candidato debido a su posición. En las cercanías de dicha región se encuentra también el gen SREBF1 (BTA19: 34.63-34.65 Mpb) estudiado por Maciel *et al.* (2022) en cruza de *Bos taurus* y *Bos indicus* y para el cual reportaron que una mayor expresión del gen SREBF1 está asociada con mayores niveles de grasa intramuscular en la carne.

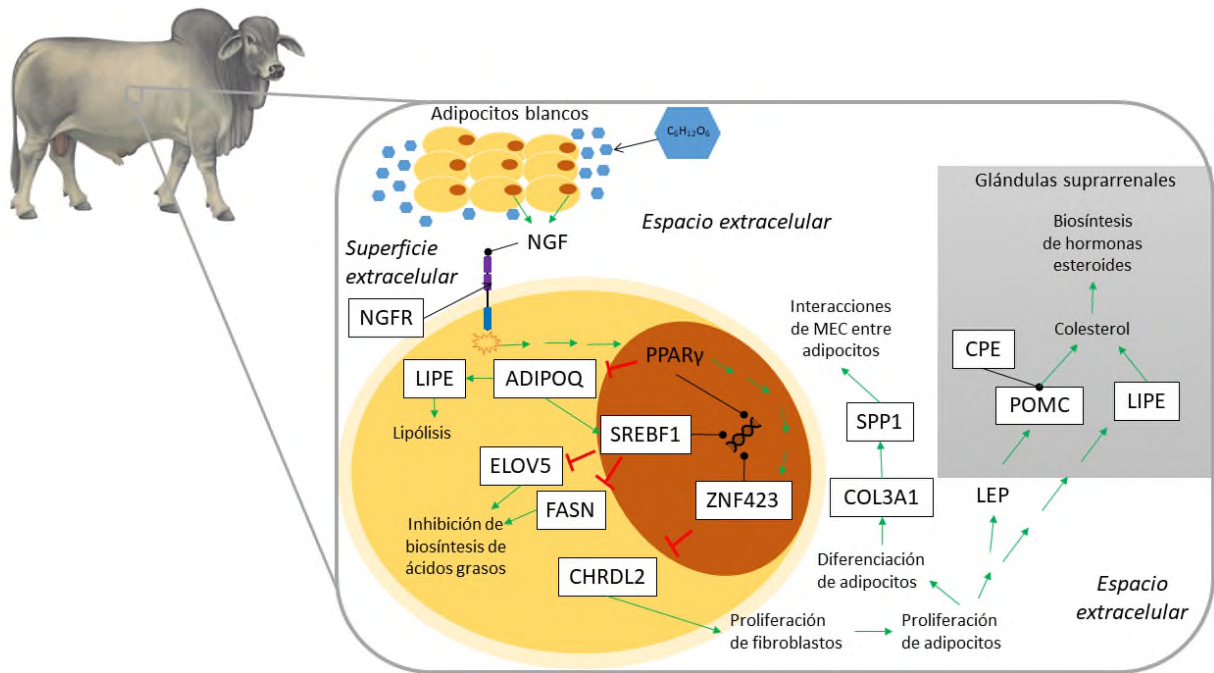


Figura 21. Metabolismo de lípidos in vivo. Los bovinos engordados para consumo de carne tienen una gran disponibilidad de glucosa en la sangre debido a sus dietas altas en carbohidratos. Los adipocitos blancos presentes en el tejido graso comunican la necesidad de proliferación para absorber dicha glucosa segregando NGF al espacio extracelular, mismo que es captado por su receptor específico (NGFR) en la membrana de los adipocitos cercanos. Esto genera una cascada de señalización al interior de las células que ocasiona que los factores de transcripción PPAR γ , SREBF1 y ZNF423 se unan al ADN inhibiendo al regulador negativo de la diferenciación de adipocitos (ADIPOQ), genes específicos en la síntesis de ácidos grasos (ELOV5 y FASN) y al gen implicado en la diferenciación y maduración de mioblastos (CHRDL2), respectivamente. Esto conlleva, por un lado, a la degradación de lípidos en los adipocitos y generación de colesterol en las células de las glándulas suprarrenales por la enzima LIPE para la síntesis de hormonas esteroides; este último proceso es regulado positivamente por la hormona POMC, la cual requiere un procesamiento postraduccional por la enzima CPE. Por otro lado, la proliferación del tejido graso requiere la inhibición del gen CHRDL2 ya que, tanto los mioblastos como los adipocitos tienen el mismo precursor: los fibroblastos. Dicha proliferación y posterior diferenciación implican interacciones de la membrana extracelular (MEC) entre adipocitos, las cuales son posibles por medio del colágeno (COL3A1) y citoquinas (SPP1). Los genes en recuadros fueron asociados con calidad de la carne en múltiples estudios de BRT. Realizado con información de KEGG (www.kegg.jp), Panther y UniProt (www.uniprot.org), consultados en agosto y septiembre de 2023.

Martins *et al.* (2021) y Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) reportaron QTLs asociados con la composición de la carne en el BTA19: 55.73-56.50 Mpb para el espesor de grasa en la cadera y 56.57-56.58 Mpb para grado de marmoleo, respectivamente. Entre ambas regiones se encuentra el gen FADS6

(BTA19: 56.52-56.54 Mpb) señalado por Chen *et al.* (2019) en la regulación de la calidad de la carne. Animales con un mayor porcentaje de grasa y menor proteína mostraron una mayor expresión del gen. Otro gen cercano a dichas regiones es el gen AANAT (BTA19: 55.28-55.29 Mpb). Un SNP validado en dicho gen fue asociado con la composición de ácidos grasos y pH en once diferentes razas europeas (*Bos taurus*) (Sevane *et al.*, 2014).

En el BTA29 se reportaron varios SNPs individuales asociados con suavidad y composición del tejido conjuntivo de la carne. Particularmente, Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) reportaron asociaciones con composición en las posiciones 42.36 y 43.71 Mpb, para los cuales también señalaron a los genes LGALS12 y EHD1 como candidatos debido a su posición. En las cercanías de dichas regiones también se encuentran los genes FERMT3 (BTA29: 42.51-42.53) y CAPN1 (BTA29: 43.39-43.43) cuyos niveles de expresión han sido asociados con distintas variables de calidad de la carne en BRT. El primero mostró una mayor expresión en animales con menor porcentaje de grasa y mayor proteína (Chen *et al.*, 2019) y el segundo se expresó significativamente más en animales con carne dura (Frezarim *et al.*, 2022), además de tener SNPs asociados con otras variables. En sus resultados, Leal-Gutiérrez *et al.* (2019), enfatizan la relación que tiene la proporción del tejido conjuntivo en la carne con la suavidad y la jugosidad, por lo que cualquier marcador molecular desarrollado o identificado para la primera característica, es valioso también para las segundas.

No se reportaron QTLs ni genes asociados en el BTA20 de BRT. Sin embargo, en *Bos taurus* se han reportado QTLs para ácidos grasos poliinsaturados en la región 2.1–23.8 Mpb del cromosoma en razas Simmental Chino (Zhu *et al.*, 2017) y cruzas de Charolais con Holstein (Gutiérrez-Gil *et al.*, 2010) así como asociaciones con el color del músculo (L^*) y la grasa intramuscular en Charolais y Blonde d'Aquitaine en las 17, 29 y 32 Mpb (Allais *et al.*, 2014). Ramayo-Caldas *et al.* (2016) también reportaron una región genómica asociada con la suavidad de la carne en toros Limousin, Charolais y Blonde d'Aquitaine que coincide con los reportes de la CattleQTLDB en otras razas taurinas (QTL ID: 20810), se trata de la región BTA20: 29.12-29.57 Mpb.

Sobre las asociaciones con otras variables en las mismas regiones se pueden mencionar la región BTA10: 0.2-14.9 Mpb asociada con ácidos grasos poliinsaturados en cruzas de Charolais y Holstein (Gutiérrez-Gil *et al.*, 2010) y Simmental Chino (Zhu *et al.*, 2017), la cual fue relacionada con tres diferentes características en los experimentos de Mudadu *et al.* (2016): color del músculo (L^*),

color de la grasa (L^*) y pérdidas por cocción. En la región del QTL de pérdidas por cocción de Mudadu *et al.* (2016) también se reportaron asociaciones con el color del músculo (L^*) en Blonde d'Aquitaine (Allais *et al.*, 2014). Otro QTL reportado en la región BTA10: 7.17-18.15 Mpb y uno más en la región BTA2: 11.32-19.29 Mpb fueron asociados con los valores de pH al momento del sacrificio en bovinos Marchigiana (Sorbolini *et al.*, 2017) y mientras que en Canchim se asociaron con el espesor de la grasa dorsal (Mokry *et al.*, 2013).

La relación entre los valores de pH al momento del sacrificio y las variables de calidad de la carne es amplia y ha sido documentada mayormente en *Bos taurus*. Existe una correlación significativa entre pH con la grasa intramuscular y de grasa intramuscular con la capacidad de retención de agua. Las canales con un pH alto (>5.6) a las 24h *post mortem* favorecen el desarrollo de carnes oscuras, firmes y secas (de baja aceptabilidad por parte del consumidor), en cambio, un pH bajo (no menor a 5.4) aumenta la capacidad de retención de agua y mejora la calidad de la carne (Du *et al.*, 2021; Poleti *et al.*, 2015). Las altas pérdidas por cocción están asociadas con un bajo contenido de grasa intramuscular, además de tener un gran efecto en la calidad del producto final, ya que afectan principalmente a la jugosidad y la suavidad (Esmailzadeh *et al.*, 2011; Pinto *et al.*, 2011).

También se han reportaron correlaciones significativas entre los valores de pH y la tasa de pérdidas de agua, pérdidas por cocción y parámetros del color (L^* , a^* , b^*) en la carne de bovinos *Bos taurus*, *Bos indicus* y cruza (Meng *et al.*, 2020). Más aún, Esmailzadeh *et al.* (2011) identificaron un QTL en el BTA 12 de cruza de Jersey y Limousin asociado con el color de la carne (L^*), la suavidad y el pH final del músculo, sugiriendo que los genes que afectan el pH pudieran ser la verdadera razón de la suavidad de la carne, para ese QTL en particular. Sin embargo, en esta revisión sistemática no se reportaron QTLs en BRT en los sitios que aquellos autores señalan. En general, el color de la carne, la capacidad de retención de agua y las pérdidas por cocción son características muy complejas, especialmente porque no se pueden medir *in vivo* (Pinto *et al.*, 2011).

En las regiones BTA2: 101-131.3 Mpb y BTA9: 8.39-89 Mpb, Gutiérrez-Gil *et al.* (2010) reportaron asociaciones con ácidos grasos poliinsaturados, mientras que Leal-Gutiérrez *et al.* (2019) reportaron SNPs asociados con jugosidad. En el BTA 9, el gen TRDN ha sido señalado como candidato para el color de la carne en bovinos Simmental (Xia *et al.*, 2016) y para la jugosidad en

poblaciones mixtas (Leal-Gutiérrez *et al.*, 2019). Allais *et al.* (2014) también reportaron SNPs asociados con suavidad de la carne en razas francesas, en las dos regiones que Mudadu *et al.* (2016) reportaron asociaciones con color de la grasa y color del músculo (BTA 1 y 3). Otras regiones genómicas asociadas con ácidos grasos poliinsaturados en cruzas de *Bos taurus* para las cuales existen asociaciones con composición, color de la grasa y suavidad en BRT, se encuentran en los BTA 1, 10, 13 y 18 (Gutiérrez-Gil *et al.*, 2010).

Los genes PLAG1 y SLC27A2 señalados como candidatos para QTLs de suavidad en Nellore, en los BTAs 14 y 10, respectivamente (Magalhães *et al.*, 2016) han reportado SNPs asociados con composición en *Bos taurus*. En Japanese Black, un SNP del gen PLAG1 mostró asociaciones con el área del ojo de la costilla y ácidos grasos monoinsaturados (Sasago *et al.*, 2017). Mientras que en el gen SLC27A2, diferentes SNPs han sido asociados con ácidos grasos mono y poliinsaturados en estudios de validación de Wagyu y cruzas (Zhang *et al.*, 2012).

Los estudios sobre composición de ácidos grasos son de especial importancia ya que están relacionados con la salud, de esta forma, los genes asociados con otras variables como el color y el pH de la carne pueden contribuir a mejorar la apariencia y rasgos sensoriales que son clave en las decisiones de los consumidores, mientras que los genes relacionados con la arquitectura compleja del perfil de ácidos grasos musculares pueden ser la herramienta ideal en el diseño de un producto más saludable (Sevane *et al.*, 2014). Actualmente existe una creciente demanda de este tipo de alimentos, lo cual sugiere que mejorar los niveles de ácidos grasos beneficiosos podría ser un objetivo valioso y rentable para la industria de la carne de res. Además, la composición de ácidos grasos en la carne también puede influir en rasgos sensoriales que contribuyen a la percepción general de la calidad de la carne (Gutiérrez-Gil *et al.*, 2010).

Las relaciones entre el contenido de ácidos grasos y otras variables de calidad de la carne han sido documentados anteriormente. Una mayor proporción de ácidos grasos monoinsaturados está positivamente asociada con el sabor y la suavidad de la carne y la grasa (Narukami *et al.*, 2011). Así mismo, la relación entre suavidad y color de la carne ha desatado la posibilidad de utilizar parámetros de color (L^* , a^* , b^*) como herramienta para predecir la suavidad. La carne más brillante (mayor luminosidad, L^*) está asociada con una mayor suavidad (Chardulo *et al.*, 2021). Con lo anterior se puede concluir que las discrepancias entre las variables asociadas en razas *Bos taurus* y *Bos indicus* en las mismas regiones podrían deberse, por un lado, a las variables que

eligen estudiarse en uno y otro experimento, en segundo lugar, a la estrecha relación que existe entre las distintas variables de la calidad de la carne que influyen los valores de otras, y finalmente, a la multifuncionalidad de los genes que les permite regular, en distintos niveles más de una variable fenotípica. Para ello, la integración de genes y el análisis de agrupamiento a través de redes de co-expresión permiten la identificación de genes altamente conectados, que pueden actuar como reguladores de importantes vías biológicas relacionadas con la calidad de la carne. Además, las redes de expresión génica sirven como un enfoque eficaz para encontrar genes centrales que tengan funciones reguladoras clave (Lim *et al.*, 2013; Martins *et al.*, 2021).

9.3.2. Genes.

Los niveles de expresión del gen MSTN en raza Nellore fueron asociados con el área del ojo de la costilla. Animales con valores más pequeños de la variable tuvieron una expresión significativamente mayor del gen, lo cual es consistente con su función biológica. Concentraciones altas de MSTN causan una disminución en el desarrollo muscular normal y pérdida de peso muscular en el individuo, caso contrario, el contenido de grasa disminuye y hay un aumento de la masa muscular (Frezarim *et al.*, 2022; Martínez del Pino *et al.*, 2020). SNPs en el gen MSTN han sido asociados con más variables de la calidad de la carne en otras poblaciones bovinas. Bennett *et al.* (2019) reportaron efectos aditivos para el SNP F94L en cruces de *Bos taurus*. En sus resultados, el alelo L fue asociado con valores más bajos del espesor de la grasa dorsal, mayor área del ojo de la costilla, menos grado de marmoleo, carne más suave y un color más claro (L*). Han *et al.* (2012) asociaron el SNP T371A en la 5'UTR del gen con el índice de calidad de la carne (APGS, 1995) y el color de la grasa en Hanwoo. Allais *et al.* (2010) también reportaron asociaciones del SNP Q204X en el exón 2 del gen en Charolais. Los toros portadores de la mutación Q204X presentaron una canal con menos grasa, grasa intramuscular y colágeno, una carne más clara (L*) y suave, pero con menor sabor que la de los bovinos homocigotos no mutados.

Los niveles de expresión del gen MYOD1 fueron asociados con la suavidad de la carne en Nellore a los 7 y 14 días *post mortem* (Tizioto *et al.*, 2016) y un SNP en él fue asociado con área del músculo del lomo en una población mixta (Du *et al.*, 2013). En razas de *Bos taurus* se reportó que una expresión significativamente mayor del gen se encuentra en animales y tejidos con mayor grasa intramuscular (Martínez del Pino *et al.*, 2020). Las funciones biológicas del gen MYOD1 listan el desarrollo de órganos musculares, diferenciación de mioblastos y diferenciación de células

musculares esqueléticas (Zhang *et al.*, 2021). Esto lo postula como un excelente gen candidato para características de composición (particularmente para el contenido de grasa intramuscular) y suavidad, debido a la estrecha relación que estas dos variables guardan. La grasa intramuscular rompe las membranas del tejido conjuntivo, interrumpiendo su participación en la estructura del músculo, lo que favorece la suavidad (Warner *et al.*, 2011). La interacción entre este gen y otros más asociados con el desarrollo muscular se observa en la figura 22.

Los resultados de Maciel *et al.* (2022) respecto de los niveles de expresión de los genes SREBF1 y ZNF423, y su asociación con la grasa intramuscular coinciden con lo reportado en cruza de Wagyu (Liu *et al.*, 2021) y en Holstein (Martínez del Pino *et al.*, 2020). Además, un SNP en el gen SREBF1 estudiado en bovinos Hanwoo, también reportó asociaciones significativas con composición de ácidos grasos y el grado de marmoleo (Lee *et al.*, 2013). Así mismo, los resultados de Liu *et al.* (2020) respecto del gen LIPE y su asociación con la proporción de ácidos grasos son consistentes con algunos estudios de SNPs, entre los cuales se han reportado asociaciones con la misma característica, además de pH, color de la grasa y la grasa de cobertura en Simmental Chino (Fang *et al.*, 2014) y en cruza de Wagyu se han reportado asociaciones con el área del ojo de la costilla y composición de ácidos grasos (Zhang *et al.*, 2012).

