

**UNIVERSIDAD NACIONAL  
TORIBIO RODRÍGUEZ DE MENDOZA DE AMAZONAS**



**ESCUELA DE POSGRADO**

**TESIS PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE DOCTOR  
EN CIENCIAS PARA EL DESARROLLO SUSTENTABLE  
CON MENCIÓN EN PRODUCCIÓN Y BIENESTAR ANIMAL**

**POLIMORFISMOS GENÉTICOS DE CALPAÍNAS,  
CALPASTATINAS Y PROTEÍNAS DE ESTRÉS TÉRMICO  
ASOCIADOS A LA TERNEZA DE LA CARNE DE  
GANADO BOVINO CRIOLLO EN LA REGIÓN  
AMAZONAS**

**Autor:**

**M.Cs. José Américo Saucedo Uriarte**

**Asesores:**

**Ph.D. Ilse Silvia Cayo Colca**

**Ph.D. Aline Silva Mello Cesar**

**Ph.D. Stella Maris Chenet Carrasco**

**Registro: (.....)**

**CHACHAPOYAS – PERÚ**

**2022**

## DATOS DEL ASESOR

**Ph.D. Ilse Silvia Cayo Colca**

DNI N° 09820878

Registro ORCID: 0000-0001-6518-0979

<https://orcid.org/0000-0001-6518-0979>

**Campo de la Investigación y Desarrollo, según la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OCDE).**

4.00.00 – Ciencias Agrícolas

4.02.00 – Ciencia Animal, Ciencia de Productos Lácteos

4.04.00 – Biotecnología Agrícola

4.04.01 – Biotecnología Agrícola y de Alimentos

**Ph.D. Aline Silva Mello Cesar**

Cédula de identidad N° 28.351.461-9

Registro ORCID: 0000-0001-9921-214X

<https://orcid.org/0000-0001-9921-214X>

**Campo de la Investigación y Desarrollo, según la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OCDE).**

1.06.00 – Biología

1.06.03 – Bioquímica, Biología Molecular

1.06.07 – Genética, Herencia

2.11.01 – Alimentos y Bebidas

3.03.04 – Nutrición, Dietética

**Ph.D. Stella Maris Chenet Carrasco**

DNI N° 41255427

Registro ORCID: 0000-0002-5305-0664

<https://orcid.org/0000-0002-5305-0664>

**Campo de la Investigación y Desarrollo, según la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OCDE).**

1.06.00 – Biología

1.06.02 – Biología Celular, Microbiología

1.06.03 – Bioquímica, Biología Molecular

1.06.07 – Genética, Herencia

**AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN DE LA TESIS EN EL REPOSITORIO  
INSTITUCIONAL DE LA UNTRM**



**ANEXO 6-H**

**AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN DE LA TESIS DE MAESTRÍA ( ) / DOCTORADO ( ) EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL DE LA UNTRM**

**1. Datos de autor 1**

Apellidos y nombres (tener en cuenta las tildes): Saucedo Uriarte José Américo  
DNI N°: 43080127  
Correo electrónico: jose.saucedo@untrm.edu.pe  
Nombre de la Maestría ( ) / Doctorado (x): Ciencias para el Desarrollo Sustentable

**Datos de autor 2**

Apellidos y nombres (tener en cuenta las tildes): \_\_\_\_\_  
DNI N°: \_\_\_\_\_  
Correo electrónico: \_\_\_\_\_  
Nombre de la Maestría ( ) / Doctorado ( ): \_\_\_\_\_

**2. Título de la tesis para obtener el grado académico de Maestro ( ) / Doctor (x)**

Polimorfismos genéticos de calpains, calpastatinas y proteínas de estrés térmico asociado a la ternura de la carne de ganado bovino criado en la región Amazonas

**3. Datos de asesor 1**

Apellidos y nombres: Ph.D. Cayo Coca Ilse Silvia  
DNI, Pasaporte, C.E N°: 09820878  
Open Research and Contributor-ORCID (<https://orcid.org/0000-0002-9670-0970>) <https://orcid.org/0000-0001-6518-0979>

**Datos de asesor 2**

Apellidos y nombres: Ph.D. Mello Cesar Aline Silva  
DNI, Pasaporte, C.E N°: 28.351.461-9  
Open Research and Contributor-ORCID (<https://orcid.org/0000-0002-9670-0970>) <https://orcid.org/0000-0001-9921-244x>

**4. Campo del conocimiento según Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económicos- OCDE (ejemplo: Ciencias médicas, Ciencias de la Salud-Medicina básica-Immunología)**

<https://catalogos.concytec.gob.pe/vocabulario/ocde.html>  
1.00.00 - Ciencias Naturales, 1.06.00 - Biología, 1.06.03 - Bioquímica, Biología Molecular

**5. Originalidad del Trabajo**

Con la presentación de esta ficha, el(la) autor(a) o autores(as) señalan expresamente que la obra es original, ya que sus contenidos son producto de su directa contribución intelectual. Se reconoce también que todos los datos y las referencias a materiales ya publicados están debidamente identificados con su respectivo crédito e incluidos en las notas bibliográficas y en las citas que se destacan como tal.

**6. Autorización de publicación**

El(los) titular(es) de los derechos de autor otorga a la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM), la autorización para la publicación del documento indicado en el punto 2, bajo la *Licencia creative commons* de tipo BY-NC. Licencia que permite distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir de su obra de forma no comercial por lo que la Universidad deberá publicar la obra poniéndola en acceso libre en el repositorio institucional de la UNTRM y a su vez en el Registro Nacional de Trabajos de Investigación-RENATI, dejando constancia que el archivo digital que se está entregando, contiene la versión final del documento sustentado y aprobado por el Jurado Evaluador.

Chachapoyas, 20 de setiembre, 2022

[Firma]  
Firma del autor 1

[Firma]  
Firma del Asesor 1

Firma del autor 2

[Firma]  
Aline Silva Mello Cesar  
Ph.D.

Firma del Asesor 2

## DEDICATORIA

*A Dios por regalarme la salud y bienestar cotidiano, a mis padres Eriberto Saucedo y Marina Uriarte por su apoyo incondicional, por darme su amor y educación, a mis hermanos Clemente y Ángel, y a mi hermana Versella.*

*A mis docentes que fueron parte de mi formación, a mis tutoras, la Dra. Ibe, Aline y Stella por guiarme en todo el proceso de mi investigación y a todos mis amigos del doctorado, con quienes pasamos bellos momentos durante nuestra formación del doctorado.*

## **AGRADECIMIENTO**

*Al Programa Nacional de Investigación Científica y Estudios Avanzados - PROCIENCIA – del Gobierno del Perú por el financiamiento del “Programa Doctoral en Ciencias para el Desarrollo Sustentable-FONDECYT-2018-FONDECYT”, a través de su unidad ejecutora ProCiencia [número de beca 003-2018 FONDECYT/BM].*

*A todo el personal del Centro de Beneficio Municipal de Chachapoyas por darme las facilidades para la obtención de muestras de carne para el desarrollo de mi tesis.*

*A los representantes del Laboratorio de Fisiología Molecular del Instituto de Investigación en Ganadería y Biotecnología (IGBI) y al Instituto de Enfermedades Tropicales (IET) de la UNTRM por brindarme el equipamiento necesario para realizar mis evaluaciones de análisis molecular.*

**“Esta investigación o proyecto ha sido financiado por el Proyecto Concytec - Banco Mundial “Mejoramiento y Ampliación de los Servicios del Sistema Nacional de Ciencia Tecnología e Innovación Tecnológica” 8682-PE, a través de su unidad ejecutora ProCiencia. [contrato número 03-2018-FONDECYT-BM-PDAEG]”**

**AUTORIDADES DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL TORIBIO RODRÍGUEZ  
DE MENDOZA DE AMAZONAS**

Dr. POLICARPIO CHAUCA VALQUI  
**RECTOR**

Dra. FLOR TERESA GARCÍA HUAMÁN  
**VICERRECTORA DE INVESTIGACIÓN**

Dr. MIGUEL ÁNGEL BARRENA GURBILLON  
**VICERRECTOR ACADÉMICO**

Dr. RAÚL RABANAL OYARCE  
**DIRECTOR DE LA ESCUELA DE POSGRADO**

## **VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS**

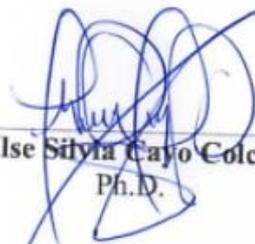
El docente adscrito a la Escuela de Posgrado de la Universidad Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM-A) que suscribe, hace constar que han asesorado la realización de la tesis titulada:

### **“POLIMORFISMOS GENÉTICOS DE CALPAÍNAS, CALPASTATINAS Y PROTEÍNAS DE ESTRÉS TÉRMICO ASOCIADOS A LA TERNEZA DE LA CARNE DE GANADO BOVINO CRIOLLO EN LA REGIÓN AMAZONAS”.**

Presentado por el alumno del Doctorado en Ciencias para el Desarrollo Sustentable:

**M.Cs. José Américo Saucedo Uriarte**

Asimismo, doy el visto bueno al informe final de la tesis mencionada, dándole pase para que sea sometida a la revisión por el jurado, comprometiéndome a supervisar el levantamiento de las observaciones para continuar con los trámites correspondientes.



**Ilse Silya Cayo Colca**  
Ph.D.

## **VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS**

El docente adscrito a la Escuela de Posgrado de la Universidad Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM-A) que suscribe, hace constar que han asesorado la realización de la tesis titulada:

**“POLIMORFISMOS GENÉTICOS DE CALPAÍNAS, CALPASTATINAS Y PROTEÍNAS DE ESTRÉS TÉRMICO ASOCIADOS A LA TERNEZA DE LA CARNE DE GANADO BOVINO CRIOLLO EN LA REGIÓN AMAZONAS”.**

Presentado por el alumno del Doctorado en Ciencias para el Desarrollo Sustentable:

**M.Cs. José Américo Saucedo Uriarte**

Asimismo, doy el visto bueno al informe final de la tesis mencionada, dándole pase para que sea sometida a la revisión por el jurado, comprometiéndome a supervisar el levantamiento de las observaciones para continuar con los trámites correspondientes.

  
\_\_\_\_\_  
**Aline Silva Mello Cesar**  
Ph.D.

## **VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS**

El docente adscrito a la Escuela de Posgrado de la Universidad Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM-A) que suscribe, hace constar que han asesorado la realización de la tesis titulada:

### **“POLIMORFISMOS GENÉTICOS DE CALPAÍNAS, CALPASTATINAS Y PROTEÍNAS DE ESTRÉS TÉRMICO ASOCIADOS A LA TERNEZA DE LA CARNE DE GANADO BOVINO CRIOLLO EN LA REGIÓN AMAZONAS”.**

Presentado por el alumno del Doctorado en Ciencias para el Desarrollo Sustentable:

**M.Cs. José Américo Saucedo Uriarte**

Asimismo, doy el visto bueno al informe final de la tesis mencionada, dándole pase para que sea sometida a la revisión por el jurado, comprometiéndome a supervisar el levantamiento de las observaciones para continuar con los trámites correspondientes.



---

**Stella Maris Chenet Carrasco**  
Ph.D.

## JURADO EVALUADOR DE LA TESIS



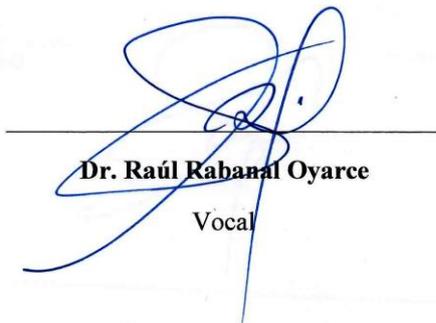
**Dra. Elena Victoria Torres Mamani**

Presidente



**Dr. Rainer Marco López Lapa**

Secretario



**Dr. Raúl Rabanal Oyarce**

Vocal

# CONSTANCIA DE ORIGINALIDAD DE LA TESIS



## ANEXO 6-0

### CONSTANCIA DE ORIGINALIDAD DE LA TESIS PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO ( ) / DOCTOR ( )

Los suscritos, miembros del Jurado Evaluador de la Tesis titulada:

POLIMORFISMOS GENÉTICOS DE CALPAÍNAS, CALPASTATINAS Y PROTEÍNAS DE ESTRÉS  
TÉRMINO ASOCIADO A LA TERNERA DE LA CARNE DE CAÑADO BOVINO CRIBADO EN LA REGIÓN AREQUIBA  
presentada por el estudiante ( ) / egresado (X) .....

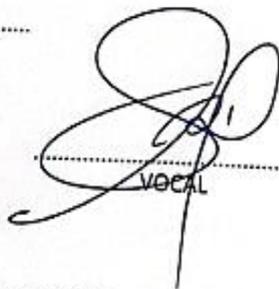
de la Escuela de Posgrado, Maestría ( ) / Doctorado (X) en DOCTORADO EN  
CIENCIAS PARA EL DESARROLLO SUSTENTABLE  
con correo electrónico institucional josel.fauciolo@untrm.edu.pe .....

después de revisar con el software Turnitin el contenido de la citada Tesis, acordamos:

- a) La citada Tesis tiene 19 % de similitud, según el reporte del software Turnitin que se adjunta a la presente, el que es menor (X) / igual ( ) al 25% de similitud que es el máximo permitido en la UNTRM.
- b) La citada Tesis tiene ..... % de similitud, según el reporte del software Turnitin que se adjunta a la presente, el que es mayor al 25% de similitud que es el máximo permitido en la UNTRM, por lo que el aspirante debe revisar su Tesis para corregir la redacción de acuerdo al Informe Turnitin que se adjunta a la presente. Debe presentar al Presidente del Jurado Evaluador su Tesis corregida para nueva revisión con el software Turnitin.

Chachapoyas, 20 de JULIO del 2022

  
SECRETARIO

  
VOCAL

  
PRESIDENTE

OBSERVACIONES:

.....  
.....

# ACTA DE SUSTENTACIÓN DE LA TESIS



## ANEXO 6-Q

### ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO ( ) / DOCTOR (X)

En la ciudad de Chachapoyas, el día 09 de Agosto del año 2022, siendo las 9:30 horas, el aspirante M.Sc. JOSÉ AMÉRICO SANCHEZ VALENTE, defiende en sesión pública presencial (X) / a distancia ( ) la Tesis titulada: CONDICIONES SOCIOECONÓMICAS, PARTICIPACIÓN DE MUJERES EN EL SECTOR AGROPECUARIO DE LA ZONA RURAL DEL MUNICIPIO DE CHACHAPOYAS, EN LA ZONA RURAL DEL MUNICIPIO DE CHACHAPOYAS tiene como asesor a DR. DIEGO ALBA CAYO COLO, DR. DINA SUAREZ, DR. ESTHER para obtener el Grado Académico de Maestro ( ) / Doctor (X) en CIENCIAS SOCIALES Y ADMINISTRATIVAS a ser otorgado por la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas; ante el Jurado Evaluador, conformado por:



Presidente: DR. ELENA TORRES MAMANI  
Secretario: DR. ROBINER MARCA LOPEZ LARA  
Vocal: DR. RAÚL ROCHA OYARCE

Procedió el aspirante a hacer la exposición de la Introducción, Material y método, Resultados, Discusión y Conclusiones, haciendo especial mención de sus aportaciones originales. Terminada la defensa de la Tesis presentada, los miembros del Jurado Evaluador pasaron a exponer su opinión sobre la misma, formulando cuantas cuestiones y objeciones consideraron oportunas, las cuales fueron contestadas por el aspirante.

Tras la intervención de los miembros del Jurado Evaluador y las oportunas respuestas del aspirante, el Presidente abre un turno de intervenciones para los presentes en el acto de sustentación, para que formulen las cuestiones u objeciones que consideren pertinentes.

Seguidamente, a puerta cerrada, el Jurado Evaluador determinó la calificación global concedida a la sustentación de la Tesis de Maestría ( ) / Doctorado (X), en términos de:  
Aprobado (X) Desaprobado ( )

Otorgada la calificación, el Secretario del Jurado Evaluador lee la presente Acta en esta misma sesión pública. A continuación se levanta la sesión.

Siendo las 11:30 horas del mismo día y fecha, el Jurado Evaluador concluye el acto de sustentación de la Tesis para obtener el Grado Académico de Maestro ( ) / Doctor (X).

[Signature]  
SECRETARIO

[Signature]  
PRESIDENTE

[Signature]  
VOCAL

OBSERVACIONES:  
→ TERMINOS GENERALES LEVANTAR LAS OBSERVACIONES  
OBSERVACIONES DEL JURADO

## CONTENIDO GENERAL

DATOS DEL ASESOR .....	ii
AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN DE LA TESIS EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL DE LA UNTRM.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTO .....	v
AUTORIDADES DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL TORIBIO RODRÍGUEZ DE MENDOZA DE AMAZONAS .....	vi
VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS .....	vii
VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS .....	viii
VISTO BUENO DEL ASESOR DE LA TESIS .....	ix
JURADO EVALUADOR DE LA TESIS.....	x
CONSTANCIA DE ORIGINALIDAD DE LA TESIS.....	xi
ACTA DE SUSTENTACIÓN DE LA TESIS.....	xii
CONTENIDO GENERAL .....	xiii
ÍNDICE DE TABLAS .....	xvi
ÍNDICE DE FIGURAS .....	xvii
RESUMEN .....	xviii
ABSTRACT.....	xix
I. INTRODUCCIÓN.....	20
II. MATERIAL Y METODOS .....	23
2.1. Población.....	23
2.2. Muestra .....	23
2.3. Muestreo.....	24
2.4. Metodología .....	26
2.4.1. Obtención de muestras .....	26
2.4.2. Análisis genético .....	26

2.4.3.	Análisis fisicoquímico y perfil textural .....	31
2.5.	Propuesta de desarrollo sustentable para el aprovechamiento de terneza de carne en bovino criollo de ganaderos de la región Amazonas .....	35
2.5.1.	Análisis estadístico .....	36
<b>III.</b>	<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....</b>	<b>40</b>
3.1.	Determinación de las frecuencias de genes de la familia CAPN, CAST y HSPs en carne de ganado bovino criollo.....	40
3.1.1.	Gen CAPN1 .....	40
3.1.2.	Gen CAST.....	47
3.1.3.	Gen HSPB1.....	48
3.2.	Relación de los polimorfismos encontrados en los genes CAPN, CAST y HSPs con la terneza de la carne de ganado bovino criollo de la región Amazonas. ....	50
3.2.1.	Haplotipos del gen CAPN1.....	52
3.2.2.	Haplotipos del gen CAST.....	57
3.2.3.	Haplotipos del gen HSPB1 .....	59
3.2.4.	Comparación del perfil de textura en función a los genotipos .....	62
3.3.	Identificación de los polimorfismos inter-específicos de los genes CAPN, CAST y HSPs de bovino criollo de la región Amazonas.....	70
3.3.1.	Gen CAPN1 .....	70
3.3.2.	Gen CAST.....	74
3.3.3.	Gen HSPB1.....	76
3.4.	Propuesta de desarrollo sustentable para el aprovechamiento de terneza de carne en bovino criollo de ganaderos de la región Amazonas .....	77
3.4.1.	Ganadería .....	77
3.4.2.	Ganadería sustentable .....	79
3.4.3.	Producción de carne y su calidad .....	80
3.4.4.	Estrategias para conservación de recurso .....	83

<b>IV. CONCLUSIONES .....</b>	<b>93</b>
<b>V. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>95</b>
<b>VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>96</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación geográfica de procedencia de los bovinos Criollos.....	24
Tabla 2. Información de los primers empleados para amplificación de ADN .....	27
Tabla 3. Información detallada de los primers.‡ .....	27
Tabla 4. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-W de la región secuenciada del gen CAPN1.....	41
Tabla 5. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-W de la región secuenciada del gen CAPN1.....	43
Tabla 6. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-Weinberg de la región secuenciada del gen CAST .....	48
Tabla 7. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-Weinberg de la región secuenciada del gen HSPB1 .....	49
Tabla 8. Efecto de procedencia en los indicadores productivos, fisicoquímicos y perfil de textura de la carne de bovino criollo.‡ .....	51
Tabla 9. Efecto de haplotipos del gen HSPB1 en los rasgos de la carne de bovinos criollos .....	60
Tabla 10. Efecto de haplotipos del gen HSPB1 en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.....	61
Tabla 11. Perfil de textura según los genotipos de CAPN-316.‡ .....	63
Tabla 12. Perfil de textura según los genotipos de CAPN-530.‡ .....	64
Tabla 13. Perfil de textura según los genotipos de CAST-2959.‡.....	67
Tabla 14. Efecto de interacción de procedencia*genotipos de regiones secuenciadas de genes sobre indicadores productivos, fisicoquímicos y perfil de textura de carne.‡ .....	69
Tabla 15. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAPN1 (CAPN-316).....	72
Tabla 16. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAPN1 (CAPN-530).....	74
Tabla 17. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAST (CAST-2959).....	76
Tabla 18. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen HSPB1 (Hsp27).....	77