Interesantemente, hubo estudios de validación independientes que analizaron el mismo gen, pero cuyos resultados fueron, para unos significativos y para otros no. En tales casos lo más razonable es sugerir que las diferencias respecto de los resultados se deben a la carga genética *Bos taurus* de las poblaciones de estudio, aunque las variables de calidad de la carne consideradas y el tejido muestra pudieran también influir. Por ejemplo, el gen FABP4 fue estudiado por Frezarim *et al.* (2022) y Maciel *et al.* (2022) en Nellore y cruza de Montana (raza establecida por cruza de *Bos taurus* y *Bos indicus*) con Nellore, respectivamente, sin embargo el gen sólo mostró diferencias significativas en su expresión en los estudios de Maciel *et al.* (2022); animales con un mayor valor de grasa intramuscular tuvieron también una expresión significativamente mayor de FABP4. Cabe mencionar que ambos experimentos analizaron el mismo tejido (*longissimus thoracis*).

El mismo gen fue señalado como uno de los principales reguladores de ácidos grasos en los resultados de Liu *et al.* (2020), en donde los animales con una mayor proporción de ácidos grasos poliinsaturados y ácido linoleico, y menor proporción de ácido esteárico (Shandong Black, cruza

de *Bos taurus* y *Bos indicus*) tuvieron niveles de expresión significativamente más altos del gen en el *longissimus dorsi* comparados con Luxi (*Bos indicus*). La misma situación entre los estudios de Frezarim *et al.* (2022) y Maciel *et al.* (2022) se dio para el gen SCD.

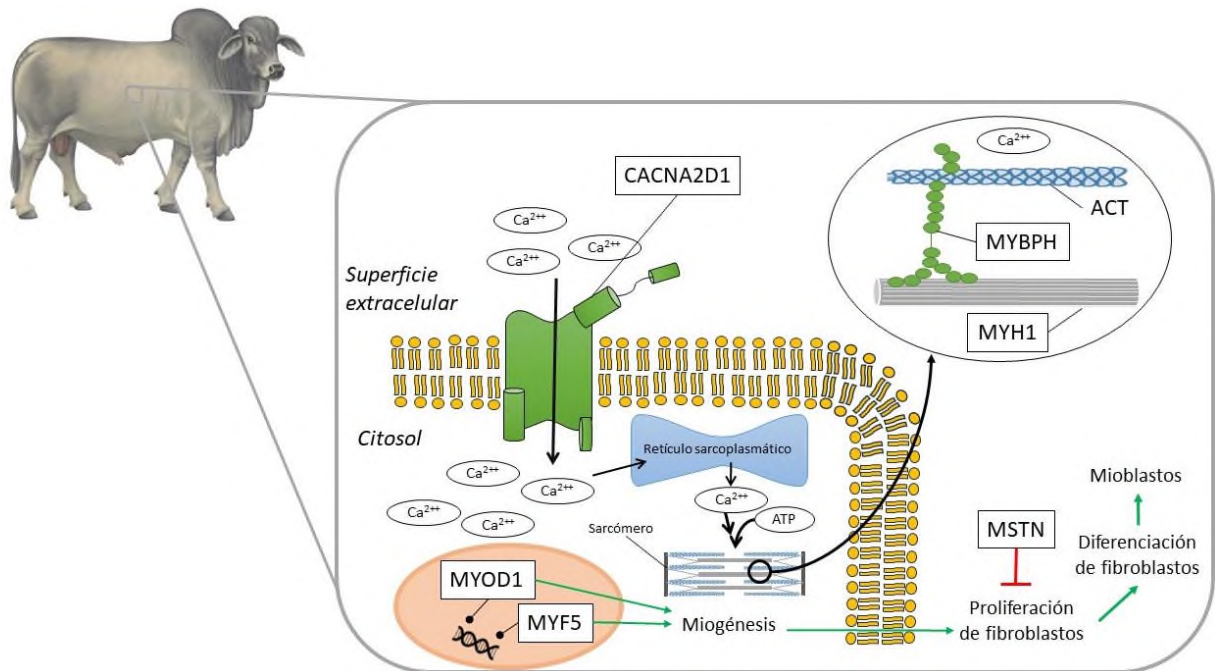


Figura 22. Desarrollo muscular in vivo. El gen CACNA2D1 permite la entrada de calcio en las células del músculo. El calcio se reserva en el retículo sarcoplásmico y es liberado al sarcómero para participar en la contracción muscular de las fibras de ACT y MYH1 con ayuda de MYBPH. Los factores de transcripción MYOD1 y MYF5, unidos al ADN permiten el crecimiento muscular mediante la diferenciación de fibroblastos a mioblastos. Por su parte, la MSTN, es un regulador negativo del desarrollo muscular. Los genes en recuadros fueron asociados con calidad de la carne en múltiples estudios de BRT. Realizado con información de KEGG, Panther y UniProt, consultados en agosto y septiembre de 2023.

El gen FABP4 ha sido tradicionalmente asociado con características de la composición de la carne en estudios de *Bos taurus* debido a su naturaleza, sin embargo, los resultados acerca de los niveles de expresión parecen ser sensibles de la raza y el tejido que se estudia (Liu *et al.*, 2021; Martínez del Pino *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2009). Por otro lado, los resultados sobre la expresión del gen SCD parecen ser consistentes entre las poblaciones de *Bos taurus*, independientemente de la raza y del tejido analizado. Animales con mayores valores de grasa intramuscular y composición de ácidos grasos expresan niveles del gen significativamente más altos (Li *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2009). Además, diferentes SNPs en el gen SCD han sido asociados con otras variables

en *Bos taurus*, tales como color (a^* , b^* y L^*), textura, firmeza y pH (Li *et al.*, 2013; Matsushashi *et al.*, 2011; Reardon *et al.*, 2010).

Giusti *et al.* (2013) tampoco identificaron diferencias significativas en la expresión de los genes TG y LEP entre la raza Canchim con carne más suave y la raza Nellore con carne más dura. No obstante Pinto *et al.* (2011) en Nellore y Carvalho *et al.* (2012) en cruzas de *Bos taurus* y *Bos indicus* reportaron asociaciones del SNP LEP-E2FB con la composición de la carne. En otros estudios, un SNP en la región promotora del gen LEP fue asociado con el color de la carne (a^*) en cinco diferentes razas europeas (*Bos taurus*) (Li *et al.*, 2013) y otros dos SNPs en los exones 2 y 3 del mismo gen han sido asociados con el área del ojo de la costilla, el color del músculo y la grasa, pH y composición de ácidos grasos en cruzas de Simmental Chino (Tian *et al.*, 2013). En los resultados de esta revisión sistemática, el gen TG reportó 7 diferentes SNPs asociados a la composición de la carne (porcentaje de carne, área del músculo del lomo, grasa intramuscular y grado de marmoleo) en poblaciones mixtas con mayor proporción de *Bos taurus* y cruzas de *Bos taurus* y *Bos indicus* (Bonilla *et al.*, 2010; Hou *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2015).

Con lo anterior se puede sugerir que los genes FABP4, SCD, LEP y TG son de interés fundamental en la regulación de la calidad de la carne en razas *Bos taurus* o cruzas con una mayor carga genética *Bos taurus*, pero no tanto en *Bos indicus* ni en cruzas con una mayor carga genética *Bos indicus*. Esto también sugiere que pudieran existir genes que sean fundamentales en la regulación de la calidad de la carne en razas *Bos indicus* y sus cruzas, pero no tanto en *Bos taurus*. Considérese lo siguiente. Frezarim *et al.* (2022) también reportaron diferencias significativas en la expresión del gen CAPN2 entre los grupos de carne suave y dura; una mayor expresión del gen estuvo asociada con una carne más dura en la raza Nellore. Sin embargo, Giusti *et al.* (2013) no identificaron diferencias significativas en la expresión del gen entre grupos de carne más suave (Canchim, cruce de *Bos taurus* y *Bos indicus*) y carne más dura (Nellore). De la misma manera, las expresiones del gen CEBPA en los experimentos de Maciel *et al.* (2022) no mostraron diferencias significativas entre el grupo control y el tratamiento. No obstante, un SNP reportado por Wang *et al.* (2011) en el mismo gen tuvo asociaciones significativas en una población mixta de *Bos taurus* y *Bos indicus* (razas puras de ambos y cruces de ambos, con una carga genética mayor de *Bos indicus*) con las mediciones del espesor de la grasa dorsal y área del músculo del lomo por ultrasonografía. Esto

podiera sugerir que las asociaciones de dicho SNPs se deben parcialmente a la carga genética de *Bos indicus* en la población analizada.

Un caso diferente de los anteriores es el del gen CAPN1 que tuvo una expresión significativamente diferente en los estudios de Frezarim *et al.* (2022) en la raza Nellore pero no en los estudios de Giusti *et al.* (2013) entre Nellore y Canchim. Una mayor expresión de CAPN1 fue asociada con una carne más dura. En estudios de SNPs, además de las asociaciones con suavidad, se reportaron asociaciones con color, composición y textura en *Bos indicus* para los SNPs CAPN1-4751 y CAPN1-316 (Cafe *et al.*, 2010; Pinto *et al.*, 2011). Mientras que los estudios del SNP CAPN1-316 en poblaciones mixtas y cruzas sólo reportaron asociaciones con suavidad entre las variables de calidad analizadas (Bonilla *et al.*, 2010; Miquel *et al.*, 2009). Sin embargo, en los experimentos de Miquel *et al.* (2009), en Angus y Brangus, el mismo marcador molecular mostró asociaciones con la ganancia de peso y el peso final de los animales. Lo anterior pudiera indicar que el gen CAPN1 es de igual importancia en la regulación de la suavidad de la carne en razas de ambas subespecies, y que potencialmente regule más variables de calidad de la carne en subespecies *Bos indicus*.

Los genes MYH2 y MYH1 en los estudios de Chardulo *et al.* (2021) no mostraron expresiones significativamente diferentes entre los grupos evaluados para las características de suavidad de la carne, sin embargo, sí tuvieron niveles de expresión diferentes entre grupos de pesos diferentes que además presentaban diferencias significativas en el color (L^* , a^* y b^*). Ambos genes se expresaron significativamente menos entre animales de la raza Nellore con mayor peso y cuya carne tenía mayor color. El gen MYH1 también mostró diferencias significativas en los estudios de Lu *et al.* (2021) al evaluar las razas Qinchuan y Luxi. Estos investigadores hallaron que los toros Qinchuan con valores mayores de color (L^* y a^*) y una carne mucha más dura tuvieron también una mayor expresión del gen. Estos resultados pudieran indicar que el mismo gen regula en color de la carne en ambas subespecies, pero de forma opuesta, una mayor expresión del gen MYH1 en *Bos taurus* favorecía el color, mientras que en *Bos indicus* una expresión menor del gen daría los mismos resultados.

Los genes ADIPOQ, FASN, CPE y HSPB1 también han sido asociados con variables de la calidad de la carne en diferentes estudios de *Bos taurus* y cruzas de ellos. Una mayor expresión del gen ADIPOQ fue relacionada con mayores niveles de ácidos grasos poliinsaturados y menores de ácido esteárico en BRT (Liu *et al.*, 2020), mientras que sus niveles de expresión han sido positivamente

asociados con mayores valores de grasa intramuscular en Holstein (Martínez del Pino *et al.*, 2020) y cruzas de Wagyu con Hereford (Wang *et al.*, 2009). Aunque una mayor expresión del gen FASN fue asociada con mayores porcentajes de grasa y menor proteína en los experimentos de Chen *et al.* (2019), dichos niveles de expresión también han sido asociados con mayores niveles de grasa intramuscular en machos de la raza Xinjiang Brown (Li *et al.*, 2018) y en cruzas de Wagyu con Hereford (Wang *et al.*, 2009). Además, se han reportado asociaciones significativas de dos SNPs en el mismo gen con composición de ácidos grasos en Japanese Black (Matsushashi *et al.*, 2011). Fonseca *et al.* (2020) reportaron que el gen CPE se expresa significativamente más en animales con menor grado de marmoleo. SNPs estudiados en el mismo gen han mostrado otras asociaciones con pH a diferentes tiempos, color (a*, b*) y pérdidas por cocción en Piedmontese (Ribeca *et al.*, 2014), y con sabor y pérdidas por cocción en cruzas de *Bos taurus* (Reardon *et al.*, 2010). Frezarim *et al.* (2022) reportaron que el gen HSPB1 se expresa significativamente más en animales con carne más dura, mientras que estudios de SNPs en el mismo gen han reportado asociaciones con ácidos grasos poliinsaturados y pH en muestras descongeladas a los 10 días *post mortem* en once diferentes razas europeas (*Bos taurus*) (Sevane *et al.*, 2014). En total, se identificaron 10 genes reportados en BRT con asociaciones de calidad de la carne que han sido también asociados en razas o cruzas de *Bos taurus*, y se encontraron 4 genes que no mostraron asociaciones con calidad de la carne en poblaciones de regiones tropicales pero que sí han sido asociados en *Bos taurus*. Además, del total de genes utilizados para los experimentos de validación en BRT, el 51% no mostró ninguna asociación con las variables de calidad de la carne. Los resultados respecto de la función de los genes en la regulación de las características de calidad de la carne en una y otra población han sido respaldados con ayuda de otro tipo de estudios más específicos como lo son los estudios de polimorfismos.

9.3.3. SNPs.

El análisis de SNPs es una herramienta bien establecida para la identificación de genes asociados con rasgos de interés económico en poblaciones de ganado (Zhou *et al.*, 2010). En total, entre los textos de validación y, búsqueda y validación de BRT se identificaron 70 SNPs que se encontraban en 22 genes diferentes, pero sólo 65 de ellos fueron evaluados por los investigadores, siendo la principal razón de esto las bajas frecuencias de uno u otro alelo en las poblaciones. Distintos autores han señalado que estudiar los efectos de un SNP en una población cuyas frecuencias

genotípicas favorecen mayormente un solo alelo, en las que no se presenta un genotipo o bien, que no se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg impide estimar con precisión los efectos genotípicos en la característica evaluada generando falsos positivos o negativos (Rempel *et al.*, 2012; Tizioto *et al.*, 2012). Del total de SNPs evaluados, sólo el 54% de ellos mostró asociaciones con alguna variable de la calidad de la carne. Así, ocho genes de los 22 originales no tuvieron SNPs asociados con calidad de la carne en BRT.

El 83% de los SNPs que no tuvieron asociaciones significativas con la calidad de la carne en los estudios de poblaciones bovinas de regiones tropicales, reportaron poblaciones en desequilibrio Hardy-Weinberg y/o frecuencias genotípicas bajas o nulas para alguno de los homocigotos, lo que resultaba en frecuencias alélicas menores del 10% para alguno de ellos. También es válido mencionar que, en estos tipos de estudios, en ocasiones las poblaciones eran mixtas, por lo que los efectos de la carga genética de una u otra subespecie pudieran enmascarar los efectos reales del SNP y su utilidad.

A pesar de la insistencia de diversos autores en señalar que las variaciones fenotípicas complejas como la calidad de la carne dependen de factores extrínsecos e intrínsecos del animal (Horcada & Polvillo, 2010; Warner *et al.*, 2011), muchos estudios obvian su influencia. Del total de textos elegibles de validación y, búsqueda y validación, independientemente de la población bovina y el marcador molecular estudiado, el 72% reportó el sexo, el 80% la edad, el 52% mencionó el tipo de dieta y el 98% mencionó las condiciones de crianza y el manejo *post mortem*. En total, el 88% de los estudios de asociación se realizaron en machos y el 12% en hembras. Las edades de los animales en el momento de la evaluación de las características variaron desde los 4 meses en algunos textos, hasta los 144 meses en otros, y en los textos cuyas poblaciones reportaban un rango de edad establecido, las diferencias entre los más jóvenes y los más viejos iban desde 1 mes hasta los 48 meses de edad en distintos artículos.

En general, la baja frecuencia de genotipos favorables en BRT habla de la necesidad de cruza con biotipos asociados positivamente con los mismos marcadores moleculares, sin embargo, es indispensable primeramente, para la correcta interpretación de los resultados que, además de lo anterior, los estudios publicados sean explícitos en la descripción de factores como la edad, el sexo, la dieta, el manejo *pre* y *post mortem*, y las condiciones ambientales de las poblaciones utilizadas en los experimentos de asociación. Especialmente, para futuros metaanálisis, el reporte

de tales valores en los artículos de investigación ayudaría a generar estudios estadísticos más completos en los que los efectos de cada agente se consideren en la búsqueda de la homogeneidad de los artículos o bien, considerándolas como variables en los criterios de inclusión y exclusión, para determinar correctamente la utilidad de cada marcador en diferentes poblaciones bovinas. Aunque es difícil y costoso conseguir poblaciones homogéneas para realizar estudios de asociación, ciertamente las diferencias entre los resultados del estudio de los mismos marcadores moleculares pudieran explicarse dada la heterogeneidad de las poblaciones en distintos experimentos.