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Bovinos criollos identificados para la extracción del músculo <i>Longissimus dorsi et lumborum</i> .....	25
Figura 2. Obtención de muestras de carne del músculo <i>Longissimus dorsi et lumborum</i> . .....	26
Figura 3. Perfil de temperatura para amplificación de ADN.....	28
Figura 4. Flujograma para la determinación de frecuencias genotípicas y alélicas de las regiones secuenciadas de genes CAPN, CAST y HSPs en carne de ganado bovino criollo.....	29
Figura 5. Flujograma para relacionar los polimorfismos encontrados en las regiones secuenciadas de genes CAPN, CAST y HSPs con la terneza de la carne de ganado bovino criollo de la región Amazonas. ....	31
Figura 6. Determinación del índice textural. ....	32
Figura 7. Determinación del pH en músculo <i>Longissimus dorsi et lumborum</i> .....	32
Figura 8. Determinación de pérdidas por goteo.....	33
Figura 9. Determinación de la humedad de la carne.....	34
Figura 10. Determinación de pérdidas de agua por cocción.....	34
Figura 11. Determinación del color de la carne.....	35
Figura 12. Metodología para propuesta de desarrollo sustentable.....	36
Figura 13. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504) en los rasgos de la carne de bovinos criollos. ....	53
Figura 14. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.....	54
Figura 15. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en los rasgos de la carne de bovinos criollos. ....	55
Figura 16. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.....	56
Figura 17. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAST (Gen Bank Id AF159246) en los rasgos de la carne de bovinos criollos. ....	58
Figura 18. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAST (Gen Bank Id AF159246) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.....	59
Figura 19. Flujograma de la propuesta para la mejora y conservación del bovino criollo. .....	92

## RESUMEN

Los polimorfismos de nucleótido simple es la variación de un solo par de bases y estos podrían estar relacionados con ciertas características fenotípicas. Se identificó la presencia de polimorfismos en genes asociados a la terneza de la carne en ganado bovino criollo de la región Amazonas. Se midió peso vivo y carcasa, y rendimiento de carcasa de 100 bovinos, y se evaluó pH, color, pérdidas de agua por goteo y cocción, humedad y perfil de textura en 100 g del músculo *Longissimus dorsi et lumborum*. También se calcularon las frecuencias alélicas (FA), genotípicas (FG) y equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) de polimorfismos evaluados y se confirmaron polimorfismos del gen calpaína (CAPN-316, CAPN-530), calpastatína (CAST-2959) y proteína de estrés térmico (Hsp27). El chi cuadrado se utilizó para determinar si la población se encontraba en EHW. Las comparaciones múltiples de genotipos de cada polimorfismo con el perfil de textura se determinaron con Duncan y la prueba T para muestras independientes ( $p < 0.05$ ). Se encontraron FG de 78% de GG y 22% de CC para CAPN-316, 68% de GG, 5% de GA y 27% de AA para CAPN-530, 74% de AA, 18% de AG y 8% de GG para CAST-2959, y 100% de GG para Hsp27, los polimorfismos CAPN-316, CAPN-530 y el CAST-2959 no se encontraron en EHW. El genotipo CC del marcador CAPN-316 influye en la terneza de la carne en el día 21 de maduración y el genotipo GG del marcador CAST-2959 influye en los días 14 y 21 de maduración respecto a los otros genotipos.

**Palabras clave:** polimorfismo, terneza, bovino criollo, genotipo, alelo, calidad cárnica.

## ABSTRACT

Single nucleotide polymorphisms is the variation of a single base pair and these could be related to certain phenotypic characteristics. The presence of polymorphisms in genes associated with meat tenderness in Creole cattle from the Amazon region was identified. Live weight and carcass, and carcass yield of 100 bovines were measured, and pH, color, water loss by dripping and cooking, humidity and texture profile in 100 g of Longissimus dorsi et lumborum muscle were evaluated. Allelic (FA), genotypic (GF) and Hardy-Weinberg equilibrium (EHW) frequencies of evaluated polymorphisms were also calculated and polymorphisms of the calpain gene (CAPN-316, CAPN-530), calpastatin (CAST-2959), calpastatin (CAST-2959) and heat stress protein (Hsp27) were confirmed. Chi square was used to determine if the population was in EHW. The multiple comparisons of genotypes of each polymorphism with the texture profile were determined with Duncan and the T-test for independent samples ( $p < 0.05$ ). Genotypic frequencies of 78% GG and 22% CC were found for CAPN-316, 68% GG, 5% GA and 27% AA for CAPN-530, 74% AA, 18% AG and 8% of GG for CAST-2959, and 100% GG for Hsp27, CAPN-316, CAPN-530 and CAST-2959 were not found in EHW. The CC genotype of the CAPN-316 marker influences meat tenderness on day 21 of maturation and the GG genotype of the CAST-2959 marker influences on days 14 and 21 of maturation with respect to the other genotypes.

**Key words:** polymorphism, tenderness, Creole cattle, genotype, allele, meat quality.

## I. INTRODUCCIÓN

Aproximadamente un tercio del total de ganado bovino a nivel mundial se localiza en el continente americano y, en Sudamérica se encuentra alrededor del 65% del ganado a nivel continental (Delgado et al., 2011). En Perú, en el año 2012, según el reporte del Censo Nacional Agropecuario, registró que más del 60% de la población bovina (5 156 000) era ganado bovino criollo (INEI, 2012), sin embargo, este porcentaje alto abarca al bovino criollo y sus diferentes cruces con otras razas que se vienen introduciendo al país y que en la actualidad, la cifra de bovinos criollos oscila solo alrededor del 20% (Delgado y García, 2018), una situación que preocupa ya que se trata de un recurso que tienen ciertas ventajas de supervivencia frente a otras razas especializadas de bovinos y se han adaptado a la diversidad agroclimática del Perú (Núñez-Domínguez et al., 2016; Vallejo et al., 2014a), logrando crear resistencia a enfermedades, ser más longevos y con bajas exigencias nutricionales respecto a razas más especializadas (Núñez-Domínguez et al., 2016).

Durante mucho tiempo, el bovino criollo ha sido una importante fuente de producción de proteína animal para la seguridad alimentaria de varios países de América Latina (Delgado et al., 2011). A nivel mundial, la carne de bovino se ubica en el tercer lugar de la más consumida por la población humana, seguida de la carne de aves de corral y cerdo. Se suma a ello que, el bovino criollo cumple funciones de trabajo y tracción que permiten el sustento a las familias dedicadas a la agricultura familiar (Mwangi et al., 2019; Rojas y Gómez, 2005; Vallejo et al., 2014b). Más aún, al ser el bovino criollo, la especie con mayor distribución en el territorio nacional, este aporta cantidades importantes de carne para el consumo nacional. Sin embargo, estudios recientes reportan que la carne de animales criollos podría contener una adecuada calidad nutritiva y sensorial, y por ende apoyarían a la satisfacción de las exigencias del consumidor que son cada vez más altas (Chiofalo et al., 2020; Schenkel et al., 2006; Van Rensburg et al., 2020). Por ejemplo, en Tailandia solo el 1% de bovinos se deriva a mercados Premium, basados en calidad sensorial como el marmoleo, y el resto de carne se vende a otros mercados como producto de menor calidad (Bunmee et al., 2018).

Los atributos de la calidad cárnica dependen de muchos factores, entre ellos factores intrínsecos como la raza, sexo, edad y genotipo (Chriki et al., 2013; Monsón et al., 2004; Mwangi et al., 2019; Nuernberg et al., 2005); y factores extrínsecos como la alimentación,

tipo de faenado, operaciones durante el faenado, tratamiento *post mortem*, nivel de marmoreo, estrés oxidativo, entre otros (Enriquez-Valencia et al., 2017; Malheiros et al., 2019; Tesson et al., 2020). La genética del animal constituye un importante factor intrínseco que determina gran porcentaje de la calidad sensorial o palatabilidad de la carne. Uno de los parámetros de palatabilidad de la carne es la terneza, definida como la propiedad que le confiere suavidad a la carne. Esta característica de terneza está asociada además de lo mencionado anteriormente, con el factor genético. La expresión de los genes hasta ahora descritos que se asocian con la terneza es observable en la etapa *post mortem*, y está dada por la actividad del sistema proteolítico de calpaínas, calpastatinas y proteínas de estrés térmico (Ajayi et al., 2018; Dang et al., 2019; Ma y Kim, 2020). Otros factores que se asocian a la calidad de la carne son la humedad, pérdida de agua por goteo en carne cruda en refrigeración, pérdida de agua por cocción, pH y color. La humedad juega un rol importante en la conservación de la carne, donde una carne con alto nivel de humedad podría dar paso al desarrollo y crecimiento de la carga microbiana (Hammad et al., 2019).

Las pérdidas de agua por goteo aumentan con respecto al tiempo de almacenamiento en refrigeración, este fenómeno se explica con el deterioro de las fibras y las células musculares, se comprimen y se distorsionan durante la formación de hielo, lo que conduce a menos retención de agua y por lo tanto a una mayor exudación por goteo (Qian et al., 2018; You et al., 2020). Durante la cocción, la carne puede perder cierta proporción de la masa en forma de jugo, es por ello que, una correcta cocción de la carne es fundamental para prevenir su deterioro y eliminar microorganismos patógenos, mejorando los indicadores de las propiedades sensoriales (Kondjoyan et al., 2013; Trevisan et al., 2016). Así mismo, una alteración en la arquitectura de las proteínas miofibrilares, que forman el citoesqueleto de la fibra muscular, puede debilitar las fuerzas de expulsión del agua durante el proceso de cocción de la carne (Macharáčková et al., 2021).

El pH de la carne está sujeto a múltiples factores que ocurren en las primeras 24 horas *pre sacrificio* y *post mortem*. Una carne con pH alto ( $\geq 6$ ) proveniente de un proceso de glucólisis anaeróbica *post mortem* insuficiente (Ramanathan et al., 2020), será susceptible al crecimiento microbiano y probablemente será oscura, dura y seca (DFD) por el contrario, un proceso adecuado de glucólisis generará suficiente ácido láctico para el descenso del pH, lo que resaltará sus características sensoriales y promoverá una mayor vida útil de la carne (Gonzalez-rivas et al., 2020). Por ello, es importante destacar que, un animal que ha sufrido un estrés crónico tendrá reducidas reservas de glucógeno, se

generará menos ácido láctico y la carne tendrá pH alto, será oscura y retendrá más agua (Gonzalez-rivas et al., 2020). El color de la carne es un indicador influyente para la decisión de los consumidores. Existen tres formas de mioglobina reportadas que determinan el color superficial visual: la desoximioglobina que da un color púrpura, oximioglobina que da color rojo cereza brillante y metamioglobina que da un color visual marrón, siendo que la oximioglobina está asociada a una carne bovina fresca y sana (Mancini y Hunt, 2005). La disminución de las fibras de tipo IIA conllevan a una descoloración y acumulan metamioglobina, por lo que las diferencias en el metabolismo asociadas con el tipo de fibra muscular y las diferencias de tamaño afectan el color de la carne y su estabilidad (Bibber-Krueger et al., 2020).

La calidad cárnica analizado desde el punto de vista genético, se atribuye a ciertos genes como CAPN, CAST y HSP. Se han identificado polimorfismos de nucleótido simple de genes CAPN, CAST y HSP que se asocian a características fenotípicas como la terneza, jugosidad, marmoleo, entre otras que permiten analizar el valor genético del bovino (Page et al., 2002; Saccà et al., 2018). Sin embargo, en el Perú solo se encontraron reportes de estudios sobre las propiedades fisicoquímicas y organolépticas de la carne en bovino criollos (Quispe et al., 2019). Por ello que, en esta investigación se identificó los genes y sus polimorfismos que están asociados a la terneza de la carne del ganado bovino criollo de la región Amazonas. En ese sentido, se plantea identificar la presencia de polimorfismos en genes asociados a la terneza de la carne en ganado bovino criollo de la región Amazonas teniendo como objetivos específicos a

- 1.- Determinar las frecuencias de genes de la familia CAPN, CAST y HSPs (genes reportados previamente en otras razas) en carne de ganado bovino criollo,
- 2.- Relacionar los polimorfismos encontrados en los genes CAPN, CAST y HSPs con la terneza de la carne de ganado bovino criollo de la región Amazonas,
- 3.- Identificar polimorfismos inter-específicos de los genes CAPN, CAST y HSPs de bovino criollo de la región Amazonas, y
- 4.- Diseñar una propuesta de desarrollo sustentable para el aprovechamiento de terneza de carne en bovino criollo de ganaderos de la región Amazonas.

## II. MATERIAL Y METODOS

El estudio se realizó bajo las directrices de la Resolución del Consejo Universitario N° 647-2019-UNTRM/CU, con referencia a los estudios experimentales con animales.

### 2.1. Población

La población estuvo constituida por todos los bovinos criollos que ingresaron al Centro de Beneficio Municipal de Chachapoyas (CBM-C) desde el 14 de octubre de 2020 hasta el 12 de febrero de 2021. El CBM-C está localizado en las inmediaciones del Jr. Santa Ana, Jr. Unión y Vía Evitamiento de la provincia de Chachapoyas.

### 2.2. Muestra

Cien bovinos fueron seleccionados como valor entero y un límite adecuado que garantiza el mínimo de unidades de observación para el análisis estadístico. Los animales fueron elegidos bajo los criterios de: bovinos con edad de  $4.6 \pm 1.4$  años [edad promedio de beneficio en Chachapoyas (Quispe et al., 2019)] según cronología dentaria (St Clair, 1994; Urdaneta et al., 2008; Cañete y Hernández, 2017) aplicando la fórmula dentaria descrita en la ecuación 1, condición corporal de 2.0 a 3.0 puntos de una escala de 1 a 5, donde 1 fue muy esbelto y 5 muy obeso (Ferguson et al., 1994; Morales et al., 2012). Los bovinos fueron procedentes de las localidades descritas en la Tabla 1 y Anexo 1, en el que se describe el número de muestra, procedencia, código de la muestra, edad del bovino (años), sexo del bovino, condición corporal, color de capa y fecha de obtención de la muestra.

Ecuación 1:

$$2\left\{I \frac{0}{3} C \frac{0}{1} P \frac{3}{3} M \frac{3}{3}\right\} = 32$$

Donde:

I: incisivo

C: canino

P: premolar

M: molar

### 2.3. Muestreo

Se seleccionaron animales que provenían de sistemas de crianza al pastoreo, para ello, se utilizó el muestreo intencional no probabilístico (Otzen & Manterola, 2017), con el fin de identificar a los bovinos criollos con las características requeridas (Figura 1, Tabla 1) y bajo los criterios de Encina-Ruiz et al. (2021).

Un bovino criollo presenta en promedio 21 cm de ancho de cabeza, 45 cm de largo de cabeza, 152 cm de perímetro torácico, 135 cm de longitud de cuerpo, 115 cm de alzada a la cruz y grupa, 41 cm de ancho anterior de grupa, 19 cm de ancho posterior de grupa y 44 cm de largo de la grupa (Delgado et al., 2019).

Con respecto al patrón de coloración, los bovinos criollos presentan color simple (un color), compuesto (más de dos colores definidos, incluidas las manchas) o mixto (esquema de color degradado sin límites definidos). Existen colores como negro, castaño rojizo, castaño claro, castaño oscuro, blanco páramo, atigrado, negro overo callejón, cardeño ahumado, mulato, pinto, nevado rosillo, jalmada, frijol, casullo y bayo (Encina-Ruiz et al., 2021).

Tabla 1. Ubicación geográfica de procedencia de los bovinos Criollos

<b>Distrito</b>	<b>Localidad</b>	<b>Latitud Sur</b>	<b>Longitud Oeste</b>	<b>Msnm</b>
Cheto	Cheto	6° 15' 21"	77° 42' 01"	2500
Molinopampa	Molinopampa	6° 12' 32"	77° 40' 08"	2407
San Francisco de Daguas	Pipus	6° 13' 30.7"	77° 43' 53.1"	2063
Florida	Pomacochas	5° 49' 26"	77° 58' 19"	2225
Chiliquin	Taupa	6° 02' 16"	77° 46' 04.1"	2505
Mariscal Castilla	Yerba Buena	6° 34' 4"	77° 49' 40"	2158



Figura 1. Bovinos criollos identificados para la extracción del músculo *Longissimus dorsi* et *lumborum*.  
1A: bovino hembra, 1B: bovino macho, 1C: bovino hembra, 1D: bovino macho, 1E: bovino hembra, 1F: bovino hembra, 1G: bovino macho, 1H: bovino hembra, 1I: bovino macho, 1J: bovino hembra, 1K: bovino hembra, 1L: bovino hembra, 1M: bovino macho.

## 2.4. Metodología

### 2.4.1. Obtención de muestras

Se registró el peso vivo con cinta bovinométrica, lo que consistió en girar la cinta en todo el perímetro torácico, peso de carcasa y rendimiento de carcasa (peso de carcasa dividido entre el peso vivo y multiplicado por cien) de cada bovino. Para los análisis de laboratorio, se colectó una muestra por cada bovino seleccionado de aproximadamente 100 g del músculo *Longissimus dorsi et lumborum*, ubicado entre la quinta y séptima costilla (Braz et al., 2018; Corva et al., 2007; Malheiros et al., 2018). Las muestras obtenidas fueron colocadas en bolsas de polipropileno de cierre hermético y depositadas en un *cooler* con gel refrigerante para mantener las muestras a temperatura de 4 °C hasta llegar al Laboratorio de Fisiología Molecular de la Universidad Nacional Toribio Rodríguez de Mendoza de Amazonas (UNTRM-A). De los 100 g de carne colectada, submuestras de 4 g se conservaron a -40 °C en congeladora para su análisis genético (Figura 2).

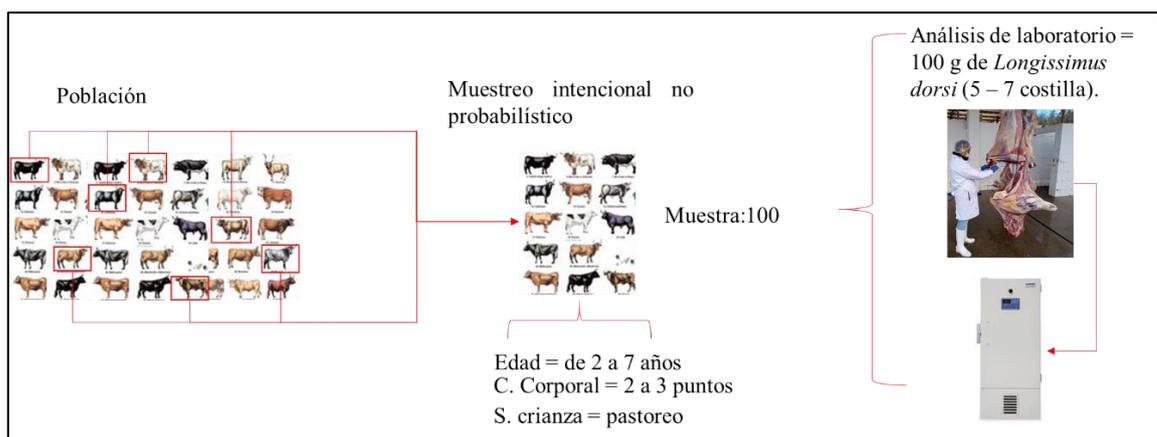


Figura 2. Obtención de muestras de carne del músculo *Longissimus dorsi et lumborum*.

### 2.4.2. Análisis genético

#### 2.4.2.1. Extracción de ADN

Aproximadamente 25 mg de carne se utilizaron para la extracción de ADN genómico total, usando un Kit QIAamp DNA Mini Kit - 50 (QIAGEN, Valencia, CA), según las instrucciones del fabricante.

#### 2.4.2.2. Amplificación de ADN

El ADN extraído fue amplificado mediante la Reacción en Cadena de Polimerasa convencional (PCR) en un termociclador (Applied Biosystems SimpliAmp, A24812, Thermo Fisher Scientific, Singapur). Se amplificaron los polimorfismos de nucleótido simple (siglas en inglés: SNPs) del gen CAPN1 (CAPN-316 y CAPN-530), CAST-2959 del gen Calpastatina y Hsp27 del gen HSPB1. Los primers o cebadores fueron sintetizados comercialmente (Macrogen, Seúl, Corea del Sur) y los detalles se describen en la Tabla 2.

Tabla 2. Información de los primers empleados para amplificación de ADN

Marcador	Secuencia	Tamaño del fragmento (pb)	Especie	Referencia
CAPN-316	F5'-GGGCCAGATGGTGAACCTGA-3'	628	<i>B. taurus</i>	Page et al. (2002)
	R5'-TTGCGGAACCTCTGGCTCTT-3'		<i>B. indicus</i>	
CAPN-530	F5'-GAGCCCAACAAGGAAGGT-3'	482	<i>B. taurus</i>	Page et al. (2002)
	R5'-AATACAGCCCAATGATGAGG-3'		<i>B. indicus</i>	
CAST-2959	F5'-CATTTGGAAAACGATGCCTCAC-3'	125	<i>B. indicus</i>	Barendse (2002)
	R5'-CTACGATTAGCAGCTCAAGAGGAG-3'		<i>B. taurus</i>	
Hsp27	F5'-CGTTGCTTCACTCGCAAATA-3'	182	<i>B. taurus</i>	Saccà et al. (2018)
	R5'-TACTTGTTCCGGCTGTTCG-3'			

El informe detallado de los primers como la secuencia (5'->3'), la longitud, la temperatura de Melting, el porcentaje de guanina y citocina usados para este estudio se describen en la Tabla 3.

Tabla 3. Información detallada de los primers.↓

Primer	Marcador	Secuencia (5'->3')	Longitud	Tm	GC%	Auto complementari edad	Auto complement ariedad 3'
Forward	CAPN-316	GGGCCAGATGGTGAACCTGA	20	61.85	60.00	4	1
Reverse		TTGCGGAACCTCTGGCTCTT	20	61.77	55.00	4	0
Forward	CAPN-530	GAGCCCAACAAGGAAGGT	18	56.74	55.56	2	0
Reverse		AATACAGCCCAATGATGAGG	20	55.16	45.00	3	3
Forward	CAST-2959	CATTTGGAAAACGATGCCTCAC	22	58.76	45.45	4	0
Reverse		CTACGATTAGCAGCTCAAGAGGAG	24	60.56	50.00	5	5
Forward	Hsp27	CGTTGCTTCACTCGCAAATA	20	57.13	45.00	4	2
Reverse		TACTTGTTCCGGCTGTTCG	20	58.50	50.00	4	2

↓ <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/>

Para la amplificación se utilizó el kit comercial OneTaq® DNA Polymerase (New England Biolab, Inc.). Para el marcador CAPN-316 se utilizó 3 µl del 1X de PCR buffer, 1.25 µl de 2 mM de cloruro de magnesio (MgCl<sub>2</sub>), 0.24 µl de 0.4 mM de Deoxinucleósido trifosfato (DNTPs), 1.5 µl de 1 µM de cada primer, 0.20 µl de 1.25 U de *Taq* polimerasa, 1 µl de ADN en un volumen final de 30 µl.

Para el marcador CAPN-530 se usó 6 µl del 1X de PCR buffer, 0.24 µl del 200 mM de Deoxinucleósido trifosfato (DNTPs), 1.2 µl del 0.20 µM de cada primer, 0.20 µl del 1.25 U de *Taq* polimerasa, 1 µl de ADN en un volumen final de 30 µl.

Para el marcador CAST-2959 se utilizó 3 µl del 1X de PCR buffer, 1.20 µl del 2 mM de cloruro de magnesio (MgCl<sub>2</sub>), 0.24 µl del 0.4 mM de Deoxinucleósido trifosfato (DNTPs), 1.20 µl del 1 µM de cada primer, 0.20 µl del 1.25 U de *Taq* polimerasa, 1.5 µl de ADN en un volumen final de 30 µl. Para el marcador Hsp27 se usó 2 µl del 10X de PCR buffer, 0.8 µl del 50 mM de cloruro de magnesio (MgCl<sub>2</sub>), 0.16 µl del 25 mM de Deoxinucleósido trifosfato (DNTPs), 1 µl del 10 µM de cada primer, 0.20 µl del 5U/µl de *taq* polimerasa, 1 µl de ADN en un volumen final de 20 µl.

El perfil de temperatura del termociclador para los tres marcadores fue el siguiente: para la desnaturalización inicial 94 °C por 5 min por 1 ciclo, con la finalidad de producir el rompimiento de los puentes de hidrógeno y separación de la doble hélice de la cadena de ADN; la segunda desnaturalización fue a 94 °C por 30 s, el alineamiento fue a 62 °C por 1 min y 72 °C por 2 min por 25 ciclos; y la extensión fue a 72 °C por 10 min por 1 ciclo (Figura 3).

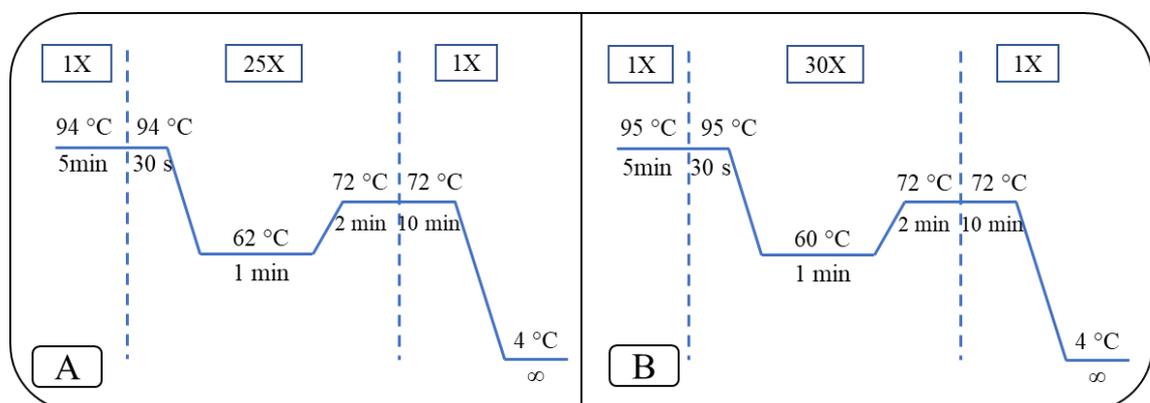


Figura 3. Perfil de temperatura para amplificación de ADN.

3<sup>a</sup>: representa el perfil de temperatura para CAPN-316, CAPN-530 y CAST-2959. 3B: representa el perfil de temperatura para Hsp27.

### 2.4.2.3. Electroforesis

La electroforesis se llevó a cabo en gel de agarosa al 2% en buffer TBE (Tris-Borato-EDTA)1X. Se pesaron 1.5 g de agarosa de grado molecular, se agregó en 75 ml de TAE 1X y se calentó en horno microondas hasta que la agarosa estuvo completamente disuelta. Una vez disuelta, se adicionó 8  $\mu$ l de Safe View TM Plus Nucleic AcidStain (abm TM, Applied Biological Materials inc, Canada) y se vertió en una cubeta para la gelificación. Después de gelificado, se colocó en la cámara de electroforesis, se añadió el buffer TBE 1X hasta 3-5 mm sobre el nivel de la agarosa, se retiró el peine y se mezcló 10  $\mu$ l de ADN obtenido de la PCR con 2.5  $\mu$ l de buffer de carga DNA Loadig Dye (abm TM, Applied Biological Materials inc, Canada) para el sembrado en el gel, además se utilizó un pozo con 3  $\mu$ l de marcador molecular de 1000 pb. Para el proceso de corrida del ADN por el gel de agarosa se usó un voltaje de 80 v por aproximadamente 60 min. Terminado el proceso anterior, se fotografió el gel de agarosa en un fotodocumentador (OMNIDOCI, Cleaver Scientific Ltd., Reino Unido) con cámara de 5 Mpx y lámpara UV (Figura 4).

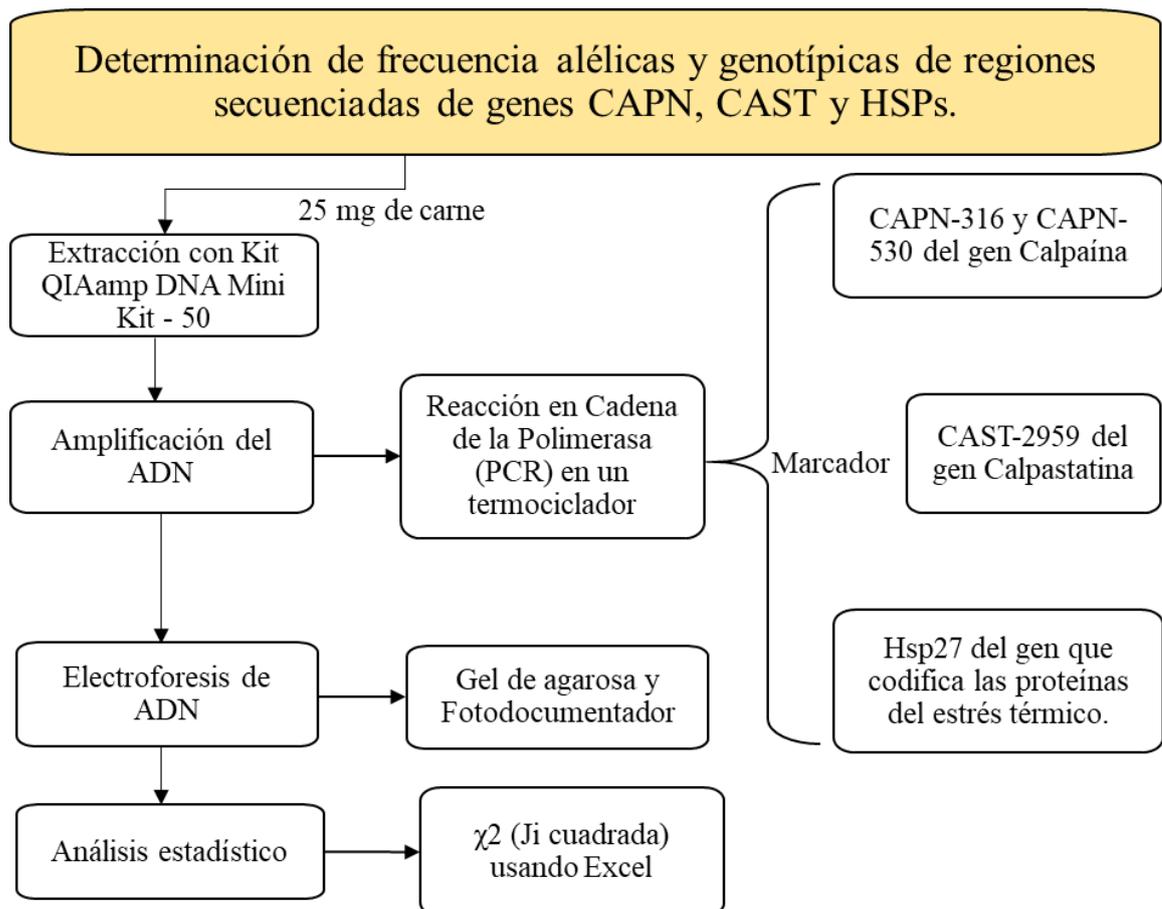


Figura 4. Flujograma para la determinación de frecuencias genotípicas y alélicas de las regiones secuenciadas de genes CAPN, CAST y HSPs en carne de ganado bovino criollo.

#### **2.4.2.4. Secuenciamiento**

Se realizó el secuenciamiento por el método de electroforesis capilar (Sanger), el secuenciamiento se realizó en ambos sentidos (forward y reverse), y para ello, se realizó un proceso de purificación previo a la reacción de marcaje de nucleótidos.

##### **A. Proceso de purificación**

Se realizó una limpieza enzimática usando 2  $\mu$ l de Exosapit para 5  $\mu$ l de producto PCR y luego se realizó un “*spin*”. El producto se llevó al Termociclador (Applied Biosystems SimpliAmp, A24812, Thermo Fisher Scientific, Singapur) con el perfil de temperatura de 37 °C por 15 min a 1 ciclo, seguido a 80°C por 15 min a 1 ciclo, luego a 4 °C al  $\infty$  y finalmente se guardó a -20°C.

##### **B. Reacción de BIG DYE**

Para una reacción de 10  $\mu$ l se agregó 2  $\mu$ l de dye buffer, 1  $\mu$ l de big dye, 0.5  $\mu$ l de Primer Forward o Reverse y 1  $\mu$ l del producto exosap. La reacción se llevó a cabo en un Termociclador (Applied Biosystems SimpliAmp, A24812, Thermo Fisher Scientific, Singapur) con un perfil de temperatura de 96 °C por 1 min a 1 ciclo, 96 °C por 10 min, 50 °C por 5 s y 60 °C por 4 min a 25 ciclos, y luego por 4 °C  $\infty$  a 1 ciclo.

##### **C. Precipitación**

Se transfirió el producto de la reacción de BIG DYE a una placa, se añadió 2  $\mu$ l de EDTA (0.125M), 2  $\mu$ l de acetato de sodio (3M), 30  $\mu$ l de Etanol frío (100%), se mezcló y se incubó por 30 min a temperatura ambiente. Luego se realizó un “*spin*” a 3200 RPM por 30 min a 20 °C, se selló y se invirtió la placa para un “*spin*” de 1000 PRM por 5 min a 18 °C. Se adicionó 30  $\mu$ l de Etanol frío (70%), se hizo *spin* a 3200 RPM por 15 min a 20 °C y se invirtió la placa para un “*spin*” de 1000 PRM por 5 min a 18 °C. Se dejó secar la placa por 30 min y luego se resuspendió cada muestra con 10  $\mu$ l de HiDi (formamide), para luego colocar la placa en el secuenciador Genetic Analyzer 3500 (Applied Biosystems).

##### **D. Análisis de secuencias**

Las secuencias fueron alineadas utilizando el software Geneious Prime versión prueba 2021.2.2 y la identificación de haplotipos mediante el software DNAsp v. 5.0 (Librado y Rozas, 2009).

### 2.4.3. Análisis fisicoquímico y perfil textural

#### 2.4.3.1. Determinación del perfil de textura

Aproximadamente 96 g de carne fueron divididos en cuatro partes iguales, etiquetados (fecha y código de muestra) y empacados al vacío para luego medir el perfil de textura. Las muestras de carne se maduraron a 2 °C por 0, 7, 14 y 21 días, transcurrido este periodo, la carne fue cocinada en un baño maría (RAYPA, BOD-12, España) a una temperatura de 71 °C por 50 min (Chung et al., 2014; Corva et al., 2007). Luego, se conservó durante 12 h a 2 °C en refrigeradora (Bosch, KAN58A40J, Corea del Sur). Cada muestra de carne se subdividió en cinco partes iguales de forma cilíndrica haciendo un corte longitudinalmente en dirección de la fibra muscular (White et al., 2005). A cada trozo se sometió a medición del perfil de textura como la fuerza de corte por el método de Warner-Bratzler y calcularon valores de adhesividad, cohesividad, gomosidad y masticabilidad en función de los datos de fuerza/distancia recopilados durante la prueba de comprensión de dos ciclos según Botinestean et al. (2016) con texturómetro TexturePro CT V1.8 Build 31 (Brookfield Engineering Labs. Inc., Canadá). El método consistió en medir la fuerza requerida para pasar una cuchilla roma perpendicular a las fibras musculares de la muestra de carne cocida (White et al., 2005), aplicando una velocidad de corte de 20 cm/min y una capacidad de 20 kg (Castro et al., 2016; Malheiros et al., 2018; Riley et al., 2003). Finalmente, los valores fueron representados por la media aritmética obtenida de las cinco sub muestras.

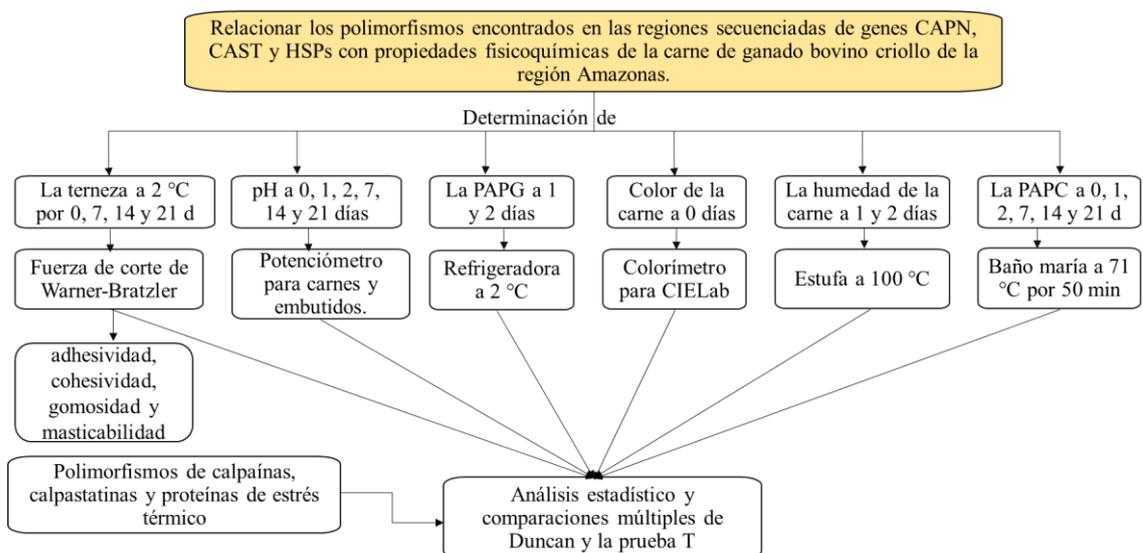


Figura 5. Flujograma para relacionar los polimorfismos encontrados en las regiones secuenciadas de genes CAPN, CAST y HSPs con la ternera de la carne de ganado bovino criollo de la región Amazonas.



Figura 6. Determinación del índice textural.

3A: configuración del texturómetro, 3B: inicio de corrida de análisis, 3C: curva del índice textural, 3D: apunte de datos.

#### 2.4.3.2. Determinación del pH

El pH de la carne se determinó en seis tiempos (0, 1, 2, 7, 14 y 21 días) al igual que la terneza. Se usaron 3 g de carne y se insertó el electrodo del potenciómetro portátil para carnes y embutidos (HI99163, Hanna Instruments, Inc., Warner, NH, USA) con exactitud de medición  $\pm 0.01$  y con corrección automática de temperatura. La inserción se realizó en dirección de las fibras musculares (Quispe et al., 2019).

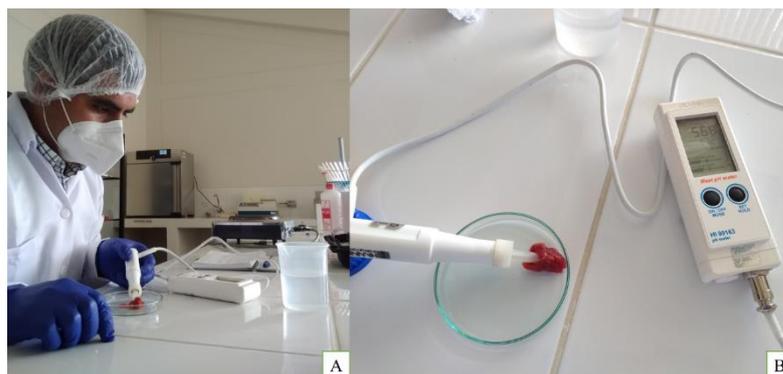


Figura 7. Determinación del pH en músculo *Longissimus dorsi et lumborum*.

4A: inserción de electro en el músculo. 4B: valores de pH.

#### 2.4.3.3. Determinación de pérdidas por goteo

Las mismas muestras que se usaron para la determinación del pH se usaron para calcular las pérdidas por goteo por método gravimétrico. Una cantidad de 3 g de carne se

suspendió en frasco hermético de vidrio, sin rozar las paredes y se sometieron a refrigeración a 2 °C a dos tiempos (1d y 2d) (Morón-Fuenmayor & Zamorano-García, 2004; Quispe et al., 2019). La evaluación implicó medir el peso inicial y final de la muestra de carne, y la pérdida por goteo representó una pérdida de peso de la carne durante el periodo establecido, expresado en porcentaje del peso inicial de la muestra de carne (Warner, 2014) usando la siguiente fórmula.

$$\text{Pérdidas por goteo (\%)} = \frac{\text{Peso inicial (g)} - \text{Peso final (g)}}{\text{Peso inicial (g)}} \times 100$$

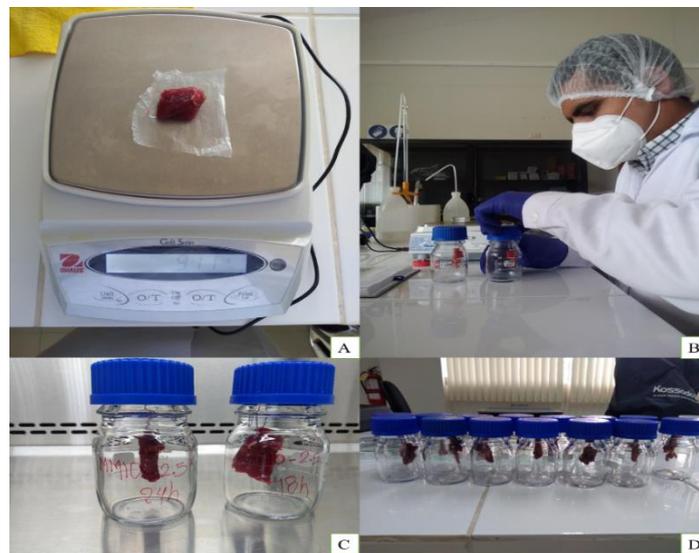


Figura 8. Determinación de pérdidas por goteo.