Los dos estudios del marcador CAPN1-4751 en BRT señalaron como alelo favorable al contrario, sin embargo, las mediciones también fueron diferentes. Así, en *Bos indicus* el alelo favorable para color sería el T (Pinto *et al.*, 2011) y el alelo favorable para suavidad, textura y pérdidas por cocción sería el C (Cafe *et al.*, 2010). Lo mismo sucedió para el marcador CAPN1-316 en el que los efectos del alelo favorable que reportaron Cafe *et al.* (2010), fueron opuestos a los reportados por Bonilla *et al.* (2010) y Miquel *et al.* (2009), quienes, a diferencia de los primeros, estudiaron el marcador en cruzas de *Bos taurus* y *Bos indicus*. Considérese también que las mediciones de Cafe *et al.* (2010), se realizaron a los 7 días *post mortem*. Ambos marcadores han mostrado mayor efecto en la suavidad de la carne en tiempos *post mortem* amplios por lo que diversos autores han señalado que la suavidad de la carne de razas *Bos indicus* puede mejorarse además, con un mejor manejo *post sacrificio* (Pinto *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2018).

Ambos marcadores han mostrado otras asociaciones en poblaciones *Bos taurus*. El SNP CAPN1-4751 tuvo asociaciones significativas con el área del ojo de la costilla y grasa intramuscular en Charolais en los estudios de Muñoz *et al.* (2012) los cuales reportan el genotipo TT como favorable. Mientras que el SNP CAPN1-316 tuvo asociaciones significativas con mediciones fisicoquímicas relacionados con el color de la carne en los estudios de Sevane *et al.* (2014) en once diferentes razas europeas (*Bos taurus*) para las cuales, el alelo favorable es el C. Dicho alelo fue señalado también como favorable en los estudios de Li *et al.* (2013), quienes reportaron asociaciones con color, grasa intramuscular y grado de marmoleo en una población de Angus, Charoláis, Hereford, Limousin y Simmental.

El estudio de más SNPs en el gen CAPN1 listan validaciones en Wagyu y su cruce con Angus asociados con composición de ácidos grasos (Zhang *et al.*, 2012), y en Piedmontese con pérdidas

por goteo y color (b^*) (Ribeca *et al.*, 2013). Mientras que la búsqueda y validación de SNPs en el mismo gen ha mostrado asociaciones con suavidad y marmoleo en Simmental Chino (Sun *et al.*, 2018) y con el color en Snow Dragon Beef (*Bos taurus*) (Liu *et al.*, 2015) debido a diferentes mutaciones exónicas. Por otro lado, en el gen CAST, Cafe *et al.* (2010) reportaron asociaciones del SNP A42832G con suavidad y pérdidas por cocción en Brahman. Validaciones de distintos SNPs en el mismo gen en razas de *Bos taurus* han reportado asociaciones con composición de ácidos grasos, pH, pérdidas por goteo, color (L^* , a^* y b^*) y capacidad de retención de agua (Reardon *et al.*, 2010; Ribeca *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2012). La relación entre los genes CAPN1 y CAST con otros más asociados a la suavidad de la carne se observa en la figura 23.

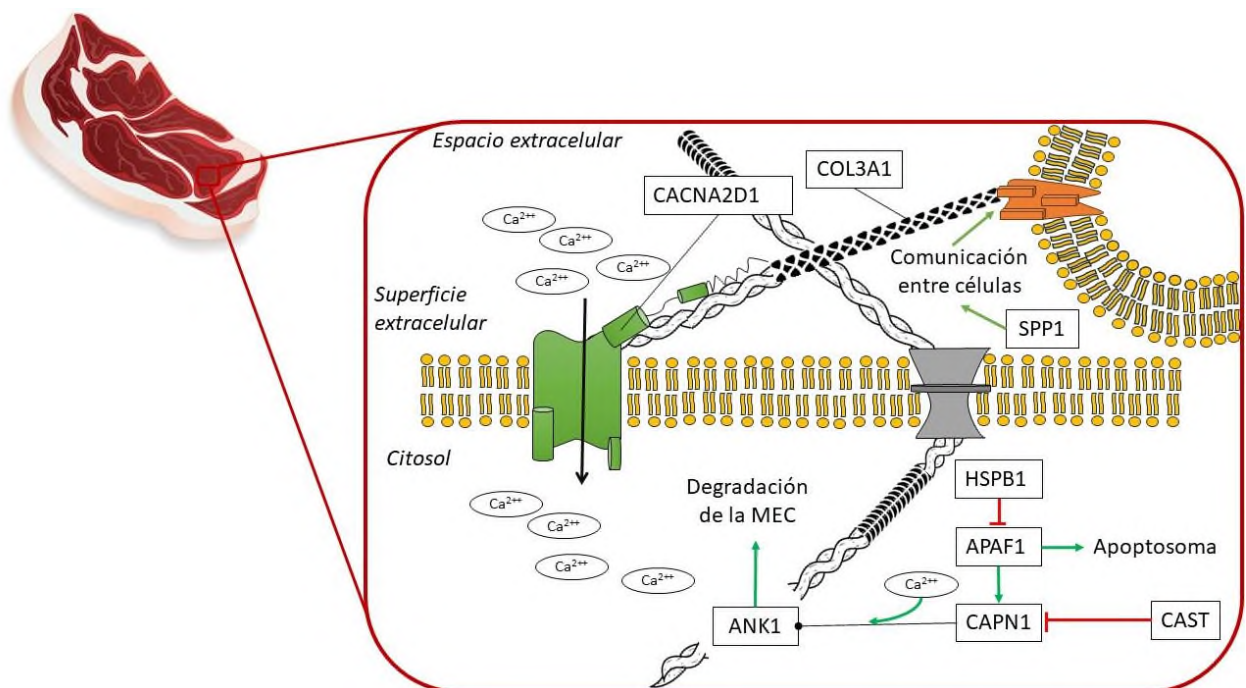


Figura 23. Suavidad post mortem. El proceso de apoptosis es dependiente de calcio. Las proteínas de la matriz extracelular (MEC) y del citoesqueleto son degradadas por proteasas (CAPN1) después del sacrificio. Debido a que las células están conectadas entre ellas para formar los tejidos, la degradación de proteínas de unión (ANK1) se comunica a las demás por medio de citoquinas (SPP1). Las proteínas de choque térmico (HSPB1) y CAST tratan de contener la estructura interna de las células inhibiendo proteínas específicas. Los genes en recuadros fueron asociados con calidad de la carne en múltiples estudios de BRT. Realizado con información de KEGG, Panther y UniProt, consultados en agosto y septiembre de 2023.

Borges *et al.* (2014) reportaron un SNP en la región promotora del gen ANK1 asociado con el color del músculo (a^*) en Nellore. El mismo gen ha reportado diferentes SNPs asociados con suavidad, textura, sabor, jugosidad y firmeza en cruza de *Bos taurus* (Aslan *et al.*, 2010; Horodyska *et al.*,

2015). En el gen POMC se reportaron siete SNPs diferentes asociados con la composición de la carne (espesor de la grasa dorsal y área del músculo del lomo con mediciones por ultrasonido) en BRT (Liu *et al.*, 2013). El SNP C254T del mismo gen ha sido asociado con valores de pH a diferentes tiempos y pérdidas por goteo en estudios de ganado Piedmontese (Ribeca *et al.*, 2014). Ujan *et al.* (2011) reportaron un SNP en el gen MYF5 asociado con la suavidad y el espesor de la grasa dorsal en BRT. Este gen ha sido estudiado por Martínez del Pino *et al.* (2020) como parte de un grupo de factores reguladores miogénicos tempranos en Holstein y Pirenaica. Los investigadores encontraron que el gen se expresa significativamente más en Holstein, cuyos músculos presentaban mayor porcentaje de grasa comparada con Pirenaica.

Aunque ya se ha dicho anteriormente que los resultados de asociación no son directamente aplicables a las poblaciones *Bos indicus* cuando se reportan en *Bos taurus*, y viceversa, el estudio integral de QTLs, genes y SNPs permitió identificar 20 genes diferentes que han reportado diversas asociaciones con calidad de la carne y otras variables en ambas subespecies, lo que los postula como excelentes candidatos para la mejora de tales características. La figura 24 muestra las interacciones existentes entre estos 20 genes más 3 otros identificados en diferentes estudios de BRT ([sección 8.4](#)).

El 52% de los estudios de validación y, búsqueda y validación de SNPs en BRT evaluaron características diferentes de la calidad de la carne en los mismos experimentos, de estos, el 54% tuvieron asociaciones significativas con tales variables: el 71% de ellos en el mismo SNP y 29% en SNPs sin asociaciones con calidad de la carne. Esto sugiere que cerca de la mitad de los SNPs asociados con la calidad de la carne pudieran también estar asociados con características de interés productivo como los rendimientos de la carne y tasas de crecimiento, por lo que el estudio conjunto de dichas características aumentaría su valor y la comprensión de las implicaciones fenotípicas de las mutaciones en el gen.

Más aún, el estudio de haplotipos se realizó en el 39% de los textos que estudiaron SNPs. Los haplotipos son agrupaciones físicas de polimorfismos (SNPs en este caso) que tienden a heredarse juntas. Esto sucede porque están muy próximos y no suele haber cruzamientos o recombinaciones entre estos marcadores (NHGRI, 2022b). El análisis de haplotipos se ha convertido en un área de intensa investigación para fenotipos genéticos complejos y su conocimiento en un gen podría proporcionar más información sobre las asociaciones genotipo-fenotipo que los SNP subyacentes

individuales (Zhou *et al.*, 2010). En comparación con los estudios de asociación basados en SNP individuales, el uso de haplotipos multialélicos ha mejorado significativamente el poder y la solidez de los estudios de asociación. Cuando los alelos de diferentes loci se encuentran juntos en una población, en frecuencias más altas de lo esperado, se dice que están en desequilibrio de ligamiento. En general, valores de $r^2 > 0.33$ representan un desequilibrio de ligamiento fuerte (Ardlie *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2014). Los SNPs T115C y T570C reportados se encontraron en alto desequilibrio de ligamiento ($r^2 = 0.91$) (Poletti *et al.*, 2015); T6706C y C6810T tuvieron valores de $r^2 = 0.57$ (Liu *et al.*, 2013); y los cuatro SNPs reportados por Hou *et al.* (2011) se encontraron en completo desequilibrio de ligamiento ($r^2 = 1$), por lo que tales regiones pueden heredarse como una sola unidad.

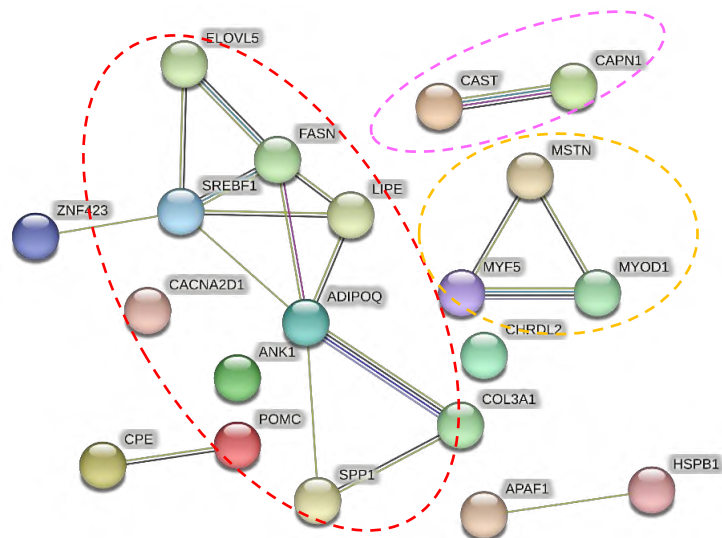


Figura 24. Interacciones entre genes asociados con calidad de la carne en bovinos. Veintitrés genes asociados con la calidad de la carne en múltiples artículos de investigación en *Bos taurus*, *Bos indicus* y cruza se analizaron en la base de datos STRING. Nótese cómo las distribuciones de subgrupos asociados con composición (distribución de grasa en el músculo, rojo), desarrollo del músculo (naranja) y suavidad (rosa) coinciden con los de la figura 20. Aunque los genes CACNA2D1, CHRDL2, ANK1, MYBPH, MYH1 y NGFR no tuvieron interacciones significativas con otros genes en este análisis, su función está representada en las figuras 21, 22 y 23. Simbología:

Interacciones conocidas	Interacciones pronosticadas	Otras interacciones pronosticadas
Por base de datos	Por vecindad genómica	Por minería de textos
Determinadas experimentalmente	Por ser genes fusionados	Coexpresión
	Por tener patrones de ocurrencia similares en el genoma	Por homología de proteínas

De los SNPs asociados con calidad de la carne en BRT, el 55% fueron mutaciones exónicas y de estas, el 47% fueron sinónimas. Cuando un SNP provoca un cambio de aminoácidos en la codificación de la proteína se denomina mutación no sinónima, caso contrario, se denomina mutación sinónima (Choudhuri, 2014). Las mutaciones sinónimas fueron vistas durante mucho tiempo como mutaciones “silenciosas”, ya que solo afectan la secuencia del ADN y el ARNm, pero no la secuencia de aminoácidos de la proteína resultante debido a la característica degenerada del código genético. No obstante, estudios recientes sugieren un impacto significativo de éstas en el proceso de *splicing*, la estabilidad del ARN, su plegamiento, la velocidad y eficiencia de la traducción, y el plegamiento co-traducciona l de las proteínas. Con ello, las mutaciones sinónimas pueden cambiar los niveles de proteínas al alterar los sitios reguladores de *splicing* y los sitios de unión de μ ARNs. Estos y otros mecanismos destacan que los cambios en la secuencia de un gen que son silenciosos con respecto a la secuencia de la proteína no siempre lo son con respecto a la función y regulación de su expresión (Gingold & Pilpel, 2011; Martínez-Frías, 2010; Sharma *et al.*, 2019).

Particularmente, las mutaciones en las regiones reguladoras de los genes pueden tener efectos variables según su ubicación en relación con el sitio de unión del factor de transcripción, los codones de inicio y de término, los sitios de inicio y fin de la transcripción, etc. En algunos casos, un SNP puede eliminar el sitio de unión natural de un factor de transcripción específico o crear un nuevo sitio de unión, lo cual, deriva en diferencias en los niveles de expresión génica, su velocidad de transcripción, estructuras más o menos estables energéticamente, entre otras. Por lo tanto, los SNPs en estas regiones proveen una mayor diversidad fenotípica y su estudio es de gran valor (Aslan *et al.*, 2010; Fu *et al.*, 2013; Goszczynski *et al.*, 2016; Gui *et al.*, 2019; Lim *et al.*, 2022).

Así mismo, las mutaciones intrónicas adquieren relevancia cuando se considera que el mecanismo de *splicing* puede producir varias isoformas al interpretar los límites entre el exón y el intrón de maneras diferentes, y aunque en general, los intrones se eliminan de los pre-ARNm, la retención de intrones es una forma de *splicing* alternativo donde un intrón previo permanece después de que se completa el procesamiento de la transcripción. Este fenómeno ocurre en hasta el 80% de los genes que codifican proteínas en humanos y tiene implicaciones temporales en la expresión génica, ya que las transcripciones que contienen intrones pueden ser detenidas de manera

estable en el núcleo antes de sufrir un *splicing* tardío (David *et al.*, 2022; Silva *et al.*, 2020). En total, el 32% de los SNPs asociados con calidad de la carne en BRT se encontraron en las regiones 5'UTR o 3'UTR, y el 13% fueron intrónicas.

Las mutaciones no sinónimas, por otro lado, pueden ser del tipo *missense* (de cambio de sentido o erróneas) o *nonsense* (sin sentido o de parada prematura). Ambas mutaciones alteran la secuencia genética en un triplete de bases, pero mientras las primeras generan un cambio de aminoácidos, las segundas introducen un codón de paro en la secuencia de la proteína, lo cual afecta su longitud, su estabilidad y por lo tanto su función; en la mayoría de los casos, el ARN o las proteínas son degradados rápidamente. Ahora bien, no todas las mutaciones *missense* conducen a un cambio observable en la función de la proteína debido a que algunos aminoácidos tienen propiedades fisicoquímicas similares (mutación conservadora), sin embargo, la proteína resultante puede no funcionar correctamente, ser inestable y degradarse rápidamente, o puede no localizarse en su posición intracelular correcta (Nussbaum *et al.*, 2016).

Mientras que algunos SNPs crean un codón de terminación prematuro, otras pueden interrumpir el codón de terminación normal y, por lo tanto, permitir que la traducción continúe hasta que se alcance otro codón de terminación más adelante en el ARN_m (*downstream*). Tal mutación conducirá a un producto de proteína anormal con aminoácidos adicionales en su terminal carboxilo, y también puede alterar las funciones reguladoras normalmente proporcionadas por la 3'UTR *downstream* del codón de terminación normal (Martínez-Frías, 2010; Nussbaum *et al.*, 2016). Los cambios que generan los diferentes tipos de mutaciones en los genes, por menores que parezcan, explican, al menos parcialmente, las diferencias fenotípicas reportadas observadas en los experimentos de asociación con calidad de la carne.

Por último, los resultados de la figura 19a en conjunto con las figuras 21, 22 y 23 permiten reconocer que en BRT, la mejora de la calidad de la carne implicaría mayormente el estudio de proteínas del citoesqueleto (función molecular de unión, GO:0005488), enzimas (actividad catalítica, GO:0003824) y subunidades reguladoras de enzimas y/o canales multiméricos (regulador molecular, GO:0098772). Sin embargo, se no puede subestimar el papel que desempeñan los factores de transcripción (regulador de transcripción, GO:0140110) cuya presencia en los resultados ascendió al 11% de los genes totales, sólo 1% menos que los genes con función de regulación molecular (12%).