5A: peso del músculo *Longissimus dorsi* et *lumborum*, 5B y 5C: etiquetado de las muestras en frasco de vidrio, 5D: muestras listas para refrigeración.

#### 2.4.3.4. Determinación de humedad de la carne

El contenido de humedad fue determinado por los criterios de la Asociación de Químicos Analíticos Oficiales (AOAC por sus siglas en inglés) (Seong et al., 2015). Una muestra de carne de aproximadamente 3 g se colocó en una placa Petri y se llevó a estufa (Memmert, UN55, Alemania) a 100 °C por 1d y 2 días. La humedad fue calculada por diferencia de pesos expresado en porcentaje, según fórmula.

$$\text{Humedad (\%)} = \frac{\text{Peso inicial (g)} - \text{Peso final (g)}}{\text{Peso inicial (g)}} \times 100$$



Figura 9. Determinación de la humedad de la carne.

6A: pesado inicial e identificación de muestras, 6B: encendido de la estufa, 6C: colocación de muestras a estufa. 6D: pesado final de muestras.

#### 2.4.3.5. Determinación de pérdidas de agua por cocción

La pérdida de agua por cocción se calculó para seis tiempos (0, 1, 2, 7, 14 y 21 días). La cocción de la muestra de carne de un tamaño de 2.54 cm se realizó en baño maría (RAYPA, BOD-12, España) a 71 °C por 50 min, posterior a ello, las muestras fueron refrigeradas (Bosch, KAN58A40J, Corea del Sur) a 2 °C por 12 horas y secadas en papel filtro. Las pérdidas por cocción fueron expresadas como el porcentaje del cociente entre la diferencia del peso inicial y peso cocido, entre el peso inicial (Zhu et al., 2021), según fórmula.

$$\text{Pérdidas de agua por cocción (\%)} = \frac{\text{Peso inicial (g)} - \text{Peso cocido (g)}}{\text{Peso inicial (g)}} \times 100$$

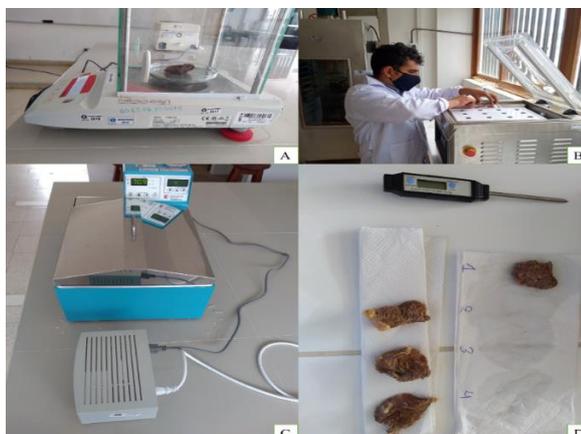


Figura 10. Determinación de pérdidas de agua por cocción.

7A: pesado de muestras, 7B: empacado al vacío de muestras, 7C: baño maría a 71 °C listo para colocar las muestras, 7D: pesado de muestras cocidas.

#### 2.4.3.6. Determinación del color de la carne

El color fue medido según los criterios de Wu et al. (2020) y Zhang et al. (2021) con ciertas modificaciones, utilizando un colorímetro de 8 mm de apertura de diámetro (Chroma Meter CR-410, Konica Minolta, Sensing, Inc., Sakai, Japón). Antes de las mediciones de las coordenadas de color se dejó oxigenar los filetes por 20 min (Zhang et al., 2018). Luego, se determinó los valores de CIE  $L^*a^*b^*$ , donde  $L^*$  indica la luminosidad,  $a^*$  indica enrojecimiento y  $b^*$  indica amarillez. Se realizó cinco mediciones por cada muestra y se consideró la media aritmética, además se calculó los valores de croma  $C^*$   $[(a^{*2} + b^{*2})^{0.5}]$  que indica la intensidad del rojo y el ángulo de tono  $H^*$   $[\arctangent(b^*/a^*)]$  que indica la descoloración.



Figura 11. Determinación del color de la carne.

8A: muestra colocada en placa Petri, 8B y 8C: medición de color, 8D: valores medios de color según el CIELab.

#### 2.5. Propuesta de desarrollo sustentable para el aprovechamiento de terneza de carne en bovino criollo de ganaderos de la región Amazonas

El diseño de la propuesta se basó en el análisis de los resultados y considerando los tres aspectos de la sustentabilidad como son aspecto social, económico y ambiental. Para ello, se describió el concepto de ganadería y sus tipos, con enfoque a una ganadería sustentable y la producción de carne con las diferentes estrategias que se implementan para mejorarla, ya sea en animal vivo (prácticas de nutrición y genéticas) o después de ser beneficiado (prácticas de conservación y maduración de la carne). También se consideró criterios de

manejo de los bovinos antes del beneficio, desde el punto de vista del bienestar animal. Otro punto tomado, fue las estrategias de conservación del recurso como tal, considerando la caracterización fenotípica y genotípica del bovino, su utilidad y el mejoramiento sustentable de la especie. Se habla también dos tipos de conservación del bovino como es la conservación *in situ* y la conservación *ex situ*, y se abordó políticas locales para la protección y valoración del bovino criollo. Finalmente, se detalló características por cada aspecto de la sustentabilidad y la relación de la tesis con los objetivos del desarrollo sustentable: agenda 2030 (Figura 12).

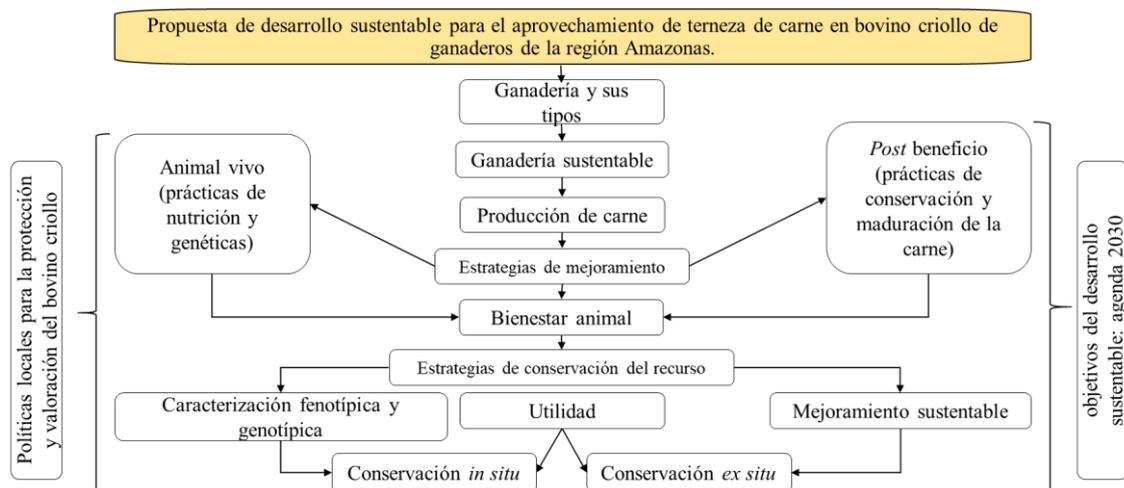


Figura 12. Metodología para propuesta de desarrollo sustentable.

## 2.5.1. Análisis estadístico

### 2.5.1.1. Análisis estadístico para las frecuencias

Para cada uno de los marcadores (CAPN-316, CAPN-530, CAST-2959 y Hsp27) se determinó las frecuencias genotípicas, alélicas observadas, así como las frecuencias genotípicas y alélicas esperadas, el equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) con la prueba de  $\chi^2$  (Ji cuadrada) en hoja de cálculo de Microsoft Excel 2019, aplicando las siguientes ecuaciones.

Ecuación 2:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

Donde:

$p^2$	Alelos en bovinos homocigotas dominantes con un polimorfismo x
$2pq$	Frecuencia predicha para bovinos heterocigotas
$q^2$	Alelos en bovinos homocigotas recesivas con un polimorfismo y

Ecuación 3:

$$X^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(fo - fe)^2}{fe}$$

Donde:

$X^2$  chi cuadrada

$$\sum_{i=1}^n$$

Sumatoria de las diferencias de la frecuencia observada y la frecuencia esperada al cuadrado y dividido la frecuencia esperada.

$fo$  Frecuencia observada

$fe$  Frecuencia esperada

### ***2.5.1.2. Análisis estadístico para asociación de procedencia y genotipos***

Se realizó el efecto principal de genotipo de cada marcador (CAPN-316, CAPN-530, CAST-2959), procedencia (Cheto, Molinopampa, Pipus, Pomacochas, Taupa y Yerba Buena) e interacción genotipo \* procedencia mediante análisis de varianza y la comparación de medias se realizó con la prueba estadística de Bonferroni ( $p < 0.05$ ).

### ***2.5.1.3. Análisis estadístico para la asociación de polimorfismos***

Para evaluar los efectos de los marcadores (CAPN-316, CAPN-530, CAST-2959 y Hsp27) sobre el fenotipo en los rasgos relacionados con la ternura de la carne, se utilizó el perfil de textura como variable dependiente y cada uno de los polimorfismos como

independiente (Carvalho et al., 2017). Este análisis fue realizado solo con la inclusión de los genotipos que tenían más del 5% de frecuencia en su alelo menor y los genotipos con número reducido de animales fueron excluidos para prevenir la influencia negativa en la estimación de medias, empleando 5 individuos como límite (Leal-Gutiérrez et al., 2015). El análisis estadístico para ver el efecto del genotipo en el fenotipo se realizó en el Paquete Estadístico SPSS v. 26, el cual permitió evaluar el efecto de los genotipos según los diferentes marcadores y tiempos de maduración de la carne (0, 7, 14 y 21 días). Para los marcadores que se encontraron significativos, se aplicó las comparaciones de Duncan (CAPN-530 y CAST-2959) y la Prueba T para muestras independientes (CAPN-316) a un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$  y nivel de confianza de 95% (Leal-Gutiérrez et al., 2015).

$$Y_{ijklm} = \mu + P_i + M_k + \varepsilon_{ijklm}$$

Dónde:

$Y_{ijklm}$  Fue la variable fenotípica fuerza de corte de Warner-Bratzler (terneza).

$\mu$  Fue la media general.

$P_i$  Fue el efecto del  $i$ -ésimo genotipo (polimorfismos).

$M_k$  Fue el efecto del  $k$ -ésimo tiempo de maduración (0, 7, 14 y 21 días)

$\varepsilon_{ijklm}$  Fue el error aleatorio.

#### **2.5.1.4. Análisis estadístico para haplotipos**

Los datos fenotípicos como peso vivo, peso de carcasa, rendimiento de carcasa, pH, color, pérdida de agua por cocción, pérdida de agua por goteo, humedad, y los indicadores del perfil de textura como cohesividad, fuerza de corte de Warner-Bratzler, elasticidad, gomosidad y masticabilidad se sometieron a análisis de varianza y comparados con la prueba de Duncan ( $p<0.05$ ) para determinar los valores promedio entre haplotipos de cada uno de los genes estudiados. Las comparaciones múltiples se realizaron entre haplotipos y se consideraron a los haplotipos con frecuencia mayor al 4%, los haplotipos con menor frecuencia se agruparon en un solo formando un grupo. Los datos fueron procesados en el software SPSS v. 26.

#### ***2.5.1.5. Análisis bioinformático para identificación de polimorfismos***

Las secuencias fueron alineadas respecto a las secuencias de referencia reportadas en Gen Bank (SNP CAPN-316, AF252504; CAPN-530, AF248054; CAST-2959, AF159246; Hsp27, XM\_005225115.2), utilizando el software MEGAX versión 10.2.4 (Kumar et al., 2018) y usando el software Geneious Prime versión prueba 2021.2.2. La identificación de los haplotipos existentes se realizó con el software DNAsp v. 5.0 (Librado y Rozas, 2009).

### III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1. Determinación de las frecuencias de genes de la familia CAPN, CAST y HSPs en carne de ganado bovino criollo.

##### 3.1.1. Gen CAPN1

###### *Marcador CAPN-316*

En el marcador CAPN-316 del gen CAPN1, se observó que el genotipo con mayor frecuencia fue GG (78%) respecto al genotipo CC (22%); en condición homocigota, sin encontrarse genotipos heterocigotos (Tabla 4). Estos hallazgos son soportados por Desgarnes-Alcalá et al. (2017), al evaluar el marcador CAPN-316 en diferentes animales Criollos y razas como Holstein, Brown Swiss, Charolais, Beef Master y Angus y cruces con Cebú en el estado de Oaxaca (México), quienes reportaron una mayor frecuencia del genotipo GG (86%) respecto al genotipo CC (3%). Similar a estos hallazgos, Sifuentes et al. (2015) reportaron una mayor frecuencia para el genotipo GG (73.7%) respecto a CC (3%) y CG (23.3%) en bovinos de raza Charolais mexicanos. En bovinos criollos colombianos (Hartón del Valle), un fenómeno similar al de este estudio ocurre, el genotipo con mayor frecuencia del gen CAPN-316 fue el GG con 64% (Lenis et al., 2018), en bovinos bolivianos como Criollo del Chaco, Criollos Yacumenos y Criollos Saavedreños también fue mayor la presencia del genotipo GG (Pereira et al., 2015), y 88% para el genotipo GG, 12% para heterocigotos y 0% para CC en bovinos Criollo Limonero (Torres-Rodríguez et al., 2015). Por otro lado, aunque la frecuencia del genotipo CC (alelo asociado a la terneza) fue menor respecto al genotipo GG, la frecuencia de genotipo asociado a la terneza, en nuestro estudio fue mayor a la de las razas de bovinos productores de carne como la Hereford, Limousin, Simmental donde no se encontró el genotipo CC (Li et al., 2013), e inclusive a la raza Angus, en la que se reporta una frecuencia del 11% para el genotipo CC (Pinto et al., 2010). Estos resultados dan indicio a que la población de bovinos criollos de la región Amazonas presentan un gran potencial cárnico y de calidad, dado que en su estructura genética presentan virtudes que en la literatura ha demostrado estar asociados a indicadores de calidad cárnica.

Las poblaciones diploides son consideradas que están en equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) cuando los alelos de un genotipo se encuentran distribuidas al azar en la población y mantienen sus frecuencias similares de generación en generación. El EHW se rompe

por factores tales como, apareamientos dirigidos, existencia de subdivisiones dentro de la población y ancestros comunes que originan deriva genética, selección natural, migración de genes de distintos orígenes, además de la técnica de muestreo incorrecta y la presencia de alelos nulos que no se pueden detectar mediante un experimento. En la región secuenciada del gen CAPN1 estudiado en los bovinos criollos de Amazonas, 16 regiones no se encontraron en equilibrio, incluido el marcador CAPN-316, además de las regiones 5372, 5383, 5392, 5402, 5404, 5447, 5458, 5463, 5529, 5534, 5537, 5680, 5688, 5764 y 5788 (Tabla 5). Un similar resultado obtuvo Sifuentes et al. (2015), quienes indicaron que en bovinos Charolais mexicanos, el marcador CAPN-316 no está en equilibrio de EHW, especialmente bovinos que fueron criados en Sonora, región noroeste de México y en la región noreste del estado de Nuevo León. Sin embargo, en bovinos criollos Hartón del Valle se reportó que está en equilibrio (Lenis et al., 2018). El no equilibrio de los mencionados marcadores podría estar dado a una fuerte presión de selección y el déficit número de animales heterocigotos; así como la introducción de animales de otras regiones (Sifuentes et al., 2015).

Tabla 4. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-W de la región secuenciada del gen CAPN1

Posición	Genotipo_O	Alelo	Frec alélica	Frec genotípica	Genotipo_E	Chi <sup>2</sup> _C	Chi <sup>2</sup> _T*	EHW
5293	GG	99	G	0.99	98	2.01	3.84	ns
	GT	0	T	0.01	2			
	TT	1		0.00	0			
5294	GG	99	G	0.99	98	2.01	3.84	ns
	GT	0	T	0.01	2			
	TT	1		0.00	0			
5361	CC	99	C	0.99	98	2.01	3.84	ns
	CA	0	A	0.01	2			
	AA	1		0.00	0			
5372	CC	82	C	0.82	67	108.36	6.63	**
	CT	0	T	0.18	30			
	TT	18		0.03	3			
5383	CC	90	C	0.9	81	100.00	6.63	**
	CA	0	A	0.1	18			
	AA	10		0.01	1			
5392	CC	81	C	0.81	65	91.19	6.63	**
	CT		T	0.19	31			
	TT	19		0.04	4			
5402	CC	83	C	0.83	69	96.17	6.63	**
	CT		T	0.17	28			
	TT	17		0.03	3			
5403	TT	99	T	0.99	98	2.01	3.84	ns
	TC	0	C	0.01	2			
	CC	1		0.00				
5404	CC	80	C	0.8	64	100.00	6.63	**
	CT	0	T	0.2	32			
	TT	20		0.04	4			
5445	AA	99	A	0.99	98	2.01	3.84	ns

	AC		C	0.01	0.02	2			
	CC	1			0.00				
5447	CC	92	C	0.92	0.85	84	64.76	6.63	**
	CT		T	0.08	0.15	15			
	TT	8			0.01	1			
5458	CC	75	C	0.75	0.56	56	104.61	6.63	**
	CT		T	0.25	0.38	38			
	TT	25			0.06	6			
5463	CC	80	C	0.8	0.64	64	100.00	6.63	**
	CT		T	0.2	0.32	32			
	TT	20			0.04	4			
5529	CC	90	C	0.9	0.81	81	100.00	6.63	**
	CT		T	0.1	0.18	18			
	TT	10			0.01	1			
5534	CC	87	C	0.87	0.76	75	85.42	6.63	**
	CG		G	0.13	0.23	23			
	GG	13			0.02	2			
5537	CC	77	C	0.77	0.59	59	106.29	6.63	**
	CT		T	0.23	0.35	36			
	TT	23			0.05	5			
5680	CC	71	C	0.71	0.50	50	94.26	6.63	**
	CG		G	0.29	0.41	41			
	GG	29			0.08	9			
5688	GG	70	G	0.7	0.49	49	100.00	6.63	**
	GA		C	0.3	0.42	42			
	AA	30			0.09	9			
5709	GG	78	G	0.78	0.61	61	96.54	6.63	**
	GC		C	0.22	0.34	34			
	CC	22			0.05	5			
5764	CC	95	C	0.95	0.90	90	10.28	6.63	**
	CT		T	0.05	0.10	10			
	TT	5			0.00	0			
5788	CC	82	C	0.82	0.67	67	33.36	6.63	**
	CT		T	0.18	0.30	30			
	CC	18			0.03	3			
5823	CC	99	C	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	CT		T	0.01	0.02	2			
	TT	1			0.00	0			
5901	AA	99	A	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	AC		C	0.01	0.02	2			
	CC	1			0.00	0			
5906	GG	99	G	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	GA		A	0.01	0.02	2			
	AA	1			0.00	0			
5918	GG	99	G	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	GT		T	0.01	0.02	2			
	TT	1			0.00	0			

Genotipo\_O: genotipo observado en la población, Genotipo\_E: genotipo esperado en la población, EHW: equilibrio de Hardy-Weinberg, \*Chi<sup>2</sup>\_tabulado al 95% de nivel de confianza y 5% de significancia (p<0.05), \*\*Chi<sup>2</sup>\_tabulado al 99% de nivel de confianza y 1% de significancia (p<0.01), ns: no significativo.

### ***Marcador CAPN-530***

Según el análisis del CAPN-530 se observó una frecuencia genotípica en el total de la población de 68%, 5% y 27% para GG, GA y AA, respectivamente (Tabla 5). En bovinos de ascendencia cruzada de Cebú, Criollo y razas europeas y producidos en una granja de

Pamplona, México, las características genotípicas para el marcador CAPN-530 fueron 85% para genotipo GG, 13% para AG y 2% para AA (Desgarenes-Alcalá et al., 2017). Además, nuestros resultados son soportados por los hallazgos de Leal-Gutiérrez et al. (2015), los que reportaron que en poblaciones de la F1 provenientes del cruzamiento de hembras de Brahman blanco con machos Limousin, Normando, Braunvieh, Simental, BON, Romosinuano (*Bos taurus*), Guzerat, Brahman Rojo y Brahman Blanco (*Bos indicus*), la frecuencia genotípica para el marcador CAPN-530 fue de 60% para GG, 40% para GA y 0% para AA.

En el marcador CAPN-530, el alelo A es favorable para la producción de carne con mayor suavidad. En este estudio, se encontró una frecuencia del 30% para el alelo A en bovinos criollos, siendo superior al 20% del alelo A en bovinos procedentes de la F1 de cruzar hembras de Brahman blanco con machos Limousin, Normando, Braunvieh, Simental, BON, Romosinuano (*Bos taurus*), Guzerat, Brahman Rojo y Brahman Blanco (*Bos indicus*) (Leal-Gutiérrez et al., 2015) y al 15% de frecuencia del alelo A en bovinos cruzados de Cebú, Criollo y razas europeas como Holstein, Pardo Suizo Americano, Pardo Suizo Europeo, Charolais, Beef Master y Angus (Desgarenes-Alcalá et al., 2017). El resultado hallado en este estudio con referencia a la presencia del nucleótido A en el polimorfismo CAPN-530, permitiría su validación en el futuro como un posible marcador asociado al fenotipo de calidad cárnica en los bovinos criollos amazonenses contribuyendo de este modo a su mejora genética. Se observa, además, que este marcador no está en EHW posiblemente por los cruzamientos dirigidos que se realiza en la región. Además, se encontraron 31 regiones polimórficas que no están en equilibrio EHW, de las cuales 23 presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) y 8 presentaron diferencias altamente significativas ( $p < 0.01$ ). Este resultado podría deberse a la introducción de razas europeas como Holstein, Simental, Brown Swiss y Jersey, donde el productor usa este material genético para obtener las F1 que les permite una mayor ganancia productiva.

Tabla 5. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-W de la región secuenciada del gen CAPN1

Posición	Genotipo_O	Alelo	Frec alélica	Frec genotípica	Genotipo_E	Chi2_C	Chi2-T*	EHW
4400	CC	97	C	0.97	0.94	94	6.10	3.84
	CG	0	G	0.03	0.06	6		
	GG	3		0.00	0.00	0		
4407	CC	97	C	0.97	0.94	94	6.10	3.84
	CG	0	G	0.03	0.06	6		
	GG	3		0.00	0.00	0		

4410	CC	97	C	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	CT	0	T	0.03	0.06	6			
	TT	3			0.00	0			
4418	CC	97	C	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	CG	0	G	0.03	0.06	6			
	GG	3			0.00	0			
4430	CC	99	C	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	CG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4443	TT	98	T	0.98	0.96	96	15.31	6.63	**
	TA	0	A	0.02	0.04	4			
	AA	2			0.00	0			
4444	GG	98	G	0.98	0.96	96	4.04	3.84	*
	GA	0	A	0.02	0.04	4			
	AA	2			0.00	0			
4445	AA	99	A	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	AG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4447	TT	98	T	0.98	0.96	96	4.04	3.84	*
	TA	0	A	0.02	0.04	4			
	AA	2			0.00	0			
4448	AA	99	A	0.99	0.98	98	2.53	3.84	ns
	AT	0	T	0.01	0.02	2			
	TT	1			0.00	0			
4449	GG	98	G	0.98	0.96	96	4.04	9.49	ns
	GA	0	A	0.01	0.02	2			
	AA	1	T	0.01	0.00	0			
	GT	0			0.02	2			
	AT	0			0.00	0			
	TT	1			0.00	0			
4452	AA	99	A	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	AG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4457	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	TA	0	A	0.01	0.02	2			
	AA	1			0.00	0			
4460	CC	96	C	0.96	0.92	92	8.17	9.49	ns
	CT	0	T	0.03	0.06	6			
	TT	3	A	0.01	0.00	0			
	CA	0			0.02	2			
	TA	0			0.00	0			
	AA	1			0.00	0			
4488	CC	95	C	0.95	0.90	90	10.28	9.49	*
	CG	0	G	0.03	0.06	6			
	GG	3	T	0.02	0.00	0			
	CT	0			0.04	4			
	GT	0			0.00	0			
	TT	2			0.00	0			
4490	TT	97	T	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	TA	0	A	0.03	0.06	6			
	AA	3			0.00	0			
4491	TT	97	T	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	TA	0	A	0.03	0.06	6			
	AA	3			0.00	0			
4494	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns

	TA	0	A	0.01	0.02	2			
	AA	1			0.00	0			
4506	CC	73	C	0.73	0.53	53			
	CG	0	G	0.27	0.39	39	104.69	3.84	**
	GG	27			0.07	7			
4531	AA	97	A	0.97	0.94	94			
	AT	0	T	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	TT	3			0.00	0			
4546	CC	96	C	0.96	0.92	92			
	CA	0	A	0.04	0.08	8	8.17	3.84	**
	AA	4			0.00	0			
4558	GG	68	G	0.705	0.50	50			
	GA	5	A	0.295	0.42	42	75.96	3.84	**
	AA	27			0.09	9			
4559	TT	97	T	0.97	0.94	94			
	TG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4560	CC	99	C	0.99	0.98	98			
	CA	0	A	0.01	0.02	2	2.01	3.84	ns
	AA	1			0.00	0			
4562	AA	97	A	0.97	0.94	94			
	AC	0	C	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	CC	3			0.00	0			
4563	GG	98	G	0.98	0.96	96			
	GA	0	A	0.02	0.04	4	4.04	3.84	*
	AA	2			0.00	0			
4564	GG	97	G	0.97	0.94	94			
	GA	0	A	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	AA	3			0.00	0			
4565	CC	97	C	0.97	0.94	94			
	CT	0	T	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	TT	3			0.00	0			
4575	CC	97	C	0.97	0.94	94			
	CG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4577	AA	97	A	0.97	0.94	94			
	AG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4578	CC	97	C	0.97	0.94	94			
	CG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4611	CC	97	C	0.97	0.94	94			
	CG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4627	GG	92	G	0.92	0.85	85			
	GA	0	A	0.08	0.15	15	64.76	3.84	**
	AA	8			0.01	1			
4630	CC	97	C	0.97	0.94	94			
	CG	0	G	0.03	0.06	6	6.10	3.84	*
	GG	3			0.00	0			
4634	GG	98	G	0.98	0.96	96			
	GT	0	T	0.02	0.04	4	4.04	3.84	*
	TT	2			0.00	0			

4636	CC	96	C	0.96	0.92	92	8.17	3.84	**
	CG	0	G	0.04	0.08	8			
	GG	4			0.00	0			
4639	GG	99	G	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	GT	0	T	0.01	0.02	2			
	TT	1			0.00	0			
4642	CC	97	C	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	CA	0	A	0.03	0.06	6			
	AA	3			0.00	0			
4661	GG	94	G	0.94	0.88	88	11.28	3.84	**
	GC	0	C	0.06	0.11	11			
	CC	6			0.00	0			
4685	CC	81	C	0.81	0.66	66	91.19	3.84	**
	CT	0	T	0.19	0.31	31			
	TT	19			0.04	4			
4715	TT	97	T	0.97	0.94	94	6.10	3.84	*
	TA	0	A	0.03	0.06	6			
	AA	3			0.00	0			
4739	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4749	GG	99	G	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	GC	0	C	0.01	0.02	2			
	CC	1			0.00	0			
4751	GG	99	G	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	GC	0	C	0.01	0.02	2			
	CC	1			0.00	0			
4830	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4841	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4842	CC	98	C	0.98	0.96	96	4.04	9.49	ns
	CA	0	A	0.01	0.02	2			
	AA	1	G	0.01	0.00	0			
	CG	0			0.02	2			
	AG	0			0.00	0			
	GG	1			0.00	0			
4843	AA	99	A	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	AG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4844	CC	99	C	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	CG	0	G	0.01	0.02	2			
	GG	1			0.00	0			
4856	TT	99	T	0.99	0.98	98	2.01	3.84	ns
	TA	0	A	0.01	0.02	2			
	AA	1			0.00	0			

Genotipo\_O: genotipo observado en la población, Genotipo\_E: genotipo esperado en la población, EHW: equilibrio de Hardy-Weinberg, \*Chi2\_tabulado al 95% de nivel de confianza y 5% de significancia ( $p < 0.05$ ), \*\*Chi2\_tabulado al 99% de nivel de confianza y 1% de significancia ( $p < 0.01$ ), ns: no significativo.

### 3.1.2. Gen CAST

#### *Marcador CAST-2959*

Las frecuencias genotípicas, alélicas y el equilibrio de Hardy-Weinberg de la región secuenciada del gen CAST se detalla en la Tabla 6. Las frecuencias genotípicas encontradas en el ganado bovino Criollo de Amazonas para el CAST-2959 fueron 74% para el homocigoto AA, 18% para el heterocigoto AG y 8% para el homocigoto GG. La frecuencia para el alelo A fue de 83% y para el alelo G fue 17%. Nuestro estudio destaca una elevada frecuencia para el alelo A, aunado a la distintiva cantidad de los genotipos homocigotos AA. En bovinos Criollo Limonero se observan frecuencias alélicas de 69% para el alelo A y 31% para el alelo G (Torres-Rodríguez et al., 2015) y en otras razas de ascendencia taurinas como Hereford (Van Eenennaam et al., 2007), Angus, Quinchahm, Luxi y sus cruces (Li et al., 2010), y en *Bos indicus* como Brahman (Cafe et al., 2010) se observaron frecuencias del alelo A alrededor de 60%. El alelo A del marcador CAST-2959 se asocia con mejores valores para la terneza de la carne (Li et al., 2010), las frecuencias encontradas en el alelo A en los bovinos evaluados superan a los valores que son reportado por la literatura, lo que da un indicio en que los bovinos Criollos de Amazonas podrían producir carne de mayor calidad, especialmente carne con menor fuerza de corte que es característica de la terneza de la carne. En esa línea, es necesario hacer cruzamientos dirigidos de estos bovinos con el fin de mejorar y perpetuar el alelo A del marcador CAST-2959 en bovinos; para poder obtener ejemplares con capacidad de producir carne con mejor terneza.

El indicador del equilibrio de Hardy-Weinberg para el marcador CAST-2059, este reflejó que fue altamente significativo ( $p < 0.01$ ). Asimismo, se observaron desviaciones significativas de las proporciones teóricas de Hardy-Weinberg en la posición 2987 ( $p < 0.01$ ). En este caso podría deberse por la ausencia de bovinos heterocigotos en la población evaluada. Sin embargo, en bovinos Criollo colombiano Hartón del Valle, el marcador CAST-2959 presentó equilibrio en su población, donde se indicó que existen más del 50% de bovinos heterocigotos (Lenis et al., 2018).

Tabla 6. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-Weinberg de la región secuenciada del gen CAST

Posición	Genotipo_O	Alelo	Frec alélica	Frec genotípica	Genotipo_E	Chi <sup>2</sup> _C	Chi <sup>2</sup> _T*	EHW
2894	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			
2925	CC	99	C	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	CT	0	T	0.01	0.02			
	TT	1			0.00			
2955	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			
2956	CC	99	C	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	CG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			
2959	AA	74	A	0.83	0.69	21.80	6.63	**
	AG	18	G	0.17	0.28			
	GG	8			0.03			
2987	TT	62	T	0.62	0.38	97.43	6.63	**
	TC	0	C	0.38	0.47			
	CC	38			0.14			
3000	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			

Genotipo\_O: genotipo observado en la población, Genotipo\_E: genotipo esperado en la población, EHW: equilibrio de Hardy-Weinberg, \*Chi<sup>2</sup>\_tabulado al 95% de nivel de confianza y 5% de significancia (p<0.05), \*\*Chi<sup>2</sup>\_tabulado al 99% de nivel de confianza y 1% de significancia (p<0.01), ns: no significativo.

### 3.1.3. Gen HSPB1

#### *Marcador Hsp27*

En la Tabla 7 se describe las frecuencias genotípicas y alélicas del Hsp27, asimismo, se detalla los valores del equilibrio de Hardy-Weinberg. En la posición 593 nucleotídica del gen HSPB1 en los bovinos Criollos estudiados se encontró el 100% de genotipo GG. Sin embargo, en las otras posiciones se encontró el 99% del alelo dominante y 1% para los alelos recesivos, y no se encontraron animales heterocigotos. Además, todos los genotipos detallados en la Tabla 7 mostraron estar en equilibrio de Hardy-Weinberg, resultados similares fue reportado por Chaudhari et al. (2017), en vacas Karan-Fries, la prueba de Hardy-Weinberg reveló que los loci rs208395876 y rs723061520, y un locus rs723061520 en bovinos Sahiwal estaban en equilibrio.

En bovinos productores de leche de la India se reportó frecuencias genotípicas de 44.4% para TT, 37.8% para TC y 17.8% para CC para la raza como el Karan-Fries (*Bos indicus*

x *Bos taurus*) y 0% para TT, 0% para TC y 100% para CC en bovinos Sahiwal (*Bos indicus*), dichas frecuencias fueron determinadas en la región no traducida 5' UTR del HSPB1 (Chaudhari et al., 2017). En el mismo estudio, en el exón 1 del gen HSPB1 se reportó frecuencias genotípicas de 98.9% para GG, 1.1% para GT y 0% para TT en la raza Karan-Fries y 67.8% para GG, 30% para GT y 2.2% para TT en la raza Sahiwal (Chaudhari et al., 2017).

Tabla 7. Frecuencias genotípicas, alélicas y equilibrio de Hardy-Weinberg de la región secuenciada del gen HSPB1

Posición	Genotipo_O	Alelo	Frec alélica	Frec genotípica	Genotipo_E	Chi <sup>2</sup> _C	Chi <sup>2</sup> _T*	EHW
593	CC	0	C	0	0.00	0.00	3.84	ns
	CG	0	G	1	0.00			
	GG	100			1.00			
610	GG	99	G	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	GT	0	T	0.01	0.02			
	TT	1			0.00			
611	AA	99	A	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	AT	0	T	0.01	0.02			
	TT	1			0.00			
635	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TA	0	A	0.01	0.02			
	AA	1			0.00			
641	CC	99	C	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	CT	0	T	0.01	0.02			
	TT	1			0.00			
644	AA	99	A	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	AG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			
645	GG	99	G	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	GA	0	A	0.01	0.02			
	AA	1			0.00			
689	AA	99	A	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	AG	0	G	0.01	0.02			
	GG	1			0.00			
699	GG	99	G	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	GA	0	A	0.01	0.02			
	AA	1			0.00			
707	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TC	0	C	0.01	0.02			
	CC	1			0.00			
708	TT	99	T	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	TC	0	C	0.01	0.02			
	CC	1			0.00			
723	GG	99	G	0.99	0.98	2.01	3.84	ns
	GA	0	A	0.01	0.02			
	AA	1			0.00			

Genotipo\_O: genotipo observado en la población, Genotipo\_E: genotipo esperado en la población, EHW: equilibrio de Hardy-Weinberg, ns: no significativo.

### **3.2. Relación de los polimorfismos encontrados en los genes CAPN, CAST y HSPs con la terneza de la carne de ganado bovino criollo de la región Amazonas.**

En la Tabla 8 se detalla los valores promedios de los indicadores productivos, fisicoquímicos y de perfil de textura de la carne de bovinos criollos de la región Amazonas. Se encontró diferencias significativas en el peso vivo, pérdidas de agua en la cocción, adhesividad, gomosidad y masticabilidad. Bovinos procedentes de Yerba Buena registraron los mayores pesos vivos respecto a bovinos de Pipus, Pomacochas y Taupa ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, la carne de los bovinos procedentes de Pomacochas y Taupa pierden menos agua en la cocción respecto a carnes de bovinos de las otras procedencias. La carne de bovinos criollos procedentes de Taupa presentaron mayor adhesividad, gomosidad y masticabilidad en el día 7 de maduración respecto a carnes de Cheto, Molinopampa, Pipus, Pomacochas y Yerba Buena ( $p < 0.05$ ). Finalmente, no se observaron diferencias en humedad, pérdidas de agua por goteo, color de la carne, y los otros indicadores del perfil de textura como cohesividad, fuerza de corte o dureza y elasticidad.

La combinación de propiedades mecánicas, estructurales y superficiales determina el perfil de la textura de la carne. Todas estas propiedades se experimentan en el momento de un procesamiento oral de la carne (Çakır et al., 2012). En una etapa temprana para realizar el procesamiento oral de los alimentos en este caso la carne, se ha denominado ingestión o llamado comúnmente “el bocado” y el paso inicial de estos alimentos desde los dientes frontales hasta los molares. El alimento ingerido en esta etapa, aún presenta un tamaño considerablemente grande y aún conserva parte de su forma original. En ese sentido, los atributos sensoriales como la fuerza de corte o dureza, adhesividad, cohesividad, elasticidad, gomosidad y masticabilidad, cuyos atributos relacionados con el volumen de los alimentos se detectan fuertemente en las primeras etapas del procesamiento oral (Chen y Stokes, 2012).

La carne de bovinos procedentes de Taupa mostraron mayor adhesividad, gomosidad y masticabilidad, estos atributos pueden variar por muchos factores, pero el principal es la reacción del animal al estrés antes del beneficio, ejemplo, se incrementa el gasto de energía en la masticabilidad en carnes duras y con menor humedad y el nivel de la gomosidad y adhesividad esta dado por los niveles de grasa de infiltración, carnes con

mayores niveles de grasa presentan mayores valores de gomosidad y adhesividad (Pematilleke et al., 2022).

Tabla 8. Efecto de procedencia en los indicadores productivos, fisicoquímicos y perfil de textura de la carne de bovino criollo.‡