10. Conclusión

Esta revisión sistemática integró los resultados de estudios individuales de QTLs, genes y SNPs asociados con la calidad de la carne en *Bos taurus* y *Bos indicus*. En ambas subespecies, los genes ADIPOQ, ELOVL5, FASN, SREBF1, POMC, LIPE, ZNF423, CPE, NGFR, SPP1, COL3A1 y CHRDL2 están asociados con la composición de ácidos grasos en la carne para mediciones de grasa intramuscular, grado de marmoleo, relaciones de ácidos mono y poliinsaturados, espesor de la grasa dorsal, entre otras. Los genes ANK1, APAF1, CAPN1, CAST, HSPB1, MYH1, MYF5 y MYBPH están asociados con la suavidad de la carne para mediciones de fuerza de corte de Warner-Bratzler, índice de fragmentación miofibrilar, entre otras. Los genes, MYOD1, MSTN y CACNA2D1, están asociados con el desarrollo muscular en la carne para mediciones del área del ojo de la costilla, área del músculo del lomo, porcentajes de carne y proteína, entre otras.

También se encontró que los genes de suavidad APAF1, MYF5, MYOD1 y HSPB1, y los genes del desarrollo muscular CACNA2D1 y MSTN están, además, asociados con la composición de ácidos grasos. Así mismo, los genes de composición de ácidos grasos ELOVL5, FASN, LIPE y POMC están, asociados también al desarrollo muscular. Los resultados de las investigaciones independientes implicarían que existe una relación antagónica entre los niveles de expresión de genes del desarrollo muscular y los genes de la composición de ácidos grasos, puesto que los fibroblastos son precursores de los mioblastos del tejido muscular y de los adipocitos del tejido graso.

El gen CAPN1 fue el que reportó mayor variabilidad en las asociaciones con calidad de la carne (suavidad, color, composición de ácidos grasos, desarrollo muscular, entre otras) por lo que su estudio pudiera dirigir a genes cercanos a él que son los verdaderos responsables de tales variaciones o bien, al descubrimiento de más funciones biológicas del mismo gen. Adicionalmente, se encontró que los genes CAPN1, CACNA2D1, MYH1 y MYOD1, están asociados con características productivas diferentes de la calidad de la carne (cantidad de carne y rendimientos de cortes).

El estudio dirigido a los 23 genes anteriormente listados pudiera ser el eje central y clave para la mejora de la calidad de la carne en los próximos años en BRT cuyas poblaciones tienen una composición genética exclusiva o mayormente *Bos indicus*. Por otro lado, se propuso que los genes FABP4, SCD, LEP y TG son de interés fundamental en la regulación de la calidad de la carne en razas *Bos taurus* o sus cruces con una mayor carga genética *Bos taurus*, y no tanto en *Bos*

indicus ni en sus cruzas con una mayor carga genética *Bos indicus*, debido a la falta de asociaciones significativas en los estudios de genes y SNPs de tales genes.

La búsqueda y validación de marcadores moleculares en BRT es apenas un tercio de las investigaciones generadas en esta materia, mientras que la alta tasa de no asociaciones en estudios de validación reafirma la importancia del desarrollo de marcadores moleculares de específicos de raza y subespecie.

Las revisiones sistemáticas que incluyan metaanálisis serían una herramienta clave y útil para la consolidación del conocimiento en la materia. Los estudios de la calidad de la carne a través de revisiones sistemáticas, tienen como ventaja el establecimiento de diseños de búsqueda en los cuales la variable a estudiar no está limitada (suavidad, color, composición, etc.), lo que permite identificar marcadores moleculares asociados con distintas variables y comprender aún más su función en la regulación de distintas características fenotípicas.

El objetivo de estudio y las estrategias para mejorar la calidad de la carne en todo el mundo es el mismo: la búsqueda de nuevos marcadores moleculares, su validación y la fijación de alelos favorables a través de cruzas dirigidas. Este proyecto presenta la primera revisión sistemática sobre calidad de la carne en bovinos libre de restricciones respecto de la variable estudiada y con un rango de 12 años de publicaciones científicas en bases de datos públicas y especializadas.

11. Referencias bibliográficas.

- Aaslyng, M. D., Bejerholm, C., Ertbjerg, P., Bertram, H. C., & Andersen, H. J. (2003). Cooking loss and juiciness of pork in relation to raw meat quality and cooking procedure. *Food Quality and Preference*, *14*(4), 277–288. [https://doi.org/10.1016/S0950-3293\(02\)00086-1](https://doi.org/10.1016/S0950-3293(02)00086-1)
- Abraira, V. (2001). El índice kappa. *SEMERGEN - Medicina de Familia*, *27*(5), 247–249. [https://doi.org/10.1016/S1138-3593\(01\)73955-X](https://doi.org/10.1016/S1138-3593(01)73955-X)
- Alexander, L. J., MacNeil, M. D., Geary, T. W., Snelling, W. M., Rule, D. C., & Scanga, J. A. (2007). Quantitative trait loci with additive effects on palatability and fatty acid composition of meat in a Wagyu–Limousin F2 population. *Animal Genetics*, *38*(5), 506–513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2007.01643.x>
- Allais, S., Levéziel, H., Hocquette, J. F., Rousset, S., Denoyelle, C., Journaux, L., & Renand, G. (2014). Fine mapping of quantitative trait loci underlying sensory meat quality traits in three French beef cattle breeds. *Journal of Animal Science*, *92*(10), 4329–4341. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-7868>
- Allais, S., Levéziel, H., Payet-Duprat, N., Hocquette, J. F., Lepetit, J., Rousset, S., Denoyelle, C., Bernard-Capel, C., Journaux, L., Bonnot, A., & Renand, G. (2010). The two mutations, Q204X and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of French beef breeds1. *Journal of Animal Science*, *88*(2), 446–454. <https://doi.org/10.2527/jas.2009-2385>
- Ardlie, K. G., Kruglyak, L., & Seielstad, M. (2002). Patterns of linkage disequilibrium in the human genome. *Nature Reviews Genetics*, *3*(4), Article 4. <https://doi.org/10.1038/nrg777>
- Aslan, O., Sweeney, T., Mullen, A. M., & Hamill, R. M. (2010). Regulatory polymorphisms in the bovine Ankyrin 1 gene promoter are associated with tenderness and intramuscular fat content. *BMC Genetics*, *11*(1), 111. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-111>
- Audesirk, T., Audesirk, G., & Byers, B. (2003). Patrones de Herencia. En *Biología: La vida en la tierra* (p. 236). Pearson Education.
- Barendse, W. (2002). *DNA markers for meat tenderness* (World Intellectual Property Organization. Patent Núm. PCT/AU02/00122). https://www.wipo.int/edocs/pctdocs/en/2002/pct_2002_34-section3.pdf
- Barendse, W., Bunch, R., Thomas, M., Armitage, S., Baud, S., & Donaldson, N. (2004). The TG5 thyroglobulin gene test for a marbling quantitative trait loci evaluated in feedlot cattle. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, *44*(7), 669–674. <https://doi.org/10.1071/ea02156>
- Barioglio, C. (2006). Diccionario de Las Ciencias Agropecuarias. En *Diccionario de Las Ciencias Agropecuarias* (p. 84). Editorial Brujas.
- Barkley, K. E., Fields, B., Dilger, A. C., & Boler, D. D. (2018). Rapid Communication: Effect of machine, anatomical location, and replication on instrumental color of boneless pork loins. *Journal of Animal Science*, *96*(7), 2747–2752. <https://doi.org/10.1093/jas/sky223>

Bavera, G. (2011). Clasificación de las razas bovinas y bufalinas; cruzamientos. En *Razas bovinas y bufalinas de la Argentina* (pp. 75–88). Imberti-Bavera. https://www.produccion-animal.com.ar/libros_on_line/61-Razas_bovinas_y_bufalinas.pdf

Beall, J. (2012). Predatory publishers are corrupting open access. *Nature*, *489*(7415), Article 7415. <https://doi.org/10.1038/489179a>

Bennett, G. L., Tait, R. G., Jr., Shackelford, S. D., Wheeler, T. L., King, D. A., Casas, E., & Smith, T. P. L. (2019). Enhanced estimates of carcass and meat quality effects for polymorphisms in myostatin and μ -calpain genes 1,2,3. *Journal of Animal Science*, *97*(2), 569–577. <https://doi.org/10.1093/jas/sky451>

Bishop, M., Simmen, R., Simmen, F., & Davis, M. (1989). The Relationship of Insulin-Like Growth Factor-I with Postweaning Performance in Angus Beef Cattle. *Journal of Animal Science*, *67*(11), 2872–2880. <https://doi.org/10.2527/jas1989.67112872x>

Boggiano, M. (2021). Cuáles son los 10 países que más carne exportan. *El Cronista*. <https://www.cronista.com/columnistas/cuales-son-los-10-paises-que-mas-carne-exportan/>

Bonilla, C. A., Rubio, M. S., Sifuentes, A. M., Parra-Bracamonte, G. M., Arellano, V. W., Méndez, M. R. D., Berruecos, J. M., & Ortiz, R. (2010). Association of CAPN1 316, CAPN1 4751 and TG5 markers with bovine meat quality traits in Mexico. *Genetics and Molecular Research*, *9*(4), 2395–2405. <https://doi.org/10.4238/vol9-4gmr959>

Borges, B. O., Curi, R. A., Baldi, F., Feitosa, F. L. B., Andrade, W. B. F. de, Albuquerque, L. G. de, Oliveira, H. N. de, & Chardulo, L. A. L. (2014). Polymorphisms in candidate genes and their association with carcass traits and meat quality in Nelore cattle. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, *49*, 364–371. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2014000500006>

Botero, L., & De la Ossa, J. (2003). Ganado Vacuno Bos Taurus/Bos indicus. En *Guía para la cría, manejo y aprovechamiento sostenible de algunas especies animales: Mamíferos herbívoros domésticos* (pp. 5–6). Convenio Andrés Bello.

Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium, Elsik, C., Tellam, R., Worley, K., Gibbs, R., Muzny, D., Weinstock, G., Adelson, D., Eichler, E., Elnitski, L., Guigó, R., Hamernik, D., Kappes, S., Lewin, H., Lynn, D., Nicholas, F., Raymond, A., Rijnkels, M., Skow, L., ... Zhao, F. (2009). The genome sequence of taurine cattle: A window to ruminant biology and evolution. *Science (New York, N.Y.)*, *324*(5926), 522–528. <https://doi.org/10.1126/science.1169588>

Branda, A., Soria, L., Corva, P., Villarreal, E., Melucci, L., Mezzadra, C., Schor, A., & Miquel, M. (2011). Variantes en dos genes candidatos para características de calidad de carne bovina en Argentina. *Archivos de Zootecnia*, *60*(231), 521–532. <https://doi.org/10.4321/S0004-05922011000300041>

Buchanan, F., Fitzsimmons, C., Van Kessel, A., Thue, T., Winkelman-Sim, D., & Schmutz, S. (2002). Association of a missense mutation in the bovine leptin gene with carcass fat content and leptin mRNA levels. *Genetics Selection Evolution*, *34*(1), 105–116. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-34-1-105>

Burrow, H. M., Moore, S. S., Johnston, D. J., Barendse, W., & Bindon, B. M. (2001). Quantitative and molecular genetic influences on properties of beef: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41(7), 893–919. <https://doi.org/10.1071/EA00015>

Cafe, L. M., McIntyre, B. L., Robinson, D. L., Geesink, G. H., Barendse, W., Pethick, D. W., Thompson, J. M., & Greenwood, P. L. (2010). Production and processing studies on calpain-system gene markers for tenderness in Brahman cattle: 2. Objective meat quality1. *Journal of Animal Science*, 88(9), 3059–3069. <https://doi.org/10.2527/jas.2009-2679>

Caparrós, J. (2022, marzo 14). *Las cinco carnes más prestigiosas y caras del mundo*. Sin Reservas. <https://sinreservas.com.ar/contenido/287/las-cinco-carnes-mas-prestigiosas-y-caras-del-mundo>

Carrazzoni, J. (1998). El bovino criollo argentino: Ayer y hoy. *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria*, 52(16), 1–52. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/raza_criolla/15-el_bovino_criollo.pdf

Carvajal, A., De la Barra, R., Levicoy, D., Martínez, M., & Uribe, H. (2021). Genes y habilidad productiva. En *La genética ganadera en la Patagonia Verde* (pp. 13–20). Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación INIA Remehue. <https://biblioteca.inia.cl/bitstream/handle/20.500.14001/67572/NR42523.pdf?sequence=1>

Carvalho, T. D. de, Siqueira, F., Torres Júnior, R. A. de A., Medeiros, S. R. de, Feijó, G. L. D., Souza Junior, M. D. de, Blecha, I. M. Z., & Soares, C. O. (2012). Association of polymorphisms in the leptin and thyroglobulin genes with meat quality and carcass traits in beef cattle. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 41, 2162–2168. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982012001000004>

Casas, E., White, S., Riley, D., Smith, T., Brenneman, R., Olson, T., Johnson, D., Coleman, S., Bennett, G., & Chase, C. (2005). Assessment of single nucleotide polymorphisms in genes residing on chromosomes 14 and 29 for association with carcass composition traits in *Bos indicus* cattle. *Journal of animal science*, 83, 13–19. <https://doi.org/10.2527/2005.83113x>

Casas, E., White, S., Wheeler, T., Shackelford, S., Koohmaraie, M., Riley, D., Chase, C., Jr., Johnson, D., & Smith, T. (2006). Effects of calpastatin and μ -calpain markers in beef cattle on tenderness traits1,2. *Journal of Animal Science*, 84(3), 520–525. <https://doi.org/10.2527/2006.843520x>

Celada, P., & Sánchez-Muniz, F. (2016). Are meat and meat product consumptions harmful? Their relationship with the risk of colorectal cancer and other degenerative diseases. *Anales de la Real Academia Nacional de Farmacia*, 82(1), 68–90. https://analesranf.com/wp-content/uploads/2016/82_01/8201_05.pdf

CG. (2018). *Las 10 principales razas bovinas para carne en México*. Contexto Ganadero. <https://www.contextoganadero.com/blog/las-10-principales-razas-bovinas-para-carne-en-mexico>

Chacón, A. (2004). La suavidad de la carne: Implicaciones físicas y bioquímicas asociadas al manejo y proceso agroindustrial. *Agronomía Mesoamericana*, 15(2), 225–243. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=43715214>

Chardulo, L. A. L., Baldassini, W. A., Curi, R. A., Pereira, G. L., Machado Neto, O. R., Dal-Pai, M., Vechetti-Júnior, I. J., Malheiros, J. M., & Enriquez-Valencia, C. E. (2021). Gene and protein expression of myosin heavy chain in Nellore cattle comparing growth or meat tenderness traits. *Animal Biotechnology*, 32(3), 300–309. <https://doi.org/10.1080/10495398.2019.1688168>

Chen, N. B., Ma, Y., Yang, T., Lin, F., Fu, W. W., Xu, Y. J., Li, F., Li, J. Y., & Gao, S. X. (2015). Tissue expression and predicted protein structures of the bovine ANGPTL3 and association of novel SNPs with growth and meat quality traits. *Animal*, 9(8), 1285–1297. <https://doi.org/10.1017/S1751731115000658>

Chen, Z., Chu, S., Xu, X., Jiang, J., Wang, W., Shen, H., Li, M., Zhang, H., Mao, Y., & Yang, Z. (2019). Analysis of longissimus muscle quality characteristics and associations with DNA methylation status in cattle. *Genes & Genomics*, 41(10), 1147–1163. <https://doi.org/10.1007/s13258-019-00844-4>

Choi, J., & Yoon, Y. (2023). Hanwoo beef prices at restaurants in Korea surge on higher labor, fuel costs—Pulse by Maeil Business News Korea. *Pulse*. [//pulsenews.co.kr/view.php?year=2023&no=219736](http://pulsenews.co.kr/view.php?year=2023&no=219736)

Choi, J.-W., Lee, K.-T., Liao, X., Stothard, P., An, H.-S., Ahn, S., Lee, S., Lee, S.-Y., Moore, S. S., & Kim, T.-H. (2013). Genome-wide copy number variation in Hanwoo, Black Angus, and Holstein cattle. *Mammalian Genome*, 24(3), 151–163. <https://doi.org/10.1007/s00335-013-9449-z>

Choudhuri, S. (2014). Chapter 2—Fundamentals of Molecular Evolution**The opinions expressed in this chapter are the author’s own and they do not necessarily reflect the opinions of the FDA, the DHHS, or the Federal Government. En S. Choudhuri (Ed.), *Bioinformatics for Beginners* (pp. 27–53). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-410471-6.00002-5>

Clinquart, A., Ellies-Oury, M. P., Hocquette, J. F., Guillier, L., Santé-Lhoutellier, V., & Prache, S. (2022). Review: On-farm and processing factors affecting bovine carcass and meat quality. *Animal*, 16(1), 100426. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100426>

Colom, R. (2018). Los genes de la inteligencia. En *Los límites de la inteligencia* (pp. 134–135). Pirámide.

Cornejo, J., Verónica, P., Gauna, P., Esteban, C., & Campos, A. (2006). Herencia. En *Biología 2* (p. 152). Umbral.