Variable	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Taupa	Yerba Buena	p-valor
Peso Vivo (kg)	358.6±17.5abc	374.2±113.0ab	347.6±14.6bc	315.8±13.1c	351.5±10.8bc	399.7±20.8a	0.015*
Peso carcasa (kg)	153.8±13.6	162.3±12.0	139.9±9.0	131.1±9.2	141.5±8.9	183.3±19.3	0.077
Rend. Carcasa (%)	41.8±1.8	42.6±2.1	39.9±1.4	41.1±1.7	40.2±2.1	44.8±2.7	0.596
Cond. Corporal	2.4±0.05	2.4±0.08	2.4±0.07	2.4±0.06	2.4±0.08	2.6±0.10	0.593
pH-0d	6.6±0.06	6.6±0.06	6.7±0.05	6.5±0.08	6.7±0.06	6.7±0.10	0.585
pH-1d	5.8±0.07	5.8±0.04	5.8±0.04	5.9±0.09	5.9±0.06	5.8±0.04	0.605
pH-2d	5.7±0.09	5.8±0.04	5.8±0.02	5.8±0.04	5.8±0.04	5.7±0.07	0.544
pH-7d	5.7±0.06	5.7±0.04	5.7±0.04	5.8±0.06	5.8±0.02	5.7±0.05	0.759
pH-14d	5.7±0.05	5.7±0.04	5.7±0.04	5.8±0.06	5.7±0.04	5.7±0.11	0.567
pH-21d	5.8±0.07	5.8±0.04	5.7±0.03	5.9±0.07	5.8±0.06	5.9±0.17	0.321
L*	33.0±0.5	32.4±0.5	32.3±0.4	32.4±0.4	31.6±0.6	31.2±0.4	0.161
a*	16.5±0.3	16.4±0.3	16.6±0.3	16.8±0.3	16.5±0.3	15.8±0.6	0.592
b*	2.1±0.2	1.7±0.3	1.6±0.2	1.8±0.2	1.3±0.3	1.7±0.1	0.470
C*	16.6±0.3	16.7±0.3	16.7±0.4	16.9±0.3	16.7±0.3	15.9±0.7	0.600
H*	7.0±0.7	5.8±0.9	5.4±0.6	6.0±0.6	5.8±0.8	4.7±0.9	0.446
PAPC-0d (%)	22.1±1.1	22.8±1.1	22.5±1.3	20.9±1.6	22.8±1.0	23.8±0.7	0.743
PAPC-1d (%)	30.4±2.8ab	34.5±1.8a	30.8±1.6ab	27.1±2.1b	25.1±1.0b	29.3±1.8ab	0.027*
PAPC-2d (%)	33.5±2.6	33.1±2.7	28.8±2.2	29.1±2.4	27.8±2.2	28.4±2.1	0.404
PAPC-7d (%)	20.0±1.7	19.5±1.2	20.4±1.5	22.8±0.9	21.3±1.1	20.6±0.6	0.745
PAPC-14d (%)	21.1±1.4	21.2±1.3	22.1±1.5	21.0±1.9	22.5±2.0	23.3±3.4	0.949
PAPC-21d (%)	20.0±1.5	20.0±1.4	20.5±1.4	22.7±1.4	21.3±0.9	21.5±3.4	0.847
PAPG-1d (%)	2.7±0.5	2.1±0.2	1.9±0.2	2.9±0.7	1.7±0.5	1.6±0.2	0.194
PAPG-2d (%)	2.1±0.5	3.3±0.8	2.1±0.3	2.1±0.4	1.6±0.4	2.0±0.3	0.277
Humedad-1d (%)	76.2±0.9	75.1±0.5	74.8±1.6	77.3±1.1	76.0±0.9	74.9±0.8	0.541
Humedad-2d (%)	71.8±3.0	75.6±0.6	75.6±0.7	75.9±0.9	75.1±1.1	74.4±2.5	0.454
Adhesividad-0d (mJ)	124.4±22.0	145.1±23.9	210.7±38.0	130.4±29.9	99.8±14.2	173.5±42.3	0.133
Adhesividad-7d (mJ)	206.6±43.0b	164.7±29.8b	241.6±46.7b	166.3±40.1b	410.7±94.9a	170.5±36.9b	0.011*
Adhesividad-14d (mJ)	148.0±34.9	221.6±49.6	198.9±38.1	137.2±44.2	84.3±10.7	214.1±50.2	0.207
Adhesividad-21d (mJ)	132.0±19.5	167.7±36.3	193.3±45.3	70.9±11.8	133.9±37.6	164.2±52.6	0.231
Cohesividad-0d	0.91±0.07	0.96±0.5	0.90±0.05	1.05±0.05	0.95±0.06	0.97±0.09	0.514
Cohesividad-7d	1.40±0.32	1.08±0.04	1.56±0.34	1.07±0.04	1.13±0.05	1.06±0.06	0.431
Cohesividad-14d	1.12±0.02	0.98±0.08	1.12±0.04	1.07±0.06	1.19±0.06	1.07±0.07	0.182
Cohesividad-21d	1.44±0.24	1.32±0.12	1.12±0.04	1.15±0.08	1.39±0.15	1.03±0.16	0.313
FCWB-0d (N)	100.5±9.0	93.8±7.7	111.4±9.8	102.0±12.9	86.6±11.0	102.9±11.7	0.640
FCWB-7d (N)	96.8±8.5	90.4±7.8	100.9±8.2	84.9±6.9	115.0±8.7	80.6±6.4	0.094
FCWB-14d (N)	70.1±6.2	85.3±7.8	70.8±4.9	71.3±5.0	70.4±8.5	59.4±5.8	0.171
FCWB-21d (N)	49.9±4.3	52.6±5.0	51.0±3.7	42.4±4.4	48.1±3.8	50.0±5.1	0.669
Elasticidad-0d (mm)	23.5±0.7	24.9±0.7	25.6±0.7	24.1±0.9	26.2±1.1	25.2±0.9	0.253
Elasticidad-7d (mm)	24.8±1.3	25.5±0.6	25.8±1.2	23.7±1.3	29.5±1.4	25.5±2.3	0.083
Elasticidad-14d (mm)	26.0±1.4	24.8±1.3	25.5±1.5	21.5±1.6	24.1±1.6	25.9±0.8	0.251
Elasticidad-21d (mm)	25.4±1.5	24.6±1.4	26.2±1.5	20.4±1.5	22.5±1.7	25.7±1.1	0.067
Gomosidad-0d (N)	93.1±9.9	102.0±9.0	97.1±8.9	100.6±12.0	77.9±10.3	72.6±5.6	0.240
Gomosidad-7d (N)	99.3±10.2b	77.8±4.2b	96.1±7.4b	82.3±6.9b	123.0±9.1a	82.0±7.1b	0.002*
Gomosidad-14d (N)	71.8±6.2	72.0±6.9	70.8±4.3	73.0±5.8	80.3±9.7	64.0±6.4	0.791
Gomosidad-21d (N)	53.6±3.7	53.7±3.9	55.6±3.8	43.7±4.1	53.4±3.4	48.3±6.4	0.342
Masticabilidad-0d (mJ)	2218.7±231.4	2594.0±231.6	2462.1±242.5	2548.8±366.5	2016.7±231.9	1875.6±172.9	0.333
Masticabilidad-7d (mJ)	2534.7±317.8b	2004.8±121.2b	2550.9±225.4b	2031.4±237.5b	3702.4±373.8a	2164.8±309.4b	0.000*
Masticabilidad-14d (mJ)	1824.9±176.4	1948.8±258.9	1824.4±151.9	1646.3±214.3	2009.4±297.7	1531.4±170.4	0.720
Masticabilidad-21d (mJ)	1378.5±121.5	1388.2±115.5	1483.2±130.2	952.0±134.8	1190.2±149.4	1458.0±150.7	0.054

‡ Comparaciones múltiples con la prueba de Bonferroni a 95% de confianza, \* significativo a  $p < 0.05$ , ab: letras diferentes representa significancia para el rasgo evaluado entre procedencias.

### **3.2.1. Haplotipos del gen CAPN1**

#### ***Marcador CAPN-316***

Se encontraron 21 haplotipos diferentes en región secuenciada de 628 pb del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504), incluido el marcador CAPN-316 reportado previamente, de los cuales, el haplotipo 1 se encontró en el 68% de la población, seguido del haplotipo 13 con 6%, el haplotipo 6 con 4% y los otros haplotipos se encontraron en menor frecuencia. Se observó diferencias altamente significativas para el peso vivo, peso de carcasa, pH a 2, 7 y 14 días, pérdidas de agua por cocción a 0 y 1 día ( $p < 0.01$ ).

El peso vivo de los animales que conformó el haplotipo 6 fue inferior al peso vivo de animales con que se agruparon en otros haplotipos y el peso vivo del grupo de animales con haplotipo 1 fue similar al peso vivo de animales del haplotipo 13 (Figura 13A). Un fenómeno similar ocurre cuando se observó el peso de carcasa, bovinos que presentaban el haplotipo 6 pesa menos su carcasa respecto al grupo de bovinos que conformaron a otros haplotipos ( $p < 0.01$ ).

Bovinos con haplotipo 6 producen carne con pH más bajo respecto a bovinos con haplotipo 1, 13 y los otros haplotipos en el día 2, 7 y 14 ( $p < 0.01$ , Figura 13B). Los promedios de las pérdidas de agua por cocción se detallan en la Figura 13D, el haplotipo 13 presenta menos pérdida de agua durante la cocción respecto a la carne de bovinos que presentaron el haplotipo 1 y 6 en el día 0.

La carne de bovinos que tenía el haplotipo 1 pierde menos agua en el día 0 ( $p < 0.01$ ) respecto al haplotipo 6 y al grupo de los otros haplotipos. En el día 1, la carne de bovinos con haplotipo 13 pierde menos agua durante la cocción en el día 1 respecto a los haplotipos 1, 6 y otros haplotipos (Figura 13D).

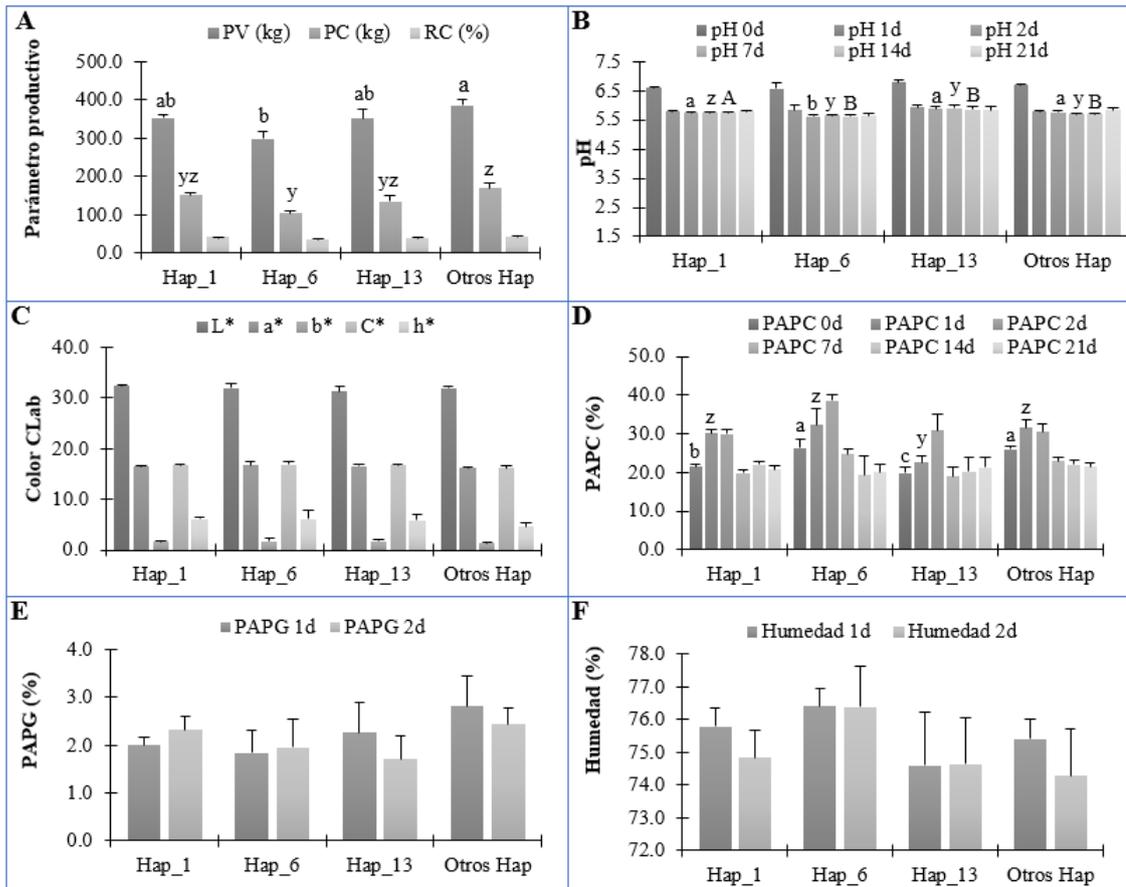


Figura 13. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504) en los rasgos de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 11A: peso vivo (kg), peso de carcasa (kg) y rendimiento de carcasa (%); 11B: valores de pH a diferentes tiempos; 11C: valores de color según CIELab, L\* es luminosidad, a\* es índice de rojo a verde, b\* es índice de azul a amarillo, C\* es el croma y H\* es ángulo de tono; 11D: PAPC (%) son pérdidas de agua por cocción (%) a diferentes tiempos; 11E: PAPG (%) son pérdidas de agua por goteo (%) a diferentes tiempos; 11F: humedad (%) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

El efecto de los haplotipos encontrados en la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos de Amazonas se muestra en la Figura 14. Existió diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre haplotipos para la adhesividad y la fuerza de corte de Warner-Bratzler. Bovinos que presentaron el haplotipo 6 producen carne con mayor adhesividad en el día 0 y 7 respecto al haplotipo 1, 13 y los otros haplotipos, y los haplotipos 13 son inferiores al haplotipo 1 (Figura 14A). La fuerza de corte se ve afectada según los haplotipos identificados, bovinos que tenían el haplotipo 6 producen carnes más tiernas (menos requerimiento de fuerza de corte) ( $p < 0.01$ ) respecto a los haplotipos 1 y 6, y la carne de bovinos con haplotipo 1 es más tiernas respecto al haplotipo 6 (Figura 14C). La gomosidad y la masticabilidad se diferencia según haplotipos encontrados en el gen CAPN1 (Figura 14E y 14F). Animales

con presencia del haplotipo 6 presentan superioridad ( $p < 0.01$ ) respecto a los haplotipos 1, 13 y los otros haplotipos y lo mismo ocurre en la masticabilidad, donde la carne de bovinos con haplotipo 6 son superiores en la masticabilidad respecto a los haplotipos 1, 13 y al grupo de haplotipos con menor frecuencia.

El marcador CAPN-316 se encuentra en el exón 9 del cromosoma 29, en este estudio se corrobora la sustitución del nucleótido guanina por citosina en la posición 5709 del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504). Esta sustitución se asocia a carnes más tiernas (Casas et al., 2005), además se reporta que el haplotipo GA de los marcadores CAPN-316/CAPN-530 están relacionados con valores de fuerza de corte más altos (White et al., 2005).

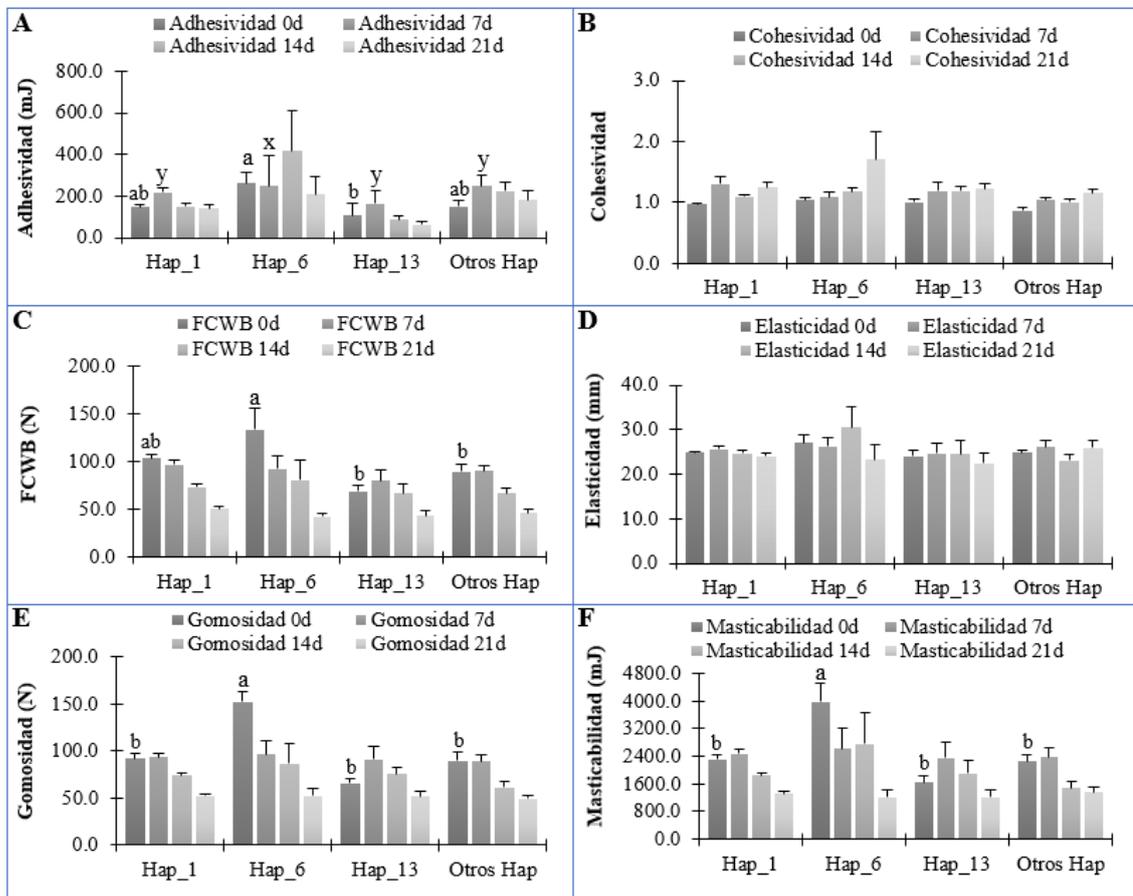


Figura 14. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF252504) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 12A: adhesividad (mJ) a diferentes tiempos; 12B: cohesividad a diferentes tiempos; 12C: fuerza de corte de Warner-Bratzler (N) a diferentes tiempos; 12D: elasticidad (mm) a diferentes tiempos; 12E: gomosidad (N) a diferentes tiempos; 12F: masticabilidad (mJ) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

### Marcador CAPN-530

Los efectos de haplotipos encontrados en la región secuenciada de 482 pb del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en los rasgos de la carne de bovinos criollos se detalla en la Figura 13. No existe diferencias entre haplotipos para peso vivo, peso de carcasa, rendimiento de carcasa, pH en todos los tiempos evaluados, perfil de color CIELab, pérdida de agua por goteo y humedad ( $p > 0.05$ ). Sin embargo, se observó diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre haplotipos para las pérdidas de agua por cocción (Figura 15E). La carne de bovinos con haplotipo 4 tiende a perder más agua durante la cocción con respecto a la carne de bovinos con haplotipo 2, 3, 5 y 6, y estos mismos haplotipos pierden menos agua respecto a las carnes con haplotipo 1, 7 y otros haplotipos.

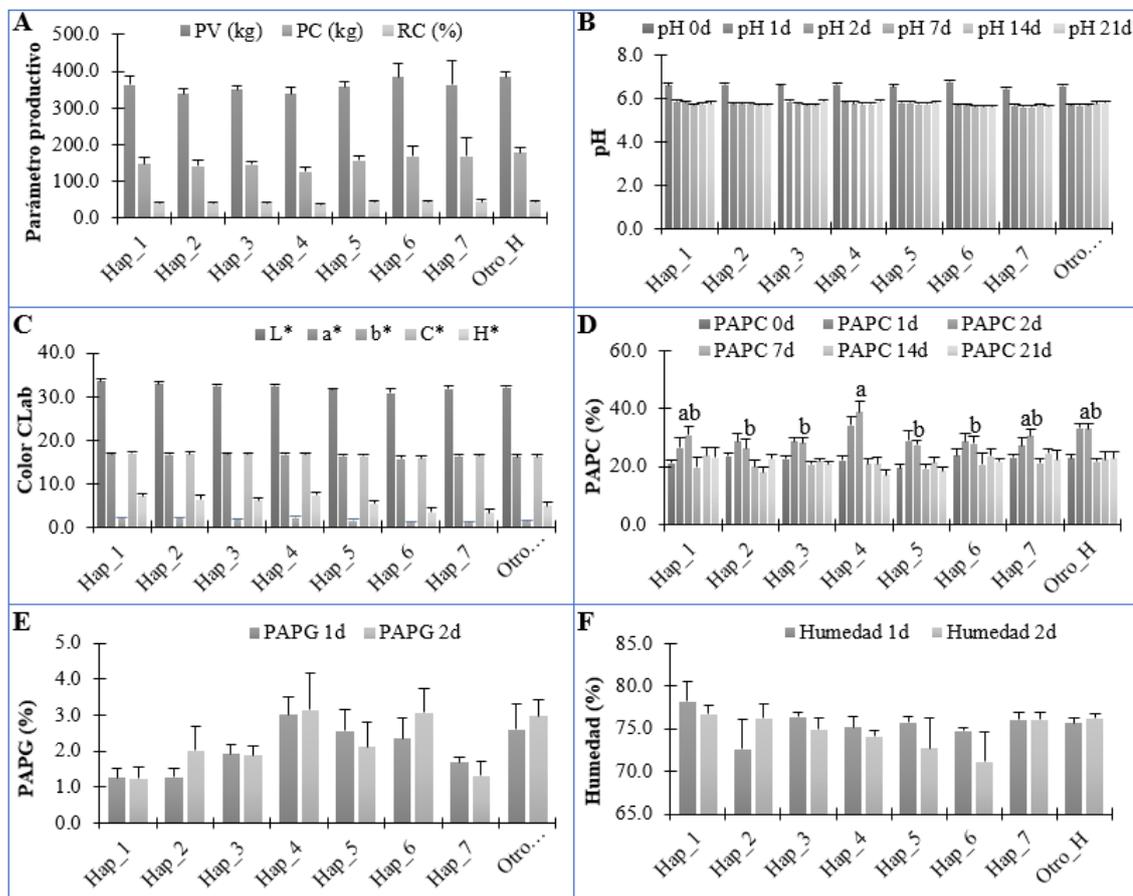


Figura 15. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en los rasgos de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 13A: peso vivo (kg), peso de carcasa (kg) y rendimiento de carcasa (%); 13B: valores de pH a diferentes tiempos; 13C: valores de color según CIELab, L\* es luminosidad, a\* es índice de rojo a verde, b\* es índice de azul a amarillo, C\* es el croma y H\* es ángulo de tono; 13D: PAPC (%) son pérdidas de agua por cocción (%) a diferentes tiempos; 13E: PAPG (%) son pérdidas de agua por goteo (%) a diferentes tiempos; 13F: humedad (%) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

El efecto de haplotipos del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en el perfil de textura en la carne de bovinos criollos se muestra en la Figura 16. La adhesividad, elasticidad, gomosidad y masticabilidad no fueron significativos entre los haplotipos encontrados ( $p>0.05$ ). La cohesividad de la carne en el día 0 se diferencia entre haplotipos, la carne de bovinos con haplotipo 1, 3, 4 y 7 tienen mayor cohesividad respecto a los haplotipos 2, 5 y los otros haplotipos con menor frecuencia (Figura 16D). La fuerza de corte de Warner-Bratzler se ve afectada por el haplotipo, la carne de bovinos con haplotipo 5, 7 y otros haplotipos requiere de mayor fuerza de corte respecto a carne de bovinos con haplotipo 1, 2, 3, 4 y 5 ( $p<0.05$ , Figura 16C).

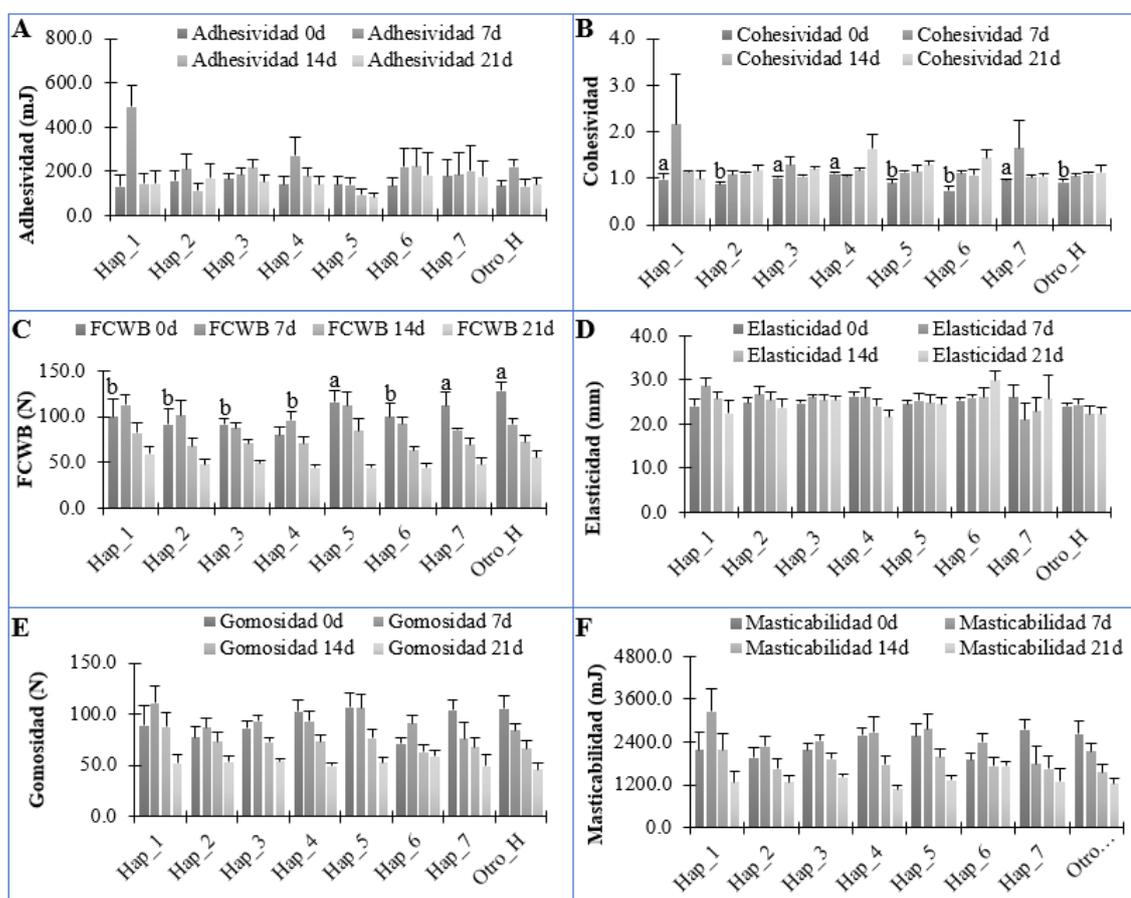


Figura 16. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 (Gen Bank Id AF248054) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 14A: adhesividad (mJ) a diferentes tiempos; 14B: cohesividad a diferentes tiempos; 14C: fuerza de corte de Warner-Bratzler (N) a diferentes tiempos; 14D: elasticidad (mm) a diferentes tiempos; 14E: gomosidad (N) a diferentes tiempos; 14F: masticabilidad (mJ) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

### **3.2.2. Haplotipos del gen CAST**

#### ***Marcador CAST-2959***

El efecto de haplotipos encontrados en una región de 125 pb del gen CAST (Gen Bank Id AF159246) en los rasgos de la carne de bovinos criollos se describen en la Figura 17. El peso vivo, peso de carcasa, rendimiento de carcasa, pH en todos los tiempos evaluados y pérdidas de agua por goteo no se diferencian entre haplotipos encontrados ( $p < 0.05$ ). Se encontró diferencias para el índice de rojo a verde y los valores de Cromo o intensidad del rojo, donde carne de bovinos con haplotipo de menor frecuencia (otros haplotipos, Figura 17C) presentaban una carne más roja y con mayor intensidad respecto a los otros haplotipos ( $p < 0.05$ ). La pérdida de agua durante la cocción también se vio afectada entre haplotipos (Figura 17D), en el día 2 se registra mayor pérdida de agua para los haplotipos 3 y otros haplotipos de menor frecuencia, en el día 7 los haplotipos de menor frecuencia son los que pierden más agua respecto a los otros haplotipos y en el día 21, la carne de bovinos con haplotipo 1, 4 y otros haplotipos tienden a perder más agua en la cocción respecto a haplotipo 2, 3 y 5 ( $p < 0.01$ ). Además, la humedad de la carne varía entre haplotipos (Figura 17F), los haplotipos con menor frecuencia presentan menor humedad en el día 1 respecto a carne de bovinos con haplotipo 1, 2, 3, 4 y 5 ( $p < 0.01$ ).

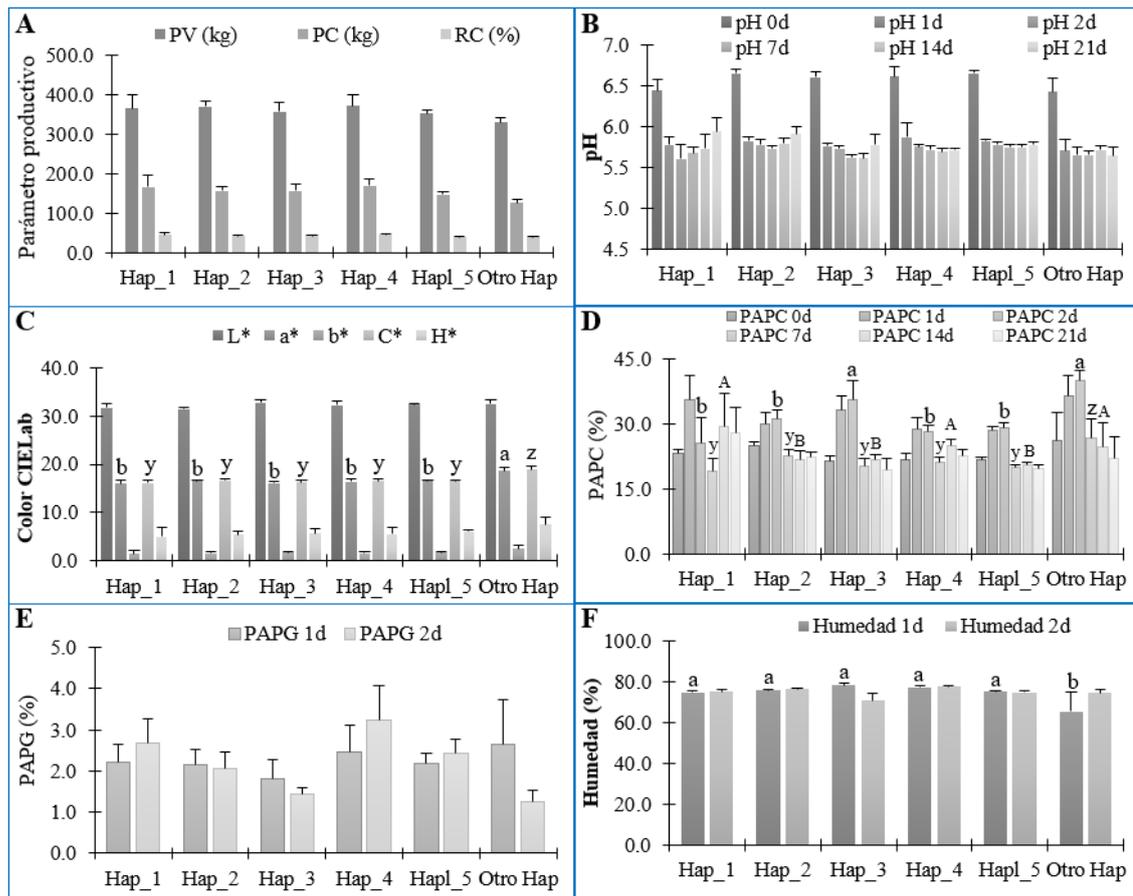


Figura 17. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAST (Gen Bank Id AF159246) en los rasgos de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 15A: peso vivo (kg), peso de carcasa (kg) y rendimiento de carcasa (%); 15B: valores de pH a diferentes tiempos; 15C: valores de color según CIELab, L\* es luminosidad, a\* es índice de rojo a verde, b\* es índice de azul a amarillo, C\* es el croma y H\* es ángulo de tono; 15D: PAPC (%) son pérdidas de agua por cocción (%) a diferentes tiempos; 15E: PAPG (%) son pérdidas de agua por goteo (%) a diferentes tiempos; 15F: humedad (%) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

En la Figura 18 se detalla el efecto de haplotipos del marcador CAST-2959 en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos. La adhesividad, cohesividad, fuerza de corte de Warner-Bratzler, gomosidad y masticabilidad varían entre haplotipos ( $p < 0.01$ ). La adhesividad en el día 7 es mayor en carne de bovinos con haplotipos de menor frecuencia respecto a haplotipos 1, 2, 3, 4 y 5 (Figura 18A). La cohesividad registrada en el día 14 de la carne en bovinos con haplotipo 1 fue menor a todos los otros haplotipos identificados (Figura 18B). La fuerza de corte de Warner-Bratzler registrada en el día 0 y en los haplotipos 2 y 5 son inferiores a la fuerza de corte de los haplotipos 1, 3 y 4 (Figura 18C). La gomosidad y masticabilidad de la carne en el día 7 y 14 son inferiores en carnes

provenientes de bovinos con haplotipo 1 respecto a los otros haplotipos (Figura 18E y 18F).

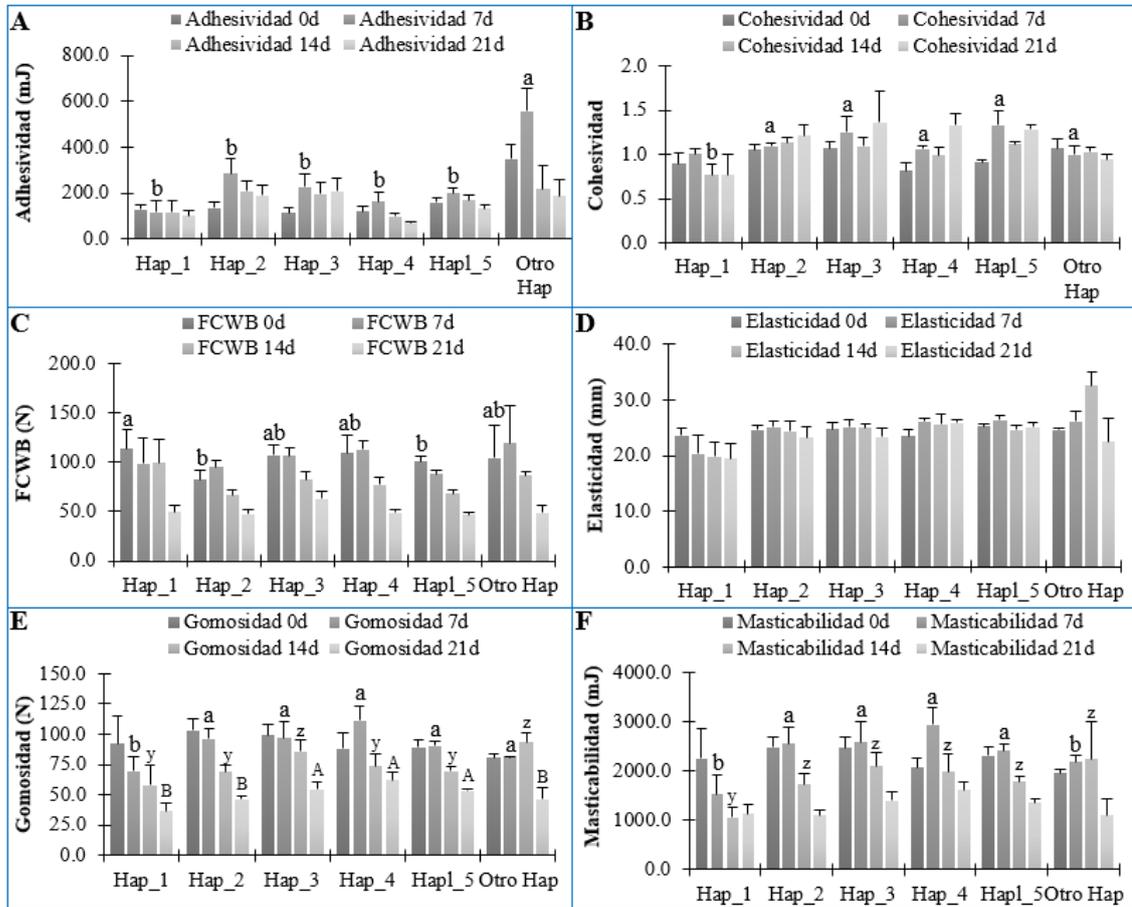


Figura 18. Efecto de haplotipos de la región secuenciada del gen CAST (Gen Bank Id AF159246) en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos.

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 3%; 16A: adhesividad (mJ) a diferentes tiempos; 16B: cohesividad a diferentes tiempos; 16C: fuerza de corte de Warner-Bratzler (N) a diferentes tiempos; 16D: elasticidad (mm) a diferentes tiempos; 16E: gomosidad (N) a diferentes tiempos; 16F: masticabilidad (mJ) a diferentes tiempos. Comparaciones múltiples de Duncan con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; T: error estándar de la media; ab, AB o yz: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

### 3.2.3. Haplotipos del gen HSPB1

#### *Marcador Hsp27*

Los valores promedio según haplotipos del gen HSPB1 (Gen Bank Id XM\_005225115.2) se presentan en la Tabla 9. Se encontró mayor pérdida de agua en el día 14 de maduración en la carne de bovinos con haplotipo 1 respecto al otro grupo de haplotipos de menor frecuencia ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, no se encontró diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre haplotipos para ningún otro rasgo de la carne de bovinos criollos de la región Amazonas.

La pérdida de agua por cocción varía por factores como el tiempo de maduración, tiempo de cocción, temperatura de cocción, tipo de cocción, adición de sal, longitud del músculo (sarcómero), pH, entre otros. Por ejemplo, según tipo de músculo, las pérdidas van desde 18% en bíceps femoral hasta 27.4% en el músculo semitendinoso (Rhee et al., 2004). En *longissimus thoracis* las pérdidas de agua por cocción en parrilla varían desde 24.46% al 34.75% y en horno varían desde 25.90% a 35.80% (Macharáčková et al., 2021).

Tabla 9. Efecto de haplotipos del gen HSPB1 en los rasgos de la carne de bovinos criollos

HSP27	Peso vivo (kg)		Peso de carcasa (kg)		Rendimiento de carcasa (%)	
Hap_1	355.3±6.8		150.6±5.3		0.42±0.01	
Otros Hap	376.4±23.9		157.4±19.6		0.41±0.03	
<i>p-value</i>	0.411		0.735		0.834	
	pH a 0d	pH a 1d	pH a 2d	pH a 7d	pH a 14d	pH a 21d
Hap_1	6.6±0.03	5.8±0.02	5.8±0.02	5.7±0.02	5.7±0.02	5.8±0.03
Otros Hap	6.6±0.07	5.9±0.09	5.7±0.06	5.8±0.04	5.7±0.06	5.8±0.04
<i>p-value</i>	0.925	0.224	0.160	0.567	0.956	0.840
	PAPC 0d (%)	PAPC 1d (%)	PAPC 2d (%)	PAPC 7d (%)	PAPC 14d (%)	PAPC 21d (%)
Hap_1	22.2±0.5	29.6±0.9	30.3±1.1	20.4±0.6	22.2±0.7a	21.0±0.7
Otros Hap	24.7±1.9	35.3±3.7	31.6±4.1	23.1±2.6	15.6±3.1b	19.8±2.1
<i>p-value</i>	0.199	0.088	0.751	0.264	0.018	0.650
	L*	a*	b*	C*	H*	
Hap_1	32.2±0.2	16.5±0.1	1.7±0.1	16.6±0.2	5.8±0.3	
Otros Hap	32.3±0.6	16.0±0.4	1.6±0.3	16.0±0.4	5.7±0.9	
<i>p-value</i>	0.925	0.311	0.730	0.306	0.896	
	PAPG 0d (%)	PAPG 1d (%)	Humedad 1d (%)	Humedad 2d (%)		
Hap_1	2.2±0.2	2.3±0.2	75.7±0.5	74.7±0.7		
Otros Hap	2.1±0.4	2.1±0.6	75.7±1.1	76.4±0.9		
<i>p-value</i>	0.919	0.815	1.000	0.500		

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 2%; pH a 0d, 1d, 2d, 7d, 14d y 21d: valores de pH a diferentes tiempos; PAPC a 0d, 1d, 2d, 7d, 14d y 21d (%) son pérdidas de agua por cocción (%) a diferentes tiempos; L\*, a\*, b\*, C\* y H\*: valores de color según CIELab, L\* es luminosidad, a\* es índice de rojo a verde, b\* es índice de azul a amarillo, C\* es el croma y H\* es ángulo de tono; PAPG 0d y 1d (%) son pérdidas de agua por goteo (%) a diferentes tiempos; Comparaciones de medias con la Prueba T de muestras independientes con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; ±: error estándar de la media; ab: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado

En la Tabla 10 se muestran los valores promedio de los indicadores de textura por haplotipo del gen HSPB1 (Gen Bank Id XM\_005225115.2) de bovinos criollos de la región Amazonas. No se encontró diferencias estadísticas significativas ( $p > 0.05$ ) entre haplotipos para ningún indicador del perfil de textura.

Tabla 10. Efecto de haplotipos del gen HSPB1 en el perfil de textura de la carne de bovinos criollos

<b>HSP27</b>	<b>Adhesividad 0d (mJ)</b>	<b>Adhesividad 7d (mJ)</b>	<b>Adhesividad 14d (mJ)</b>	<b>Adhesividad 21d (mJ)</b>
<b>Hap_1</b>	151.9±13.4	211.8±20.4	166.3±18.3	134.9±14.3
<b>Otros Hap</b>	120.0±10.7	336.8±130.6	241.1±45.8	294.9±85.2
<b>p-value</b>	0.519	0.129	0.275	0.006
	<b>Cohesividad 0d</b>	<b>Cohesividad 7d</b>	<b>Cohesividad 14d</b>	<b>Cohesividad 21d</b>
<b>Hap_1</b>	0.96±0.03	1.24±0.1	1.08±0.03	1.24±0.06
<b>Otros Hap</b>	0.88±0.06	1.12±0.02	1.12±0.07	1.36±0.28
<b>p-value</b>	0.414	0.724	0.653	0.593
	<b>FCWB 0d (N)</b>	<b>FCBW 7d (N)</b>	<b>FCBW 14d (N)</b>	<b>FCWB 21d (N)</b>
<b>Hap_1</b>	101.2±4.2	95.6±3.5	72.6±2.9	49.0±1.8
<b>Otros Hap</b>	83.3±17.7	84.1±13.9	69.1±9.0	53.0±9.1
<b>p-value</b>	0.271	0.386	0.745	0.576
	<b>Elasticidad 0d (mm)</b>	<b>Elasticidad 7d (mm)</b>	<b>Elasticidad 14d (mm)</b>	<b>Elasticidad 21d(mm)</b>
<b>Hap_1</b>	24.8±0.4	25.5±0.6	24.4±0.6	24.1±0.7
<b>Otros Hap</b>	25.1±1.1	27.9±1.8	28.7±2.1	26.6±2.0
<b>p-value</b>	0.810	0.255	0.063	0.302
	<b>Gomosidad 0d (N)</b>	<b>Gomosidad 7d (N)</b>	<b>Gomosidad 14d (N)</b>	<b>Gomosidad 21d (N)</b>
<b>Hap_1</b>	91.8±4.1	92.5±3.5	71.7±2.8	52.1±1.8
<b>Otros Hap</b>	102.8±17.3	91.7±15.2	75.5±9.5	47.7±2.8
<b>p-value</b>	0.488	0.953	0.717	0.517
	<b>Masticabilidad 0d (mJ)</b>	<b>Masticabilidad 7d (mJ)</b>	<b>Masticabilidad 14d (mJ)</b>	<b>Masticabilidad 21d (mJ)</b>
<b>Hap_1</b>	2311.1±111.1	2435.3±116.6	1780.4±61.1	1325.4±59.2
<b>Otros Hap</b>	2603.4±386.3	2695.5±620.6	2217.3±350.9	1224.2±125.3
<b>p-value</b>	0.487	0.570	0.209	0.645

Hap: haplotipo, Otros Hap: están conformados a aquellos haplotipos con frecuencia menor a 2%; Comparación de medias con la Prueba T de muestras independientes con un nivel alfa de 0.05 en SPSS v. 26; ±: error estándar de la media; ab: letras diferentes representa significancia para el rasgo dentro del tiempo evaluado.