Costa, J., & Spinedi, E. (2017). La tormentosa relación entre las grasas y el desarrollo de la diabetes mellitus tipo 2: Actualizado. Parte 2. *Revista Argentina de Endocrinología y Metabolismo*, 54(4), 184–195. <https://doi.org/10.1016/j.raem.2017.06.002>

Cravador, A., Pereira, M., Reis, C., & Navas, D. (2001). Growth hormone alui polymorphism analysis in eight portuguese bovine breeds. *Archivos de Zootecnia*, 50(190), 41–48. <https://www.redalyc.org/pdf/495/49519007.pdf>

Cuñat, J. (2016). Despiece de la carne de vacuno. *Gastronomía y turismo en Valencia gastronómica*. <https://valenciagastronomica.com/despiece-de-la-carne-de-vacuno/>

Dallaire, L., & Huret, J. (2002). Patrones mendelianos y atípicos de herencia. *Atlas of Genetics and Cytogenetics in Oncology and Haematology*. <http://atlasgeneticsoncology.org/Educ/GenetFormelSpalD30025SS.html>

David, J. K., Maden, S. K., Wood, M. A., Thompson, R. F., & Nellore, A. (2022). Retained introns in long RNA-seq reads are not reliably detected in sample-matched short reads. *Genome Biology*, 23(1), 240. <https://doi.org/10.1186/s13059-022-02789-6>

Delgado-Pando, G. (2012). *Diseño y Desarrollo de Productos Cárnicos con Perfil Lipídico Optimizado. Evaluación del Efecto Funcional en Humanos* [Ph.D., Universidad Complutense de Madrid]. <https://eprints.ucm.es/id/eprint/20114/1/T34353.pdf>

Depetris, J. (2000). Calidad de la carne vacuna. *Marca Líquida*, 17–21. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/carne_y_subproductos/12-

Di Stasio, L., Destefanis, G., Brugiapaglia, A., Albera, A., & Rolando, A. (2005). Polymorphism of the GHR gene in cattle and relationships with meat production and quality. *Animal Genetics*, 36(2), 138–140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2005.01244.x>

Diniz, W. J. S., Mazzoni, G., Coutinho, L. L., Banerjee, P., Geistlinger, L., Cesar, A. S. M., Bertolini, F., Afonso, J., de Oliveira, P. S. N., Tizioto, P. C., Kadarmideen, H. N., & Regitano, L. C. A. (2019). Detection of Co-expressed Pathway Modules Associated With Mineral Concentration and Meat Quality in Nelore Cattle. *Frontiers in Genetics*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2019.00210>

Dorado, M., Gómez, E., Jiménez-Colmenero, F., & Masoud, T. (1999). Cholesterol and fat contents of Spanish commercial pork cuts. *Meat Science*, 51(1), 321–323. [https://doi.org/10.1016/s0309-1740\(98\)00126-0](https://doi.org/10.1016/s0309-1740(98)00126-0)

Du, L., Chang, T., An, B., Liang, M., Duan, X., Cai, W., Zhu, B., Gao, X., Chen, Y., Xu, L., Zhang, L., Li, J., & Gao, H. (2021). Transcriptome profiling analysis of muscle tissue reveals potential candidate genes affecting water holding capacity in Chinese Simmental beef cattle. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91373-2>

Du, X. H., Gan, Q. F., Yuan, Z. R., Gao, X., Zhang, L. P., Gao, H. J., Li, J. Y., & Xu, S. Z. (2013). Polymorphism of MyoD1 and Myf6 genes and associations with carcass and meat quality traits in beef cattle. *Genetics and Molecular Research*, 12(4), 6708–6717. <https://doi.org/10.4238/2013.December.13.4>

Dunner, S., Miranda, M. E., Amigues, Y., Cañón, J., Georges, M., Hanset, R., Williams, J., & Ménissier, F. (2003). Haplotype diversity of the myostatin gene among beef cattlebreeds. *Genetics Selection Evolution*, 35(1), 103–118. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-35-1-103>

Elsevier Connect. (2019). “¿En qué idioma publico mi artículo?” *La (incuestionable) hegemonía del inglés*. Elsevier Connect. <https://www.elsevier.com/es-es/connect/ciencia/en-que-idioma-publico-mi-articulo-la-incuestionable-hegemonia-del-ingles>

Esmailzadeh, A., Bottema, C., Sellick, G., Verbyla, A., Morris, C., Cullen, N., & Pitchford, W. (2008). Effects of the myostatin F94L substitution on beef traits. *Journal of animal science*, 86, 1038–1046. <https://doi.org/10.2527/jas.2007-0589>

Esmailzadeh, A. K., Morris, C. A., Cullen, N. G., Kruk, Z. A., Lines, D. S., Hickey, S. M., Dobbie, P. M., Bottema, C. D. K., & Pitchford, W. S. (2011). Genetic mapping of quantitative trait loci for meat quality and muscle metabolic traits in cattle. *Animal Genetics*, 42(6), 592–599. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2011.02197.x>

Fan, Y. Y., Zan, L. S., Fu, C. Z., Tian, W. Q., Wang, H. B., Liu, Y. Y., & Xin, Y. P. (2011). Three novel SNPs in the coding region of PPAR γ gene and their associations with meat quality traits in cattle. *Molecular Biology Reports*, 38(1), 131–137. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0086-2>

Fang, X. B., Zhang, L. P., Yu, X. Z., Li, J. Y., Lu, C. Y., Zhao, Z. H., & Yang, R. J. (2014). Association of HSL gene E1-c.276C>T and E8-c.51C>T mutation with economical traits of Chinese Simmental cattle. *Molecular Biology Reports*, 41(1), 105–112. <https://doi.org/10.1007/s11033-013-2842-6>

FAO. (2010). Estado de la cuestión en la gestión de los recursos zoogenéticos. Sección C. Marcadores moleculares: Una herramienta para explorar la diversidad genética. En *La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura: Informe* (Rischkowsky, B. & Pilling, D., pp. 393–406). FAO.

Fermin, G. (2018). ¿Qué es la herencia poligénica? (Con ejemplos). *Lifeder*. <https://www.lifeder.com/herencia-poligenica/>

Fernández, R. (2021). *Los idiomas más hablados en el mundo en 2021*. Statista. <https://es.statista.com/estadisticas/635631/los-idiomas-mas-hablados-en-el-mundo/>

Fernández-Sánchez, H., King, K., & Enríquez-Hernández, C. (2020). Revisiones Sistemáticas Exploratorias como metodología para la síntesis del conocimiento científico. *Enfermería Universitaria*, 17(1), 87–94. <https://doi.org/10.22201/eneo.23958421e.2020.1.697>

Ferreira, I., Urrútia, G., & Alonso-Coello, P. (2011). Revisiones sistemáticas y metaanálisis: Bases conceptuales e interpretación. *Revista Española de Cardiología*, 64(8), 688–696. <https://doi.org/10.1016/j.recesp.2011.03.029>

Fonseca, L. F. S., dos Santos Silva, D. B., Gimenez, D. F. J., Baldi, F., Ferro, J. A., Chardulo, L. A. L., & de Albuquerque, L. G. (2020). Gene expression profiling and identification of hub genes in Nellore cattle with different marbling score levels. *Genomics*, 112(1), 873–879. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.06.001>

Fonseca, L. F. S., Gimenez, D. F. J., dos Santos Silva, D. B., Barthelson, R., Baldi, F., Ferro, J. A., & Albuquerque, L. G. (2017). Differences in global gene expression in muscle tissue of Nellore cattle with divergent meat tenderness. *BMC Genomics*, 18(1), 945. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4323-0>

Forrest, J. C., & Judge, M. D. (1994). Chapter 7—Technology to Assess Carcass and Product Composition. En H. D. Hafs & R. G. Zimbelman (Eds.), *Low-Fat Meats* (pp. 113–129). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-091853-2.50012-3>

Freer, R. (2003). La ventaja de las razas británicas. *Revista Hereford*, 67(630), 70–71. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/razas_bovinas/56-ventaja_razas_britanicas.pdf

Frezarim, G. B., Fonseca, L. F. S., Salatta, B. M., Silva, D. B. S., Bresolin, T., Oliveira Seno, L. de, Barufatti, A., Ferro, J. A., & Albuquerque, L. G. (2022). Genes and proteins associated with ribeye area and meat tenderness in a commercial Nelore cattle population. *Genome*, *65*(4), 229–240. <https://doi.org/10.1139/gen-2020-0163>

Fu, C. Z., Wang, H., Mei, C. G., Wang, J. L., Jiang, B. J., Ma, X. H., Wang, H. B., Cheng, G., & Zan, L. S. (2013). SNPs at 3'-UTR of the bovine CDIPT gene associated with Qinchuan cattle meat quality traits. *Genetics and Molecular Research*, *12*(1), 775–782. <https://doi.org/10.4238/2013.March.13.6>

Gál, R., Kameník, J., Salek, R. N., Polášek, Z., Macharáčková, B., Valenta, T., Haruštiaková, D., & Vinter, Š. (2022). Research Note: Impact of applied thermal treatment on textural, and sensory properties and cooking loss of selected chicken and turkey cuts as affected by cooking technique. *Poultry Science*, *101*(7), 101923. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2022.101923>

Gan, Q.-F., Zhang, L., Li, J.-Y., Hou, G.-Y., Li, H.-D., Gao, X., Ren, H.-Y., Chen, J.-B., & Xu, S.-Z. (2008). Association analysis of thyroglobulin gene variants with carcass and meat quality traits in beef cattle. *Journal of applied genetics*, *49*, 251–255. <https://doi.org/10.1007/BF03195621>

Gardón, J. (2015). Predicción de parámetros asociados a calidad de carne en ganado vacuno mediante ecografía. *Universidad Católica de Valencia San Vicente Mártir*. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/ecografia_ultrasonido/84-calidad_carne.pdf

Ge, W., Davis, M., Hines, H., Irvin, K., & Simmen, R. (2001). Association of a genetic marker with blood serum insulin-like growth factor-I concentration and growth traits in Angus cattle. *Journal of Animal Science*, *79*(7), 1757–1762. <https://doi.org/10.2527/2001.7971757x>

Gelambi, M. (2019). Poligenia: En qué consiste y ejemplos. *Lifeder*. <https://www.lifeder.com/poligenia/>

Gingold, H., & Pilpel, Y. (2011). Determinants of translation efficiency and accuracy. *Molecular Systems Biology*, *7*(1), 481. <https://doi.org/10.1038/msb.2011.14>

Giusti, J., Castan, E., Dal Pai, M., Arrigoni, M. D. B., Rodrigues Baldin, S., & De Oliveira, H. N. (2013). Expression of genes related to quality of Longissimus dorsi muscle meat in Nelore (*Bos indicus*) and Canchim (5/8 *Bos taurus* × 3/8 *Bos indicus*) cattle. *Meat Science*, *94*(2), 247–252. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.02.006>

Gómez-Ortega, O., & Amaya-Rey, M. (2013). ICRESAI-IMeCl: instrumentos para elegir y evaluar. *Aquichan*, *13*(3), 407–420. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=74130042009>

González-Stagnaro, C., Soto, E., & Madrid, N. (2011). Uso de marcadores moleculares en la selección de ganado bovino de carne, leche y Doble Propósito. En *Innovación & Tecnología en la Ganadería Doble Propósito*. (pp. 231–241). Fundación Grupo de Investigadores de la Reproducción Animal en la Región Zuliana. http://www.avpa.ula.ve/docuPDFs/libros_online/innovacion_tecno/pdfs/32capituloxxv.pdf

Goszczynski, D. E., Mazzucco, J. P., Ripoli, M. V., Villarreal, E. L., Rogberg-Muñoz, A., Mezzadra, C. A., Melucci, L. M., & Giovambattista, G. (2016). Genetic characterisation of PPAR γ , CEBPA and

RXRA, and their influence on meat quality traits in cattle. *Journal of Animal Science and Technology*, 58(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s40781-016-0095-3>

Granados, L., Quiroz, J., Maldonado, J., Granados, L., Díaz, P., & Oliva, J. (2018). Caracterización y tipificación del sistema doble propósito en la ganadería bovina del Distrito de Desarrollo Rural 151, Tabasco, México. *Acta universitaria*, 28(6), 47–57. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-62662018000600047

Grant, M., & Booth, A. (2009). A typology of reviews: An analysis of 14 review types and associated methodologies. *Health Information & Libraries Journal*, 26(2), 91–108. <https://doi.org/10.1111/j.1471-1842.2009.00848.x>

Grochowska, R., Lundén, A., Zwierzchowski, L., Snochowski, M., & Oprządek, J. (2001). Association between gene polymorphism of growth hormone and carcass traits in dairy bulls. *Animal Science*, 72(3), 441–447. <https://doi.org/10.1017/S135772980005195X>

Gui, L., Raza, S. H. A., Sun, Y., Khan, R., Ullah, I., & Han, Y. (2019). Detection of polymorphisms in the promoter of bovine SIRT1 gene and their effects on intramuscular fat content in Chinese indigenous cattle. *Gene*, 700, 47–51. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2019.03.022>

Gutiérrez-Gil, B., Wiener, P., Nute, G. R., Burton, D., Gill, J. L., Wood, J. D., & Williams, J. L. (2008). Detection of quantitative trait loci for meat quality traits in cattle. *Animal Genetics*, 39(1), 51–61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2007.01682.x>

Gutiérrez-Gil, B., Wiener, P., Richardson, R. I., Wood, J. D., & Williams, J. L. (2010). Identification of QTL with effects on fatty acid composition of meat in a Charolais×Holstein cross population. *Meat Science*, 85(4), 721–729. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.03.031>

Hale, D., Goodson, K., Lopez, A., & Savell, J. (2010). La calidad de la carne bovina y grados de rendimiento. *Meat Science*. <https://meat.tamu.edu/la-calidad-de-la-carne/>

Han, S.-H., Cho, I.-C., Ko, M.-S., Kim, E.-Y., Park, S.-P., Lee, S.-S., & Oh, H.-S. (2012). A promoter polymorphism of MSTN g.-371T>A and its associations with carcass traits in Korean cattle. *Molecular Biology Reports*, 39(4), 3767–3772. <https://doi.org/10.1007/s11033-011-1153-z>

Hansen, G. (2008). *Sistemas de cruzamiento de ganado para producción de carne en el trópico*. Congreso Ganadero Nacional “Eficacia”: El futuro de nuestra ganadería, Costa Rica. https://www.produccion-animal.com.ar/genetica_seleccion_cruzamientos/bovinos_de_carne/82-sistemas_de_cruzamiento.pdf

Hernández, M., & Cassoria, F. (2009). Avances en el diagnóstico de las alteraciones del eje somatotrófico que causan retardo del crecimiento. *Revista Chilena de Endocrinología y Diabetes*, 2(3), 173–178. http://revistasoched.cl/3_2009/7.html

Horcada, A. L., & Polvillo, O. (2010). Conceptos básicos sobre la carne. En *La Producción de carne en Andalucía*. Junta de Andalucía Consejería de Agricultura y Pesca. <https://idus.us.es/handle/11441/40940>

Horodyska, J., Sweeney, T., Ryan, M., & Hamill, R. M. (2015). Novel SNPs in the Ankyrin 1 gene and their association with beef quality traits. *Meat Science*, *108*, 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.04.019>

Hou, G.-Y., Yuan, Z.-R., Gao, X., Li, J.-Y., Gao, H.-J., Chen, J.-B., & Xu, S.-Z. (2010). Genetic Polymorphisms of the CACNA2D1 Gene and Their Association with Carcass and Meat Quality Traits in Cattle. *Biochemical Genetics*, *48*(9), 751–759. <https://doi.org/10.1007/s10528-010-9357-9>

Hou, G.-Y., Yuan, Z.-R., Zhou, H.-L., Zhang, L.-P., Li, J.-Y., Gao, X., Wang, D.-J., Gao, H.-J., & Xu, S.-Z. (2011). Association of thyroglobulin gene variants with carcass and meat quality traits in beef cattle. *Molecular Biology Reports*, *38*(7), 4705–4708. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0605-1>

Huff-Lonergan, E. (2009). 6—Fresh meat water-holding capacity. En J. P. Kerry & D. Ledward (Eds.), *Improving the Sensory and Nutritional Quality of Fresh Meat* (pp. 147–160). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1533/9781845695439.1.147>

IMTA. (1989). Diagnóstico de la ganadería bovina en la región del Papaloapan. *Instituto Mexicano del Tecnología del Agua*. http://repositorio.imta.mx/bitstream/handle/20.500.12013/963/IMTA_021.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Kambadur, R., Sharma, M., Smith, T., & Bass, J. (1997). Mutations in myostatin (GDF8) in Double-Muscled Belgian Blue and Piedmontese Cattle. *Genome Research*, *7*(9), 910–915. <https://doi.org/10.1101/gr.7.9.910>

Kmusser. (2008). *Cuenca del Papaloapan* [Imagen]. https://es.wikipedia.org/wiki/Cuenca_del_Papaloapan#/media/Archivo:Papaloapanrivermap.png

Landa-Ramírez, E., & Arredondo-Pantaleón, A. (2014). Herramienta pico para la formulación y búsqueda de preguntas clínicamente relevantes en la psicooncología basada en la evidencia. *Psicooncología*, *11*(2–3), 259–270. https://doi.org/10.5209/rev_PSIC.2014.v11.n2-3.47387

Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The Measurement of Observer Agreement for Categorical Data. *Biometrics*, *33*(1), 159. <https://doi.org/10.2307/2529310>

Langfelder, P., & Horvath, S. (2008). WGCNA: An R package for weighted correlation network analysis. *BMC Bioinformatics*, *9*(1), 559. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-559>

Laos, R., & Benner, S. A. (2016). Enlazando química y biología: Secuencias de proteínas. *Revista de Química*, *30*(1–2), 23–28. <https://revistas.pucp.edu.pe/index.php/quimica/article/view/15502>

Leal-Gutiérrez, J. D., Elzo, M. A., Carr, C., & Mateescu, R. G. (2020). RNA-seq analysis identifies cytoskeletal structural genes and pathways for meat quality in beef. *PLOS ONE*, *15*(11), e0240895. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240895>

Leal-Gutiérrez, J. D., Elzo, M. A., Johnson, D. D., Hamblen, H., & Mateescu, R. G. (2019). Genome wide association and gene enrichment analysis reveal membrane anchoring and

structural proteins associated with meat quality in beef. *BMC Genomics*, 20(1), 151. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5518-3>

Lee, Y., Oh, D., Lee, J., La, B., & Yeo, J. (2013). Novel single nucleotide polymorphisms of bovine SREBP1 gene is association with fatty acid composition and marbling score in commercial Korean cattle (Hanwoo). *Molecular Biology Reports*, 40(1), 247–254. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-2055-4>

León, G., & Carrasco, A. (2012). La carne de calidad: Cuestión de bienestar. *Revista de divulgación científica y tecnológica de la Universidad Veracruzana*, 25(2). <https://www.uv.mx/cienciahombre/revistae/vol25num2/articulos/carne/>

Li, N., Zhang, Y., Li, H.-P., Han, L., Yan, X.-M., Li, H.-B., Du, W., Zhang, J.-S., & Yu, Q.-L. (2018). Differential expression of mRNA-miRNAs related to intramuscular fat content in the longissimus dorsi in Xinjiang brown cattle. *PLOS ONE*, 13(11), e0206757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206757>

Li, X., Ekerljung, M., Lundström, K., & Lundén, A. (2013). Association of polymorphisms at DGAT1, leptin, SCD1, CAPN1 and CAST genes with color, marbling and water holding capacity in meat from beef cattle populations in Sweden. *Meat Science*, 94(2), 153–158. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.01.010>

Liberati, A., Altman, D., Tetzlaff, J., Mulrow, C., Gotzsche, P., Ioannidis, J., Clarke, M., Devereaux, P., Kleijnen, J., & Moher, D. (2009). The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate healthcare interventions: Explanation and elaboration. *British Medical Journal*, 339(1), b2700. <https://doi.org/10.1136/bmj.b2700>

Lim, D., Lee, S.-H., Kim, N.-K., Cho, Y.-M., Chai, H.-H., Seong, H.-H., & Kim, H. (2013). Gene Co-expression Analysis to Characterize Genes Related to Marbling Trait in Hanwoo (Korean) Cattle. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 26(1), 19–29. <https://doi.org/10.5713/ajas.2012.12375>

Lim, K.-S., Kim, H.-C., Choi, B.-H., Son, J.-W., Lee, K.-T., Choi, T.-J., Cho, Y.-M., Chai, H.-H., Park, J.-E., Park, W., Lim, C., Kim, J.-M., & Lim, D. (2022). Identification of Monoallelically Expressed Genes Associated with Economic Traits in Hanwoo (Korean Native Cattle). *Animals*, 12(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/ani12010084>

Liu, L., Cao, P., Zhang, L., Qi, M., Wang, L., Li, Z., Shao, G., Ding, L., Zhao, X., Zhao, X., Xu, S., Zhang, H., Chai, J., Yue, M., Wang, G., Liu, D., & Sun, F. (2021). Comparisons of adipogenesis- and lipid metabolism-related gene expression levels in muscle, adipose tissue and liver from Wagyu-cross and Holstein steers. *PLOS ONE*, 16(2), e0247559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247559>

Liu, R., Liu, X., Bai, X., Xiao, C., & Dong, Y. (2020). Different expression of lipid metabolism-related genes in Shandong black cattle and Luxi cattle based on transcriptome analysis. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79086-4>

Liu, S., Ma, X., Yue, T., Wang, Z., Qi, K., Li, J., Lin, F., Rushdi, H. E., Gao, Y., Fu, T., Li, M., Gao, T., Yang, L., Han, X., & Deng, T. (2021). Transcriptome-Wide m6A Analysis Provides Novel Insights

Into Testicular Development and Spermatogenesis in Xia-Nan Cattle. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fcell.2021.791221>

Liu, X., Usman, T., Wang, Y., Wang, Z., Xu, X., Wu, M., Zhang, Y., Zhang, X., Li, Q., Liu, L., Shi, W., Qin, C., Geng, F., Wang, C., Tan, R., Huang, X., Liu, A., Wu, H., Tan, S., & Yu, Y. (2015). Polymorphisms in Epigenetic and Meat Quality Related Genes in Fourteen Cattle Breeds and Association with Beef Quality and Carcass Traits. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 28(4), 467–475. <https://doi.org/10.5713/ajas.13.0837>

Liu, Y., Xu, L., Yang, L., Zhao, G., Li, J., Liu, D., & Li, Y. (2020). Discovery of Genomic Characteristics and Selection Signatures in Southern Chinese Local Cattle. *Frontiers in Genetics*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2020.533052>

Liu, Y., Zan, L., Li, L., & Xin, Y. (2013). Proopiomelanocortin gene polymorphisms and its association with meat quality traits by ultrasound measurement in Chinese cattle. *Gene*, 529(1), 138–143. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2013.06.048>

Livak, K. J., & Schmittgen, T. D. (2001). Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ Method. *Methods*, 25(4), 402–408. <https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262>

Long, L. (2014). Routine piloting in systematic reviews—A modified approach? *Systematic Reviews*, 3(1), 77. <https://doi.org/10.1186/2046-4053-3-77>

López, I., & Figueroa, A. (2014). Estudio de la Herencia Poligénica. *Educación Y Salud Boletín Científico Instituto De Ciencias De La Salud Universidad Autónoma Del Estado De Hidalgo*, 2(4). <https://doi.org/10.29057/icsa.v2i4.757>

Love, M. I., Huber, W., & Anders, S. (2014). Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 15(12), 550. <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>

Lu, X., Yang, Y., Zhang, Y., Mao, Y., Liang, R., Zhu, L., & Luo, X. (2021). The relationship between myofiber characteristics and meat quality of Chinese Qinchuan and Luxi cattle. *Animal Bioscience*, 34(4), 743–750. <https://doi.org/10.5713/ajas.20.0066>

Luchiari-Filho, A. (1998). Perspectivas da bovinocultura de corte no Brasil. *Simpósio sobre produção intensiva de gado de corte*, 1–10.

Lucioni, M. (2015). *Mapamundi de los ecuaadores climáticos*. https://es.wikipedia.org/wiki/Clima_tropical#/media/Archivo:Ecuadores.png

Luengo, J. (1995). Clasificación de ganado y tipificación de sus carnes. *TecnoVet*, 1(2). https://web.uchile.cl/vignette/tecnovet/CDA/tecnovet_articulo/0,1409,SCID%253D8615%25261SID%253D428,00.html

Luzardo, S. (2017). *Vida útil de la carne: Influencia del envasado y sistema de producción*. XLV Jornadas Uruguayas de Buiatría, Uruguay. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/carne_y_subproductos/198-LUZARDO-BUIATRIA.pdf

Macho-González, A., Garcimartín, A., López-Oliva, M., Bastida, S., Benedí, J., Ros, G., Nieto, G., & Sánchez-Muniz, F. (2020). Can Meat and Meat-Products Induce Oxidative Stress? *Antioxidants*, *9*(7), 638. <https://doi.org/10.3390/antiox9070638>

Maciel, F. C., Machado Neto, O. R., Duarte, M. S., Du, M., Lage, J. F., Teixeira, P. D., Martins, C. L., Domingues, E. H. R., Fogaça, L. A., & Ladeira, M. M. (2022). Effect of vitamin A injection at birth on intramuscular fat development and meat quality in beef cattle. *Meat Science*, *184*, 108676. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2021.108676>

Magalhães, A. F. B., Camargo, G. M. F. de, Junior, G. A. F., Gordo, D. G. M., Tonussi, R. L., Costa, R. B., Espigolan, R., Silva, R. M. de O., Bresolin, T., Andrade, W. B. F. de, Takada, L., Feitosa, F. L. B., Baldi, F., Carneiro, R., Chardulo, L. A. L., & Albuquerque, L. G. de. (2016). Genome-Wide Association Study of Meat Quality Traits in Nellore Cattle. *PLOS ONE*, *11*(6), e0157845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157845>

Manterola, C., Astudillo, P., Arias, E., & Claros, N. (2013). Revisión sistemática de la literatura. Qué se debe saber acerca de ellas. *Cirugía Española*, *91*(3), 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.ciresp.2011.07.009>

Martínez, C., Cotera, J., Arceo, O., Damien, E., & Kido, M. (2015). Agentes Y Márgenes De Comercialización Del Ganado Bovino Para Abasto En Loma Bonita, Oaxaca. *Revista Mexicana de Agronegocios*, *36*(1), 1188–1198. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=14132408005>

Martínez del Pino, L., Urrutia, O., Arana, A., Alfonso, L., Mendizabal, J. A., & Soret, B. (2020). Expression of key myogenic, fibrogenic and adipogenic genes in Longissimus thoracis and Masseter muscles in cattle. *Animal*, *14*(7), 1510–1519. <https://doi.org/10.1017/S1751731120000051>

Martínez-Frías, M. L. (2010). Estructura y función del ADN y de los genes. I Tipos de alteraciones de la función del gen por mutaciones. *Medicina de Familia. SEMERGEN*, *36*(5), 273–277. <https://doi.org/10.1016/j.semerg.2009.12.014>

Martins, R., Machado, P. C., Pinto, L. F. B., Silva, M. R., Schenkel, F. S., Brito, L. F., & Pedrosa, V. B. (2021). Genome-wide association study and pathway analysis for fat deposition traits in nellore cattle raised in pasture-based systems. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *138*(3), 360–378. <https://doi.org/10.1111/jbgs.12525>

Matsushashi, T., Maruyama, S., Uemoto, Y., Kobayashi, N., Mannen, H., Abe, T., Sakaguchi, S., & Kobayashi, E. (2011). Effects of bovine fatty acid synthase, stearoyl-coenzyme A desaturase, sterol regulatory element-binding protein 1, and growth hormone gene polymorphisms on fatty acid composition and carcass traits in Japanese Black cattle. *Journal of Animal Science*, *89*(1), 12–22. <https://doi.org/10.2527/jas.2010-3121>

Meng, X., Gao, Z., Liang, Y., Zhang, C., Chen, Z., Mao, Y., Huang, B., Kui, K., & Yang, Z. (2020). Longissimus Dorsi Muscle Transcriptomic Analysis of Simmental and Chinese Native Cattle Differing in Meat Quality. *Frontiers in Veterinary Science*, *7*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fvets.2020.601064>

Methley, A., Campbell, S., Chew-Graham, C., McNally, R., & Cheraghi-Sohi, S. (2014). PICO, PICOS and SPIDER: A comparison study of specificity and sensitivity in three search tools for

qualitative systematic reviews. *BMC Health Services Research*, 14(1), 579. <https://doi.org/10.1186/s12913-014-0579-0>

Miles, C., & Wayne, M. (2008). Quantitative Trait Locus (QTL) Analysis. *Nature Education*, 1(1), 208. <http://www.nature.com/scitable/topicpage/quantitative-trait-locus-qt1-analysis-53904>

Miquel, M. C., Villarreal, E., Mezzadra, C., Melucci, L., Soria, L., Corva, P., & Schor, A. (2009). The association of CAPN1 316 marker genotypes with growth and meat quality traits of steers finished on pasture. *Genetics and Molecular Biology*, 32(3), 491–496. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572009000300011>

Mokry, F. B., Higa, R. H., de Alvarenga Mudadu, M., Oliveira de Lima, A., Meirelles, S. L. C., Barbosa da Silva, M. V. G., Cardoso, F. F., Morgado de Oliveira, M., Urbinati, I., Méo Niciura, S. C., Tullio, R. R., Mello de Alencar, M., & Correia de Almeida Regitano, L. (2013). Genome-wide association study for backfat thickness in Canchim beef cattle using Random Forest approach. *BMC Genetics*, 14(1), 47. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-47>

Montaldo, H., & Barría, N. (1998). Mejoramiento genético de animales. *Ciencia Al Día*, 1(2). <https://www.ciencia.cl/CienciaAlDia/volumen1/numero2/articulos/articulo3.html>

Morón-Fuenmayor, O. E., & Zamorano-García, L. (2004). Pérdida por goteo en carne cruda de diferentes tipos de animales. *Revista Científica*, XIV(1), 7. <https://www.redalyc.org/pdf/959/95911219006.pdf>

Motter, M., Corva, P., Krause, M., Perez Cenci, M., & Soria, L. (2009). Rol de la calpastatina en la variabilidad de la terneza de la carne bovina. *BAG. Journal of basic and applied genetics*, 20(1), 15–24. http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S1852-62332009000100003&lng=es&nrm=iso&tlng=es

Mudadu, M. A., Porto-Neto, L. R., Mokry, F. B., Tizioto, P. C., Oliveira, P. S. N., Tullio, R. R., Nassu, R. T., Niciura, S. C. M., Tholon, P., Alencar, M. M., Higa, R. H., Rosa, A. N., Feijó, G. L. D., Ferraz, A. L. J., Silva, L. O. C., Medeiros, S. R., Lanna, D. P., Nascimento, M. L., Chaves, A. S., ... Regitano, L. C. A. (2016). Genomic structure and marker-derived gene networks for growth and meat quality traits of Brazilian Nelore beef cattle. *BMC Genomics*, 17(1), 235. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2535-3>

Muniz, M. M. M., Fonseca, L. F. S., Magalhães, A. F. B., dos Santos Silva, D. B., Canovas, A., Lam, S., Ferro, J. A., Baldi, F., Chardulo, A. L., & de Albuquerque, L. G. (2020). Use of gene expression profile to identify potentially relevant transcripts to myofibrillar fragmentation index trait. *Functional & Integrative Genomics*, 20(4), 609–619. <https://doi.org/10.1007/s10142-020-00738-9>

Muñoz, C., Parra, G., Sifuentes, A. M., Martínez, J., López, L., Vera, W., & de la Rosa, X. (2012). Indicadores genómicos y fenotípicos para calidad de la carne en bovinos Charolais de México. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 25(1), 210–219. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-06902012000200006&lng=en&tlng=es.

Narukami, T., Sasazaki, S., Oyama, K., Nogi, T., Taniguchi, M., & Mannen, H. (2011). Effect of DNA polymorphisms related to fatty acid composition in adipose tissue of Holstein cattle. *Animal Science Journal*, 82(3), 406–411. <https://doi.org/10.1111/j.1740-0929.2010.00855.x>

Nash, S. (2017). *Quality Assurance: Carcass Terminology*. University of Idaho. <https://www.uidaho.edu/-/media/UIDaho-Responsive/Files/Extension/4-H/Animal-Science-Lesson-Plans/QA-Carcass-Terminology-L2-ALL-SNash.pdf?la=en&hash=BE4537164D9F4CE34168C32158FEF7576A3B6626>

NHGRI. (2022a). *Alelo*. National Human Genome Research Institute. <https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Alelo>

NHGRI. (2022b). *Haplotipo*. National Human Genome Research Institute. <https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Haplotipo>

Nussbaum, R., McInnes, R., & Willard, H. (2016). *Thompson & Thompson Genetics in Medicine* (Eighth edition). Elsevier.

Ochoa, P. (1991). Mejoramiento genético del ganado bovino productor de leche. *Ciencia Veterinaria*, 5(1), 67–88. <https://www.fmvz.unam.mx/fmvz/cienciavet/revistas/CvVol5/CVv5c4.pdf>

OEC. (2023). *Carne bovina*. OEC - The Observatory of Economic Complexity. <https://oec.world/es/profile/hs/bovine-meat?yearSelector=2009&growthSelector=value2>

OECD/FAO. (2019). Meat. En *OECD-FAO Agricultural Outlook 2019-2028* (pp. 166–169). Organisation for Economic Co-operation and Development. https://www.oecd-ilibrary.org/agriculture-and-food/oecd-fao-agricultural-outlook-2019-2028_agr_outlook-2019-en

Oliva, R., Ballesta, F., Oriola, J., & Clària, J. (2004). Herencia poligénica y multifactorial. En *Genética médica* (pp. 197–200). Edicions Universitat Barcelona.

Ortega, J., & García, L. (2011). El Genoma bovino, métodos y resultados de su análisis. *Revista MVZ Córdoba*, 16(1), 2410–2424. <https://doi.org/10.21897/rmvz.300>

Page, B., Casas, E., Quaas, R., Thallman, R., Wheeler, T., Shackelford, S., Koohmaraie, M., White, S., Bennett, G., Keele, J., Dikeman, M., & Smith, T. (2004). Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires^{1,2}. *Journal of Animal Science*, 82(12), 3474–3481. <https://doi.org/10.2527/2004.82123474x>

Papuc, C., Goran, G., Predescu, C., & Nicorescu, V. (2017). Mechanisms of Oxidative Processes in Meat and Toxicity Induced by Postprandial Degradation Products: A Review. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 16(1), 96–123. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12241>

Pardo, D. (2007). *Beef Carcass*. png. https://es.wikipedia.org/wiki/Clasificaci%C3%B3n_de_la_carne#/media/Archivo:Carcass.png

Parra-Bracamonte, G. M., Sifuentes, A. M., de la Rosa, X., & Arellano, W. (2011). *Avances y perspectivas de la biotecnología genómica aplicada a la ganadería en México*. 1025–1037.

Pedraz, C. (2009). La secuenciación del genoma bovino ha contado con la participación del Itacyl. *Agencia Iberoamericana para la Difusión de la Ciencia y la Tecnología, DCYT*. <https://www.dicyt.com/noticias/la-secuenciacion-del-genoma-bovino-ha-contado-con-la-participacion-del-itacyl>

Pegolo, S., Cecchinato, A., Savoia, S., Di Stasio, L., Pauciullo, A., Brugiapaglia, A., Bittante, G., & Albera, A. (2020). Genome-wide association and pathway analysis of carcass and meat quality traits in Piemontese young bulls. *Animal*, *14*(2), 243–252. <https://doi.org/10.1017/S1751731119001812>

Pereira, A. P., Alencar, M. M. de, Oliveira, H. N. de, & Regitano, L. C. de A. (2005). Association of GH and IGF-1 polymorphisms with growth traits in a synthetic beef cattle breed. *Genetics and Molecular Biology*, *28*(2), 230–236. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572005000200009>

Pértega, S., & Pita-Fernández, S. (2005). Revisión sistemática y metaanálisis. *Cadernos de Atención Primaria*, *12*(1), 109–112. https://www.agamfec.com/wp/wp-content/uploads/2015/07/14_Invest_N12_2.pdf

Picard, B., & Gagaoua, M. (2020). Muscle Fiber Properties in Cattle and Their Relationships with Meat Qualities: An Overview. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *68*(22), 6021–6039. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c02086>

Picard, B., Lebret, B., Cassar-Malek, I., Liaubet, L., Berri, C., Le Bihan-Duval, E., Hocquette, J. F., & Renand, G. (2015). Recent advances in omic technologies for meat quality management. *Meat Science*, *109*, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.05.003>

Pinto, L. F. B., Ferraz, J. B. S., Meirelles, F. V., Eler, J. P., Rezende, F. M., Carvalho, M. E., Almeida, H. B., & Silva, R. C. G. (2010). Association of SNPs on CAPN1 and CAST genes with tenderness in Nellore cattle. *Genetics and Molecular Research*, *9*(3), 1431–1442. <https://doi.org/10.4238/vol9-3gmr881>

Pinto, L. F. B., Ferraz, J. B. S., Pedrosa, V. B., Eler, J. P., Meirelles, F. V., Bonin, M. N., Rezende, F. M., Carvalho, M. E., Cucco, D. C., & Silva, R. C. G. (2011). Single nucleotide polymorphisms in CAPN and leptin genes associated with meat color and tenderness in Nellore cattle. *Genetics and Molecular Research*, *10*(3), 2057–2064. <https://doi.org/10.4238/vol10-3gmr1263>

Piñeira, J., Río, J., Floody, H., & Felmer, R. (2012). Distribución de polimorfismos asociados al grado de infiltración de grasa intramuscular en siete razas bovinas de carne utilizadas en la Región de La Araucanía, Chile. *Archivos de medicina veterinaria*, *44*(1), 43–52. <https://doi.org/10.4067/S0301-732X2012000100007>

Poleti, M. D., DeRijk, R. H., Rosa, A. F., Moncau, C. T., Oliveira, P. S., Coutinho, L. L., Eler, J. P., & Balieiro, J. C. C. (2015). Genetic variants in glucocorticoid and mineralocorticoid receptors are associated with concentrations of plasma cortisol, muscle glycogen content, and meat quality traits in male Nellore cattle. *Domestic Animal Endocrinology*, *51*, 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2014.12.004>

Ramayo-Caldas, Y., Renand, G., Ballester, M., Saintilan, R., & Rocha, D. (2016). Multi-breed and multi-trait co-association analysis of meat tenderness and other meat quality traits in three French beef cattle breeds. *Genetics Selection Evolution*, 48(1), 37. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0216-y>

Rangel, J., Espinosa, J., de Pablos-Heredero, C., Barba, C., Velez, A., Rivas, J., & García, A. (2017). Adopción de innovaciones y prácticas organizativas de manejo, alimentación y reproducción en pequeñas unidades de producción de vacunos de doble propósito en México. *Revista Científica*, 27(1), 44–55. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=95950495007>

Raza, S. H. A., Khan, R., Abdelnour, S. A., Abd El-Hack, M. E., Khafaga, A. F., Taha, A., Ohran, H., Mei, C., Schreurs, N. M., & Zan, L. (2019). Advances of Molecular Markers and Their Application for Body Variables and Carcass Traits in Qinchuan Cattle. *Genes*, 10(9), 717. <https://doi.org/10.3390/genes10090717>

Reardon, W., Mullen, A. M., Sweeney, T., & Hamill, R. M. (2010). Association of polymorphisms in candidate genes with colour, water-holding capacity, and composition traits in bovine *M. longissimus* and *M. semimembranosus*. *Meat Science*, 86(2), 270–275. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.04.013>

Rehfeldt, C., Te Pas, M. F. W., Wimmers, K., Brameld, J. M., Nissen, P. M., Berri, C., Valente, L. M. P., Power, D. M., Picard, B., Stickland, N. C., & Oksbjerg, N. (2011). Advances in research on the prenatal development of skeletal muscle in animals in relation to the quality of muscle-based food. II – Genetic factors related to animal performance and advances in methodology. *Animal*, 5(5), 718–730. <https://doi.org/10.1017/S1751731110002454>

Rempel, L. A., Casas, E., Shackelford, S. D., & Wheeler, T. L. (2012). Relationship of polymorphisms within metabolic genes and carcass traits in crossbred beef cattle^{1,2,3}. *Journal of Animal Science*, 90(4), 1311–1316. <https://doi.org/10.2527/jas.2011-4302>

Revista Hereford. (2017). Revista Hereford. *Revista Hereford*, 82(670), 36. https://www.hereford.org.ar/web/wp-content/uploads/revista_hereford_670_completa.pdf

Rezende, F. M., Rodriguez, E., Leal-Gutiérrez, J. D., Elzo, M. A., Johnson, D. D., Carr, C., & Mateescu, R. G. (2021). Genomic Approaches Reveal Pleiotropic Effects in Crossbred Beef Cattle. *Frontiers in Genetics*, 12. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.627055>

Ribeca, C., Bonfatti, V., Cecchinato, A., Albera, A., Gallo, L., & Carnier, P. (2014). Effect of polymorphisms in candidate genes on carcass and meat quality traits in double muscled Piemontese cattle. *Meat Science*, 96(3), 1376–1383. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.11.028>

Ribeca, C., Bonfatti, V., Cecchinato, A., Albera, A., Maretto, F., Gallo, L., & Carnier, P. (2013). Association of polymorphisms in calpain 1, (μ /I) large subunit, calpastatin, and cathepsin D genes with meat quality traits in double-muscled Piemontese cattle. *Animal Genetics*, 44(2), 193–196. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2012.02370.x>

Rivera, A. (2009). El genoma de la vaca abre vías para lograr un ganado más productivo. *El País*. https://elpais.com/diario/2009/04/24/sociedad/1240524003_850215.html

Rosa, A. F., Moncau, C. T., Poleti, M. D., Fonseca, L. D., Balieiro, J. C. C., Silva, S. L. E., & Eler, J. P. (2018). Proteome changes of beef in Nellore cattle with different genotypes for tenderness. *Meat Science*, *138*, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.12.006>

Ruiz, A., Benítez, C., & Dos Santos, C. (2022). Evaluación del control de calidad de la carne vacuna consumida en la ciudad de Pilar, año 2017. *Ciencia Latina Revista Científica Multidisciplinar*, *6*(1), Article 1. https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v6i1.1565

Salazar, G. (2022). *¡Conoce Tus Carnes! La Res, parte 1*. Salazar Grill. <https://www.salazargrill.com/blogs/antes-de-prender-el-carbon/res-parte-1>

Santiago, G. G., Siqueira, F., Cardoso, F. F., Regitano, L. C. A., Ventura, R., Sollero, B. P., Souza, M. D., Júnior, Mokry, F. B., Ferreira, A. B. R., & Torres, R. A. A., Júnior. (2017). Genomewide association study for production and meat quality traits in Canchim beef cattle. *Journal of Animal Science*, *95*(8), 3381–3390. <https://doi.org/10.2527/jas.2017.1570>

Sasago, N., Abe, T., Sakuma, H., Kojima, T., & Uemoto, Y. (2017). Genome-wide association study for carcass traits, fatty acid composition, chemical composition, sugar, and the effects of related candidate genes in Japanese Black cattle. *Animal Science Journal*, *88*(1), 33–44. <https://doi.org/10.1111/asj.12595>

Schenkel, F., Miller, S., Jiang, Z., Mandell, I., Ye, X., Li, H., & Wilton, J. (2006). Association of a single nucleotide polymorphism in the Calpastatin gene with carcass and meat quality traits of beef cattle. *Journal of animal science*, *84*, 291–299. <https://doi.org/10.2527/2006.842291x>

Sevane, N., Armstrong, E., Wiener, P., Pong Wong, R., Dunner, S., & GemQual Consortium. (2014). Polymorphisms in twelve candidate genes are associated with growth, muscle lipid profile and meat quality traits in eleven European cattle breeds. *Molecular Biology Reports*, *41*(7), 4721–4731. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3343-y>

Sharma, Y., Miladi, M., Dukare, S., Boulay, K., Caudron-Herger, M., Groß, M., Backofen, R., & Diederichs, S. (2019). A pan-cancer analysis of synonymous mutations. *Nature Communications*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10489-2>

Sherman, E., Nkrumah, J., Murdoch, B., Li, C., Wang, Z., Fu, A., & Moore, S. (2008). Polymorphisms and haplotypes in the bovine neuropeptide Y, growth hormone receptor, ghrelin, insulin-like growth factor 2, and uncoupling proteins 2 and 3 genes and their associations with measures of growth, performance, feed efficiency, and carcass merit in beef cattle. *Journal of Animal Science*, *86*(1), 1–16. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-799>

SIAP. (2022). *Escenario mensual de productos agroalimentarios*. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/744342/Carne_de_bovino_Junio.pdf

SIAP. (2016). *Carne en canal por estado*. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. http://infosiap.siap.gob.mx/repoAvance_siap_gb/pecAvanceProd.jsp

SIAP. (2020). *La producción de carne de res en México mantiene un crecimiento anual sostenible del 2.5 %: Agricultura*. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. <http://www.gob.mx/agricultura/prensa/la-produccion-de-carne-de-res-en-mexico-mantiene-un-crecimiento-anual-sostenible-del-2-5-agricultura>

Silva, D. B. S., Fonseca, L. F. S., Pinheiro, D. G., Magalhães, A. F. B., Muniz, M. M. M., Ferro, J. A., Baldi, F., Chardulo, L. A. L., Schnabel, R. D., Taylor, J. F., & Albuquerque, L. G. (2020). Spliced genes in muscle from Nelore Cattle and their association with carcass and meat quality. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71783-4>

Simm, G., Lambe, N., Bünger, L., Navajas, E., & Roehe, R. (2009). 12—Use of meat quality information in breeding programmes. En J. P. Kerry & D. Ledward (Eds.), *Improving the Sensory and Nutritional Quality of Fresh Meat* (pp. 264–291). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1533/9781845695439.2.264>

Solís, L., & Andrade, A. (2005). ¿Qué son los marcadores moleculares? *Revista de divulgación científica y tecnológica de la Universidad Veracruzana*, *18*(1). <https://www.uv.mx/cienciahombre/revistae/vol18num1/articulos/moleculares/index.htm>

Somavilla, A. L., Sonstegard, T. S., Higa, R. H., Rosa, A. N., Siqueira, F., Silva, L. O. C., Torres Júnior, R. a. A., Coutinho, L. L., Mudadu, M. A., Alencar, M. M., & Regitano, L. C. A. (2014). A genome-wide scan for selection signatures in Nelore cattle. *Animal Genetics*, *45*(6), 771–781. <https://doi.org/10.1111/age.12210>

Sorbolini, S., Bongiorno, S., Cellesi, M., Gaspa, G., Dimauro, C., Valentini, A., & Macciotta, N. p. (2017). Genome wide association study on beef production traits in Marchigiana cattle breed. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *134*(1), 43–48. <https://doi.org/10.1111/jbg.12227>

Stick, D., Davis, M., Loerch, S., & Simmen, R. (1998). Relationship between blood serum insulin-like growth factor I concentration and postweaning feed efficiency of crossbred cattle at three levels of dietary intake. *Journal of Animal Science*, *76*(2), 498–505. <https://doi.org/10.2527/1998.762498x>

Sun, X., Wu, X., Fan, Y., Mao, Y., Ji, D., Huang, B., & Yang, Z. (2018). Effects of polymorphisms in *CAPN1* and *CAST* genes on meat tenderness of Chinese Simmental cattle. *Archives Animal Breeding*, *61*(4), 433–439. <https://doi.org/10.5194/aab-61-433-2018>

Taylor, J. F., Coutinho, L. L., Herring, K. L., Gallagher, D. S., Brenneman, R. A., Burney, N., Sanders, J. O., Turner, J. W., Smith, S. B., Miller, R. K., Savell, J. W., & Davis, S. K. (1998). Candidate gene analysis of GH1 for effects on growth and carcass composition of cattle. *Animal Genetics*, *29*(3), 194–201. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.1998.00317.x>

Teira, G., Perlo, F., Bonato, P., & Tisocco, O. (2006). Calidad de carnes bovinas. Aspectos nutritivos y organolépticos relacionados con sistemas de alimentación y prácticas de elaboración. *Ciencia, Docencia y Tecnología*, *17*(33), 173–193. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=14503307>

Téllez, J. (2005). *La calidad de la carne de vacunos*. 4. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/carne_y_subproductos/62-calidad_de_carne_de_vacunos.pdf

Thaller, G., Kühn, C., Winter, A., Ewald, G., Bellmann, O., Wegner, J., Zühlke, H., & Fries, R. (2003). DGAT1, a new positional and functional candidate gene for intramuscular fat deposition in cattle. *Animal Genetics*, *34*(5), 354–357. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2003.01011.x>

- Tian, J., Zhao, Z., Zhang, L., Zhang, Q., Yu, Z., Li, J., & Yang, R. (2013). Association of the leptin gene E2-169T>C and E3-299T>A mutations with carcass and meat quality traits of the Chinese Simmental-cross steers. *Gene*, *518*(2), 443–448. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.11.071>
- Tizioto, P. C., Coutinho, L. L., Mourão, G. B., Gasparin, G., Malagó-Jr, W., Bressani, F. A., Tullio, R. R., Nassu, R. T., Taylor, J. F., & Regitano, L. C. A. (2016). Variation in myogenic differentiation 1 mRNA abundance is associated with beef tenderness in Nelore cattle. *Animal Genetics*, *47*(4), 491–494. <https://doi.org/10.1111/age.12434>
- Tizioto, P. C., Decker, J. E., Taylor, J. F., Schnabel, R. D., Mudadu, M. A., Silva, F. L., Mourão, G. B., Coutinho, L. L., Tholon, P., Sonstegard, T. S., Rosa, A. N., Alencar, M. M., Tullio, R. R., Medeiros, S. R., Nassu, R. T., Feijó, G. L. D., Silva, L. O. C., Torres, R. A., Siqueira, F., ... Regitano, L. C. A. (2013). Genome scan for meat quality traits in Nelore beef cattle. *Physiological Genomics*, *45*(21), 1012–1020. <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00066.2013>
- Tizioto, P. C., Meirelles, S. L., Veneroni, G. B., Tullio, R. R., Rosa, A. N., Alencar, M. M., Medeiros, S. R., Siqueira, F., Feijó, G. L. D., Silva, L. O. C., Torres, R. A. A., & Regitano, L. C. A. (2012). A SNP in ASAP1 gene is associated with meat quality and production traits in Nelore breed. *Meat Science*, *92*(4), 855–857. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2012.05.018>
- Torres, A. (2017). La importancia de los idiomas de las publicaciones científicas. *Revista Comunicar*. <https://www.revistacomunicar.com/wp/escuela-de-autores/la-importancia-de-los-idiommas-de-las-publicaciones-cientificas/>
- Torres, J., & Perera, V. (2009). Cálculo de la fiabilidad y concordancia entre codificadores de un sistema de categorías para el estudio del foro online en e-learning. *Revista de Investigación Educativa*, *27*(1), 89–103. <https://www.redalyc.org/pdf/2833/283322804006.pdf>
- Ujan, J. A., Zan, L. S., Ujan, S. A., Adoligbe, C., & Wang, H. B. (2011). Back fat thickness and meat tenderness are associated with a 526 T→A mutation in the exon 1 promoter region of the MyF-5 gene in Chinese *Bos taurus*. *Genetics and Molecular Research*, *10*(4), 3070–3079. <https://doi.org/10.4238/2011.December.12.6>
- UNC. (2019). *Principales razas bovinas productoras de carne de Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba. <http://www.agro.unc.edu.ar/~wpweb/mejoramientoanimal/wp-content/uploads/sites/13/2019/08/RAZAS.pdf>
- Van Dam, S., Vösa, U., Van der Graaf, A., Franke, L., & De Magalhães, J. P. (2018). Gene co-expression analysis for functional classification and gene–disease predictions. *Briefings in Bioinformatics*, *19*(4), 575–592. <https://doi.org/10.1093/bib/bbw139>
- Vargas, G. (2002). La tropicalidad y el análisis geográfico. *Revista Facultad de Ciencias Sociales Universidad de Costa Rica*, *81*(1), 15. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/reflexiones/article/view/11296/10651>
- Velásquez, J. (2015). Una Guía Corta para Escribir Revisiones Sistemáticas de Literatura. Parte 4. *DYNA*, *82*(190), 9–12. <https://doi.org/10.15446/dyna.v82n190.49511>
- Vittori, A., Queiroz, A., Resende, F., Júnior, A., Alleoni, G., Razook, A., Figueiredo, L., & Gesualdi, A. (2006). Características de carcaça de bovinos de diferentes grupos genéticos, castrados e não-

castrados, em fase de terminação. *Revista Brasileira De Zootecnia-brazilian Journal of Animal Science - REV BRAS ZOOTECN*, 35. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982006000700028>

Wang, H., Zan, L. S., Wang, H. B., & Song, F. B. (2011). A novel SNP of the C/EBP α gene associated with superior meat quality in indigenous Chinese cattle. *Genetics and Molecular Research*, 10(3), 2069–2077. <https://www.geneticsmr.org/articles/a-novel-snp-of-the-cebp-gene-associated-with-superior-meat-quality-in-indigenous-chinese-cattle.pdf>

Wang, S., Liu, J., Zhao, W., Wang, G., & Gao, S. (2021). Selection of candidate genes for differences in fat metabolism between cattle subcutaneous and perirenal adipose tissue based on RNA-seq. *Animal Biotechnology*, 0(0), 1–12. <https://doi.org/10.1080/10495398.2021.1991937>

Wang, Y. H., Bower, N. I., Reverter, A., Tan, S. H., De Jager, N., Wang, R., McWilliam, S. M., Cafe, L. M., Greenwood, P. L., & Lehnert, S. A. (2009). Gene expression patterns during intramuscular fat development in cattle. *Journal of Animal Science*, 87(1), 119–130. <https://doi.org/10.2527/jas.2008-1082>

Warner, R., Greenwood, P., & Ferguson, P. (2011). Understanding genetic and environmental effects for assurance of meat quality. En *Control of Meat Quality* (Seon-Tea Joo, pp. 117–145). Research Signpost. https://www.researchgate.net/publication/235784674_Understanding_genetic_and_environmental_effects_for_assurance_of_meat_quality

White, S., Casas, E., Wheeler, T., Shackelford, S., Koohmaraie, M., Riley, D., Chase, C., Jr., Johnson, D., Keele, J., & Smith, T. (2005). A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent1. *Journal of Animal Science*, 83(9), 2001–2008. <https://doi.org/10.2527/2005.8392001x>

Wood, B., Archer, J., & van der Werf, J. (2004). Response to selection in beef cattle using IGF-1 as a selection criterion for residual feed intake under different Australian breeding objectives. *Livestock Production Science*, 91(1), 69–81. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.06.009>

Wood, I., Moser, G., Burrell, D., Mengersen, K., & Hetzel, D. (2006). A meta-analytic assessment of a Thyroglobulin marker for marbling in beef cattle. *Genetics, selection, evolution : GSE*, 38, 479–494. <https://doi.org/10.1051/gse:2006016>

Wu, Y., Fan, H., Wang, Y., Zhang, L., Gao, X., Chen, Y., Li, J., Ren, H., & Gao, H. (2014). Genome-Wide Association Studies Using Haplotypes and Individual SNPs in Simmental Cattle. *PLOS ONE*, 9(10), e109330. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109330>

Xia, J., Qi, X., Wu, Y., Zhu, B., Xu, L., Zhang, L., Gao, X., Chen, Y., Li, J., & Gao, H. (2016). Genome-wide association study identifies loci and candidate genes for meat quality traits in Simmental beef cattle. *Mammalian Genome*, 27(5), 246–255. <https://doi.org/10.1007/s00335-016-9635-x>

Xu, L., Niu, Q., Chen, Y., Wang, Z., Xu, L., Li, H., Xu, L., Gao, X., Zhang, L., Gao, H., Cai, W., Zhu, B., & Li, J. (2021). Validation of the Prediction Accuracy for 13 Traits in Chinese Simmental Beef Cattle Using a Preselected Low-Density SNP Panel. *Animals*, 11(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/ani11071890>

Yan, X., Wang, J., Li, H., Gao, L., Geng, J., Ma, Z., Liu, J., Zhang, J., Xie, P., & Chen, L. (2021). Combined transcriptome and proteome analyses reveal differences in the longissimus dorsi muscle between Kazakh cattle and Xinjiang brown cattle. *Animal Bioscience*, *34*(9), 1439–1450. <https://doi.org/10.5713/ab.20.0751>

Yao, J., Aggrey, S., Zadworny, D., Hayes, J., & Kühnlein, U. (1996). Sequence Variations in the Bovine Growth Hormone Gene Characterized by Single-Strand Conformation Polymorphism (SSCP) Analysis and Their Association with Milk Production Traits in Holsteins. *Genetics*, *144*(4), 1809–1816. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.1809>

Yuan, Z. R., & Xu, S. Z. (2011). Novel SNPs of the bovine CACNA2D1 gene and their association with carcass and meat quality traits. *Molecular Biology Reports*, *38*(1), 365–370. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0117-z>

Zhang, J. S., Xu, H. Y., Fang, J. C., Yin, B. Z., Wang, B. B., Pang, Z., & Xia, G. J. (2021). Integrated microRNA–mRNA analysis reveals the roles of microRNAs in the muscle fat metabolism of Yanbian cattle. *Animal Genetics*, *52*(5), 598–607. <https://doi.org/10.1111/age.13126>

Zhang, L., Michal, J. J., O’Fallon, J. V., Pan, Z., Gaskins, C. T., Reeves, J. J., Busboom, J. R., Zhou, X., Ding, B., Dodson, M. V., & Jiang, Z. (2012). Quantitative Genomics of 30 Complex Phenotypes in Wagyu x Angus F₁ Progeny. *International Journal of Biological Sciences*, *8*(6), 838–858. <https://doi.org/10.7150/ijbs.4403>

Zhang, L. P., Gan, Q. F., Hou, G. Y., Gao, H. J., Li, J. Y., & Xu, S. Z. (2015). Investigation of TG gene variants and their effects on growth, carcass composition, and meat quality traits in Chinese steers. *Genetics and Molecular Research*, *14*(2), 5320–5326. <https://doi.org/10.4238/2015.May.22.2>

Zhou, G., Dudgeon, C., Li, M., Cao, Y., Zhang, L., & Jin, H. (2010). Molecular cloning of the HGD gene and association of SNPs with meat quality traits in Chinese red cattle. *Molecular Biology Reports*, *37*(1), 603–611. <https://doi.org/10.1007/s11033-009-9860-4>

Zhu, B., Niu, H., Zhang, W., Wang, Z., Liang, Y., Guan, L., Guo, P., Chen, Y., Zhang, L., Guo, Y., Ni, H., Gao, X., Gao, H., Xu, L., & Li, J. (2017). Genome wide association study and genomic prediction for fatty acid composition in Chinese Simmental beef cattle using high density SNP array. *BMC Genomics*, *18*(1), 464. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3847-7>

Anexos.

A. Materiales complementarios del CD.

1) Lista de textos potenciales. Se muestran los títulos de los 244 artículos considerados en la etapa *c* de la metodología, sus citas, su numeración de acuerdo al resultado que corresponde en las bases de datos y su resultado de elegibilidad.

2) Hojas de selección de textos. Se muestran las 244 hojas rellenas en el proceso de la etapa *c* de la metodología.

3) Hojas de extracción de datos. Se muestran las 149 hojas rellenas (una por cada texto elegible) en el proceso de la etapa *d* de la metodología.

B. Hoja de selección de textos.

Se muestra un ejemplo del relleno correcto de la hoja diseñada. Las bases de datos se asignaron como "1" para PubMed y "2" para Scielo. El número de texto fue un código compuesto de tres elementos: el número de la base de datos de la que se extrajo el texto, un punto (.) y el número de resultado del texto en la base de datos. Los totales suman cada uno de los criterios evaluados y guían, junto con los objetivos y preguntas específicas del proyecto, al revisor en la decisión, sin embargo, como se observa en la instrucción 5 de la hoja, la decisión final es del revisor. De aquí la importancia de repetir el procedimiento y calcular el estadístico k . El resto de las hojas se encuentran en el material complementario 2 del CD.



Hoja de selección de textos



Instrucciones:

- 1) Identifique la hoja de acuerdo con la información que contiene el nombre de la carpeta a la que pertenece el texto a evaluar.
- 2) Para cada uno de los apartados sólo puede marcar una opción con un "1".
- 3) En caso de marcar una opción con fondo verde, deberá responder la pregunta "¿Cuál?" de forma completa y precisa.
- 4) El apartado "Solicitud del texto.." sólo se rellena cuando el texto no está disponible para consulta.
- 5) Se sugiere que el texto sea seleccionado si el apartado "Totales" muestra 0 criterios de exclusión identificados, sin embargo, la decisión final depende completamente del criterio del revisor.
- 6) La respuesta se registra en la sección "Resultado".

Identificación de la hoja

Base de datos	1	Número de revisor	1	Fecha
Número de texto	1.83	Nombre del revisor	Laura	10 de junio de 2022
Nombre del artículo	Genomewide association study for production and meat quality traits in Canchim beef cattle			

Sobre el texto

Tipo			Año de publicación			
Artículo científico experimental	Otro	¿Cuál?	2009-2021	Diferente	¿Cuál?	
1			1			
Idioma de publicación			Disponible para consulta			
Español	Inglés	Portugués	Otro	¿Cuál?	Sí	No
	1					1
Solicitud del texto al autor de correspondencia						
Respuesta			Fecha			
Positiva	Negativa	Sin respuesta	De solicitud		De respuesta	
1			1 de junio de 2022		8 de junio de 2022	
Publicado en revista predatoria			¿Duplicado?			
No	Sí	¿Cuál?	No	Sí	¿Cuál?	
1			1			

Sobre los experimentos

Característica productiva de interés				Población		
Calidad de la carne	Otra	¿Cuál?		Bovino	Otra	¿Cuál?
1				1		
Marcador molecular (MM)				¿Asocia el MM con la calidad de la carne?		
Gen	SNP	QTL	Otro	¿Cuál?	Sí	No
		1			1	

Totales

Criterios de inclusión	10
Criterios de exclusión	0

Resultado

Seleccionado	1
No seleccionado	

C. Hoja de extracción de datos.

Para cada uno de los marcadores moleculares se diseñó una hoja de extracción de datos. Al final del pilotaje de rutina se formalizó el siguiente modelo para la extracción de SNPs. La única diferencia entre las hojas de extracción para genes y QTLs con las hojas de extracción para SNPs se encuentra en el segundo apartado de la sección "Resultados". Las hojas rellenas se encuentran en el material complementario 3 del CD.



Hoja de extracción de datos

Instrucciones

- 1) Identifique la hoja de acuerdo con la información que contiene el nombre de la carpeta a la que pertenece el texto a evaluar.
- 2) Responda lo que se pide de forma completa y precisa.
- 3) En el apartado que dice "Seleccione" puede marcar más de una opción con un "1". En caso de marcar la opción con fondo verde, deberá responder la pregunta "¿Cuál?".
- 4) En la sección 1 de "Resultados" liste todos los marcadores y responda cada columna con "1" para "sí" y "0" para no.
- 5) Si el texto no contiene la información solicitada, escriba "NC" que significa "No contiene".
- 6) Puede agregar cualquier información que considere de interés en la sección de "Comentarios".
- 7) Agregue tantas filas como considere necesarias en los apartados "Sujetos", "Resultados" y "Comentarios".



Identificación de la hoja

Base de datos		Número de revisor	
Número de texto		Nombre del revisor	
Nombre del artículo			

Sobre el texto

Sobre el experimento

Año	País	Estrategia	Muestra biológica	Técnica molecular
¿Solicitó más información al autor de correspondencia?		Dieta de la población	Características de la carne evaluadas	
		Otros estudios realizados		

Sobre los sujetos

Tamaño muestra	Raza	Subespecie	Edades	Sexo	Procedencia
Total					

Variable de la calidad de carne estudiada (Seleccione)

Suavidad	Composición	Jugosidad	Color	Vida útil	Otra	¿Cuál?

Resultados

1) Marcadores moleculares estudiados

Nombre	Asociado a la calidad de la carne	Asociado a otras características	Identificado como nuevo
Totales			

2) Marcadores moleculares asociados a la calidad de la carne

Gen	SNP	Cambio de aa	Alelo favorable	Población	Asociaciones	Enzima de restricción

Comentarios

--	--

D. Razas utilizadas en los estudios de asociación.

Los marcadores moleculares reportados en las tablas X, XI y XII se identificaron y validaron en las siguientes poblaciones bovinas. Las razas subrayadas son *Bos indicus*, las razas en cursivas fueron establecidas a partir de cruzas de *Bos taurus* con *Bos indicus* y las razas involucradas en las cruzas se encuentran en paréntesis.

QTLs	
Raza	Cita
<u>Nellore</u>	(Martins <i>et al.</i> , 2021)
Angus, <u>Brahman</u> y <i>Brangus</i> (<u>Brahman</u> x Angus)	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2019)
<i>Canchim</i> (Charolais x <u>Cebu</u>) y MA (Charolais x (<i>Canchim</i> x <u>Cebu</u>))	(Santiago <i>et al.</i> , 2017)
<u>Nellore</u>	(Magalhães <i>et al.</i> , 2016)
<u>Nellore</u>	(Mudadu <i>et al.</i> , 2016)
<u>Nellore</u>	(Tizioto <i>et al.</i> , 2013)
<i>Canchim</i> (Charolais x <u>Cebu</u>)	(Mokry <i>et al.</i> , 2013)
Genes	
Raza	Cita
<u>Nellore</u>	(Frezarim <i>et al.</i> , 2022)
<i>Montana</i> x <u>Nellore</u>	(Maciel <i>et al.</i> , 2022)
<u>Luxi</u> y <i>Shandong black</i> (Wagyu x <u>Luxi</u> x <i>Bohai black</i>)	(Liu <i>et al.</i> , 2020)
Angus, <u>Brahman</u> y <i>Brangus</i> (<u>Brahman</u> x Angus)	(Leal-Gutiérrez <i>et al.</i> , 2020)
<u>Luxi</u> y Qinchuan	(Lu <i>et al.</i> , 2021)
<u>Nellore</u>	(Muniz <i>et al.</i> , 2020)
<u>Nellore</u>	(Chardulo <i>et al.</i> , 2021)
Simmental, <i>Yunling</i> (<u>Brahman</u> x Murray Grey x <u>Yunnan</u>) y <u>Wenshan</u>	(Chen <i>et al.</i> , 2019)
<u>Nellore</u>	(Fonseca <i>et al.</i> , 2020)
<u>Nellore</u>	(Tizioto <i>et al.</i> , 2016)
<i>Canchim</i> (Charolais x <u>Cebu</u>) y <u>Nellore</u>	(Giusti <i>et al.</i> , 2013)
SNPs	
Raza	Cita
Simmental, Angus, Hereford, Charolais, Limousin, Qinchuan, <u>Luxi</u> y Jinnan	(Zhang <i>et al.</i> , 2015)
Angus, Hereford, Limousin, <u>Luxi</u> , Simmental y Jinnan	(Chen <i>et al.</i> , 2015)
<u>Nellore</u>	(Poleti <i>et al.</i> , 2015)
Simmental, Angus, Hereford, Charolais, Limousin, Qinchuan, <u>Luxi</u> y Jinnan	(Du <i>et al.</i> , 2013)
<u>Nanyang</u> , Qinchuan, <u>Jiaxian red</u> , <i>Xia'nan</i> (Charolais x <u>Nanyang</u>), <u>Luxi</u> y Simmental x <u>Luxi</u>	(Liu <i>et al.</i> , 2013)
<u>Nellore</u>	(Tizioto <i>et al.</i> , 2012)
<u>JiaXian red</u> , Qinchuan, <u>Luxi</u> , <u>Nanyang</u> y <i>XiaNan</i> (Charolais x <u>Nanyang</u>)	(Ujan <i>et al.</i> , 2011)

<u>Nanyang</u> , Qinchuan, <u>Jiaxian red</u> , <u>Xia'nan</u> (Charolais x <u>Nanyang</u>), <u>Luxi</u> y Simmental x <u>Luxi</u>	(Wang <i>et al.</i> , 2011)
<u>Nellore</u>	(Pinto <i>et al.</i> , 2011)
Sólo menciona el uso de <i>Bos taurus</i> , <i>Bos indicus</i> y cruza de ambos	(Bonilla <i>et al.</i> , 2010)
Simmental, Angus, Hereford, Charolais, Limousin, Qinchuan, <u>Luxi</u> y Jinnan	(Hou <i>et al.</i> , 2011)
Simmental, Angus, Hereford, Charolais, Limousin, Qinchuan, <u>Luxi</u> y Jinnan	(Yuan & Xu, 2011)
Simmental, Angus, Hereford, Charolais, Limousin, Qinchuan, <u>Luxi</u> y Jinnan	(Hou <i>et al.</i> , 2010)
<u>Brahman</u>	(Cafe <i>et al.</i> , 2010)
<u>Nellore</u>	(Borges <i>et al.</i> , 2014)
Caracu x (<u>Nellore</u> + <u>Canchim</u>), Caracu x (<u>Nellore</u> + Caracu), Caracu x (<u>Nellore</u> + Red Angus), Angus x (<u>Nellore</u> + <u>Canchim</u>), Angus x (<u>Nellore</u> + Caracu), Valdostana x (<u>Nellore</u> + <u>Canchim</u>) y Valdostana x (<u>Nellore</u> + Caracu)	(Carvalho <i>et al.</i> , 2012)
Angus y <i>Brangus</i> (<u>Brahman</u> x Angus)	(Miquel <i>et al.</i> , 2009)