En un estudio, donde analizaron la asociación de la expresión del gen HSPB1 con la terneza en carne de bovinos Nellore, se encontró una regulación negativa del Hsp27 en el grupo de carne moderadamente tierna en comparación con el grupo de carne muy dura, esto demuestra una asociación negativa de su expresión con la terneza de la carne (Malheiros et al., 2018). En bovinos de la misma raza (Nellore) también se observó una tendencia hacia una menor expresión de la proteína Hsp27 con carnes clasificadas como tiernas (Baldassini et al., 2015). En este estudio no determinamos los niveles de expresión (concentración) de la proteína Hsp27 sobre los indicadores de calidad de la carne como la terneza, es por ello que no podemos afirmar su asociación directa con la fuerza de corte de la carne ni con el perfil de la textura. Sin embargo, en estudios posteriores se podría

corroborar la hipótesis de que los niveles más altos de expresión de la proteína Hsp27 están correlacionados con la mayor fuerza de corte, tal es así que, la regulación negativa de Hsp27 puede aumentar la degradación de proteínas musculares como la actina y la miosina y, por ende, mejorar la terneza de la carne (Malheiros et al., 2018). Además, también se ha informado que la proteína Hsp27 protege a la desmina (cuya función es mantener la integridad de la estructura celular) de la proteólisis de la calpaína, por lo que, los procesos ocurridos para el ablandamiento de la carne, no solo se basan en procesos proteolíticos, sino que también se basan en procesos apoptóticos por la muerte celular dependiente de ATP, por lo que, al aumentar los niveles de Hsp27 puede ralentizar el proceso de ablandamiento *post mortem* al limitar los procesos proteolíticos o apoptóticos (Picard et al., 2010).

#### **3.2.4. Comparación del perfil de textura en función a los genotipos**

##### ***Genotipos de CAPN-316***

El marcador CAPN-316 se observa en el exón 9, el polimorfismo está dado por el cambio de guanina por citocina en la base 5709 (AF252504) y produce una sustitución CC, donde el alelo C permite la codificación de alanina y el alelo G codifica al aminoácido glicina (Page et al., 2002). No se observó efectos significativos ( $p > 0.05$ ) para el perfil de textura en el día 0 y 7 para los genotipos del polimorfismo CAPN-316 evaluado. Sin embargo, se observaron resultados significativos ( $p < 0.05$ ) para los rasgos de adhesividad en el día 14 y fuerza de corte de Warner-Bratzler en el día 21 de maduración (Tabla 11). Los hallazgos de este estudio demuestran que la carne que provienen de bovinos homocigotos recesivos (CC) producen carnes más tiernas respecto GG, y los resultados son soportados por los reportes de Corva et al. (2007), quienes reportaron valores de fuerza de corte inferiores en genotipos CC respecto a genotipos GG en carnes provenientes de bovinos cruzados de Angus con Hereford y Limousin con Hereford-Angus. En bovinos de raza Charolais, el alelo G del CAPN-316 se asocia con carnes más duras al aplicar la fuerza de corte Warner-Bratzler y puntuaciones de terneza más altas al 14<sup>vo</sup> día de maduración (Allais et al., 2011). Hasta el momento se conoce que la asociación del CAPN-316 con carnes más tiernas se debe al alelo C y este presenta un desequilibrio de ligamiento (asociación no aleatoria de alelos en dos o más loci o a la asociación que existe entre alelos que se encuentran ubicados muy cercanamente en un mismo segmento

cromosómico) más fuerte con el alelo de la terneza (Corva et al., 2007; Single y Thomson, 2016).

Tabla 11. Perfil de textura según los genotipos de CAPN-316<sup>‡</sup>

Tiempo de maduración	Genotipo	CAPN-316			<i>p-value</i>
		GG	GC	CC	
	N	78	0	22	100
0 días	Adhesividad (mJ)	141.4±13.8		178.8±28.9	0.218
	Cohesividad	0.97±0.03		0.89±0.06	0.182
	FCWB (N)	100.7±4.6		97.4±9.3	0.742
	Elasticidad (mm)	24.6±0.4		25.6±0.7	0.21
	Gomosidad (N)	89.2±4.3		104.2±9.8	0.123
	Masticabilidad (mJ)	2237.3±116.9		2665.9±242.6	0.096
7 días	Adhesividad (mJ)	217.7±22.9		230.6±51.4	0.801
	Cohesividad	1.3±0.1		1.1±0.03	0.288
	FCWB (N)	96.5±4.0		88.7±5.3	0.343
	Elasticidad (mm)	25.8±0.6		25.3±1.2	0.728
	Gomosidad (N)	94.2±3.4		86.1±6.5	0.322
	Masticabilidad (mJ)	2496.6±128.4		2300.8±268.4	0.487
14 días	Adhesividad (mJ)	145.0±16.2b		265.8±50.4 <sup>a</sup>	0.003**
	Cohesividad	1.1±0.03		1.1±0.06	0.457
	FCWB (N)	74.1±3.1		66.5±5.8	0.252
	Elasticidad (mm)	25.0±0.6		23.3±1.6	0.235
	Gomosidad (N)	73.7±2.9		66.0±6.1	0.228
	Masticabilidad (mJ)	1863.6±91.5		1624.4±238.0	0.265
21 días	Adhesividad (mJ)	134.2±15.5		188.3±39.6	0.214
	Cohesividad	1.2±0.07		1.3±0.09	0.728
	FCWB (N)	51.0±2.1 <sup>a</sup>		43.1±3.2b	0.045*
	Elasticidad (mm)	24.0±0.7		25.1±1.5	0.556
	Gomosidad (N)	52.7±2.0		48.6±3.3	0.304
	Masticabilidad (mJ)	1334.4±60.8		1261.2±134.9	0.624

<sup>‡</sup> Prueba T para muestras independientes, ab letras diferentes en cada fila indica diferencias entre genotipos, \* significativo al nivel de  $p < 0.05$ , \*\* significativo al nivel de  $p < 0.01$ . Los valores presentados son media  $\pm$  error estándar de la media.

### ***Genotipos de CAPN-530***

Los valores promedios de las variables que conforman el perfil de textura se detallan en la Tabla 12. El marcador CAPN-530 no evidenció efectos significativos ( $p > 0.05$ ) de los genotipos con las variables adhesividad, cohesividad, fuerza de corte de Warner-Bratzler, elasticidad, gomosidad y masticabilidad. En los reportes se indica que el alelo A o los genotipos AA y AG son los responsables de generar carnes más tiernas. Sin embargo, en este estudio no se observó ningún efecto, al igual que Carvalho y sus colaboradores no reportaron efectos significativos de los genotipos AA o AG en la terneza de la carne proveniente de bovinos raza Nellore y madurada a 7, 14 y 21 días (Carvalho et al., 2017) y los resultados de este estudio también son consistentes a los reportes de White et al.

(2005), quienes no hallaron efectos significativos entre el marcador CAPN-530 y la fuerza de corte en carne de bovinos cruzados entre *Bos Taurus* y *Bos indicus*. En bovinos de ascendencia cruzada de *Bos Taurus* (Angus, Hereford y Limousin) no reportaron genotipos AA pero observaron genotipos heterocigotos AG que presentaron efectos significativos para la fuerza de corte en la carne respecto a genotipos GG (Corva et al., 2007). En ese sentido, la población evaluada en este estudio presentaría sangre de bovinos *Bos indicus* y lo que indicaría que los productores lo podrían estar cruzando a sus animales criollos con otras razas y el marcador de CAPN-530 se vaya degradando paulatinamente.

Tabla 12. Perfil de textura según los genotipos de CAPN-530<sup>‡</sup>

Tiempo de maduración	Genotipo N	CAPN-530			p-value
		GG 68	GA 5	AA 27	
0 días	Adhesividad (mJ)	144.3±13.8	250.1±115.8	144.5±22.7	0.257
	Cohesividad	0.96±0.03	1.14±0.02	0.89±0.04	0.081
	FCWB (N)	98.8±5.1	78.3±5.5	106.9±7.9	0.421
	Elasticidad (mm)	24.8±0.4	25.5±1.8	24.9±0.6	0.943
	Gomosidad (N)	92.9±5.2	85.9±6.7	92.8±6.6	0.942
	Masticabilidad (mJ)	2342.6±141.0	2230.7±274.2	2322.4±169.9	0.972
7 días	Adhesividad (mJ)	241.8±27.3	203.9±103.0	170.2±30.4	0.339
	Cohesividad	1.3±0.1	1.1±0.1	1.2±0.1	0.838
	FCWB (N)	93.4±3.6	77.7±13.9	101.3±8.0	0.431
	Elasticidad (mm)	26.0±0.6	26.4±4.2	24.6±1.2	0.491
	Gomosidad (N)	93.5±4.1	80.2±12.5	92.0±6.8	0.723
	Masticabilidad (mJ)	2501.6±140.4	2289.6±633.3	2363.0±222.1	0.803
14 días	Adhesividad (mJ)	191.4±22.6	223.7±86.2	111.8±23.2	0.128
	Cohesividad	1.1±0.03	1.0±0.1	1.1±0.1	0.805
	FCWB (N)	71.1±3.2	73.6±12.2	75.3±5.9	0.735
	Elasticidad (mm)	24.8±0.7	24.7±3.7	24.4±1.1	0.96
	Gomosidad (N)	70.2±3.3	72.2±8.9	76.4±4.8	0.598
	Masticabilidad (mJ)	1810.2±110.0	1901.5±477.9	1796.2±158.6	0.956
21 días	Adhesividad (mJ)	156.2±19.3	135.4±60.6	122.5±24.9	0.659
	Cohesividad	1.3±0.1	1.2±0.1	1.2±0.1	0.665
	FCWB (N)	50.3±2.4	49.4±8.4	46.8±2.6	0.653
	Elasticidad (mm)	24.3±0.8	23.0±3.1	24.3±1.1	0.844
	Gomosidad (N)	51.1±2.0	56.4±8.4	52.5±3.4	0.76
	Masticabilidad (mJ)	1296.5±66.0	1405.1±347.6	1357.0±108.9	0.824

<sup>‡</sup> Comparaciones múltiples con la prueba de Duncan a 95% de confianza, \* significativo a  $p < 0.05$ , \*\* altamente significativo a  $p < 0.01$ . Los valores presentados son media  $\pm$  error estándar de la media.

Otros estudios reportaron asociaciones significativas del marcador CAPN-530 con la fuerza de corte (Page et al., 2002; Page et al., 2004; Chung et al., 2014). Sin embargo, aunque estas asociaciones reportadas anteriormente no se replicaron en este estudio, es

necesario indicar que la validación de los marcadores depende de la naturaleza específica de la población de bovinos examinados y posiblemente los antecedentes genéticos pueden influir en el tamaño del efecto de un polimorfismo (Gill et al., 2009).

### ***Genotipos de CAST-2959***

El análisis del perfil de textura según genotipos del marcador CAST-2959 demostró significancia ( $p < 0.05$ ) para la fuerza de corte de Warner-Bratzler en los 14 y 21 días de maduración (Tabla 13). Los animales con genotipo GG presentaron fuerza de corte más alto que los bovinos con genotipo AA o AG. La diferencia de los promedios de fuerza de corte entre el genotipo GG y GA, GG y AA, GA y AA en el día 14 de maduración fue de 9.90 N, 18.50 N y 8.60 N, respectivamente; y para el día 21, las diferencias entre genotipos GG y GA, GG y AA, GA y AA fue de 10.60 N, 12.50 N y 1.90 N, respectivamente. En bovinos F1 de razas productoras de carne como Angus, Hereford, cruce de Limousin con Luxi, cruce de Charolais con Fuzhou, cruce de Simmental con Jinnan, cruce de Simmental con Mongol, Luxi, Jinnan y Quinchuan determinaron un efecto similar al de este estudio, sus análisis indican que los animales con genotipo GG (50.33 N) tienen fuerza de corte de Warner-Bratzler en el día 7 de maduración significativamente más alto que bovinos con genotipo GA (39.34 N) o AA (39.04 N) y sus diferencias entre el genotipo GG y GA, GG y AA, GA y AA son de 10.99 N, 11.28 N y 0.29 N, respectivamente (Li et al., 2010). En bovinos cruzados Jersey con Limousin, Angus y Herefords, la fuerza de corte de la carne entre genotipos muestra diferencias significativas. La carne de bovinos con genotipo AG presenta mayor fuerza de corte respecto a carne de bovinos con genotipo AA (Morris et al., 2006). Además, Casas et al. (2006) encontraron diferencias significativas entre este marcador y la terneza medida al día 14 por un grupo de panelistas y por fuerza de corte de Warner-Bratzler en poblaciones de bovinos *Bos taurus*, *Bos taurus* con influencia de *Bos indicus* y *Bos indicus*. La carne procedente de bovinos de raza Nellore, cruce de Angus con Nellore (1/2 de cada raza), Canchim (5/8 de *Bos taurus* y 3/8 de *Bos indicus*), cruces de tres vías de Brangus (9/16 de *B. taurus* y 7/16 de *B. indicus*) y cruces de tres vías de Braunvieh (3/4 de *B. taurus* y 1/4 de *B. indicus*) presentan diferencias significativas al día 14 para la fuerza de corte de Warner-Bratzler, siendo los genotipos AA (33.94 N) con menor fuerza de corte respecto a genotipos AG (38.06 N) (Curi et al., 2009). Las diferencias no encontradas para la fuerza

de corte al día 0, 7 y 14 en este estudio podría deberse a la no degradación de la calpastatina, ya que, la calpastatina se degrada casi completamente pasado los 7 días *post mortem*, logrando descender su actividad hasta 20 o 30% del nivel original de inhibición de las calpaínas (Boehm et al., 1998; Rhee et al., 2006). Por lo tanto, la concentración de calpastatina en las primeras horas *post mortem* del bovino es un factor importante que afecta a la suavidad de la carne (Sensky et al., 2001). En este estudio no determinamos la concentración de la calpastatina en la carne de los bovinos criollos por lo que en estudios a futuro se podrían realizar con el fin de corroborar la actividad inhibitoria de la calpastatina respecto a las calpaínas que permitiría dar respuesta a la hipótesis antes planteada. Además, basado en los reportes actuales, nos dan indicios sobre la existencia de genotipos del gen CAST que se asocian con carnes más tiernas. Desafortunadamente, la ubicación de los polimorfismos que se relacionan con carnes tiernas están en el extremo 3' no traducido y no se conocen si son funcionales o podrían estar en desequilibrio de ligamiento con polimorfismos que aún no se conocen (Motter et al., 2009). Por tal motivo, se requieren mayores estudios para poder identificar con mayor certeza las razones que justifiquen las diferencias encontradas durante el proceso proteolítico *post mortem* y que nos permitan identificar el genotipo relacionado a cada polimorfismo, la expresión génica y la actividad enzimática (Motter et al., 2009).

Los resultados encontrados en este estudio podrían ser de utilidad para mejorar la calidad de carne de los bovinos criollos en la región Amazonas; sin embargo, el estudio de las concentraciones de calpastatinas en la carne de estos bovinos criollos son necesarios para la validación de la elección de los animales con aptitudes de producir carnes más tiernas. Por otro lado, el mejoramiento implica inversión para los productores y la utilidad de obtener carnes más tiernas dependerá de un mercado que tenga la capacidad de pagar por obtener carnes con mejor terneza en comparación con bovinos que ingresan a los centros de beneficio sin ninguna garantía de carne con terneza (Morris et al., 2006). En ese sentido, el uso de este marcador para identificar a los bovinos con potencial de producir carnes más tiernas y reproducirlos es un reto de importancia social, económica y sostenible para la región, ya que, se podría producir carnes con fines de exportación logrando emparentar entre bovinos criollos productores de carne y a emparentar los bovinos criollos productores de carne tierna con bovinos de otras razas europeas o americanas (Holstein, Jersey, Angus, entre otras) para lograr una F1 o F2 productoras de

carne con altos estándares de calidad, teniendo adecuados registros para evitar la degradación genética de la raza local.

Tabla 13. Perfil de textura según los genotipos de CAST-2959<sup>‡</sup>.

Tiempo de maduración	Genotipo	CAST-2959			<i>p-value</i>
		AA	AG	GG	
	N	74	18	8	100
0 días	Adhesividad (mJ)	160.8±16.1	117.5±16.4	119.0±26.2	0.450
	Cohesividad	0.95±0.03	1.03±0.07	0.82±0.92	0.115
	FCWB (N)	96.8±4.8	109.1±8.5	109.2±17.6	0.534
	Elasticidad (mm)	25.1±0.4	24.4±0.9	23.5±1.2	0.412
	Gomosidad (N)	92.0±4.9	96.9±8.7	88.0±12.6	0.864
	Masticabilidad (mJ)	2340.4±131.6	2411.0±228.2	2071.2±198.8	0.754
7 días	Adhesividad (mJ)	233.0±25.8	195.6±44.5	161.6±43.3	0.590
	Cohesividad	1.3±0.1	1.2±0.1	1.1±0.03	0.807
	FCWB (N)	90.6±3.8	104.0±9.3	112.9±8.5	0.129
	Elasticidad (mm)	26.1±0.6	23.8±1.4	26.1±0.6	0.266
	Gomosidad (N)	91.1±3.6	89.4±10.2	111.3±11.7	0.265
	Masticabilidad (mJ)	2438.4±128.6	2299.4±336.5	2940.4±346.8	0.415
14 días	Adhesividad (mJ)	179.5±21.2	172.4±40.6	96.5±15.2	0.536
	Cohesividad	1.1±0.02	1.0±0.1	1.0±0.1	0.086
	FCWB (N)	68.4±2.7b	77.0±8.2b	86.9±2.7a	0.029*
	Elasticidad (mm)	24.8±0.7	23.5±1.0	25.7±1.9	0.619
	Gomosidad (N)	70.4±2.7	78.0±8.5	73.5±10.6	0.552
	Masticabilidad (mJ)	1792.6±99.3	1807.6±236.1	1989.1±349.5	0.829
21 días	Adhesividad (mJ)	146.5±17.3	177.2±41.9	72.0±5.4	0.283
	Cohesividad	1.3±0.05	1.2±0.3	1.3±0.1	0.846
	FCWB (N)	46.9±1.9b	48.8±2.8b	59.4±5.7a	0.030*
	Elasticidad (mm)	24.6±0.8	22.3±1.4	25.9±0.5	0.28
	Gomosidad (N)	51.2±1.8	49.3±5.2	62.2±6.3	0.185
	Masticabilidad (mJ)	1285.1±64.9	1321.0±134.5	1619.2±171.5	0.277

<sup>‡</sup> Comparaciones múltiples con la prueba de Duncan a 95% de confianza, \* significativo a  $p < 0.05$ , \*\* altamente significativo a  $p < 0.01$ . Los valores presentados son media ± error estándar de la media.

En la Tabla 14 se detalla el efecto de la interacción del genotipo y la procedencia en la calidad cárnica de bovinos criollos. No se encontraron diferencias en la mayoría de indicadores evaluados, sin embargo, si se observaron diferencias en el peso vivo, pH, pérdida de agua en la cocción, pérdida de agua por goteo, adhesividad, cohesividad, elasticidad, gomosidad y masticabilidad.

El peso vivo varió entre genotipos y procedencia ( $p < 0.05$ ), bovinos criollos procedentes de Pipus y con genotipo AA y GG del polimorfismo CAST-2959 muestran superioridad en peso vivo antes del beneficio respecto a bovinos de genotipo AG. En las otras procedencias y genotipos de los polimorfismos CAPN-316 (Anexo 3) y CAPN-530

(Anexo 2) no se observaron diferencias estadísticas significativas (Tabla 14). Bovinos procedentes de Pomacochas y con genotipo GG del polimorfismo CAST-2959 producen carnes con pH más alto (7.00) respecto a genotipos AA (5.82) y AG (5.71) en el primer día de maduración y en los otros días no se observó diferencias de la interacción de genotipos con procedencias. En el día 14 de maduración de la carne, al analizar la interacción de la procedencia con los genotipos del polimorfismo CAPN-530 se observaron diferencias. La carne de bovinos procedentes de Yerba Buena con genotipo AA registran mayor pH respecto a los otros genotipos.

Se registró mayor pérdida de agua por cocción en carnes de bovinos procedentes de Pipus y Pomacochas. La carne de bovinos de Pipus con genotipo GA del polimorfismo CAPN-530 pierde más agua en el día 0 de maduración respecto a los genotipos AA y GG, y la carne de bovinos de Pomacochas con genotipo GG del mismo polimorfismo pierde mayor cantidad de agua en el proceso de cocción. Sin embargo, en el día 14 y 21 de maduración, se mostró mayor pérdida de agua en carnes de bovinos procedentes de Yerba Buena con genotipo AA respecto a genotipo GG del polimorfismo CAPN-530 (Anexo 2). Las pérdidas de agua por goteo se registró mayor volumen en carnes de bovinos con genotipo GA del SNP CAPN-530 y provenientes de Molinopampa respecto a genotipos homocigotos.

Al determinar el perfil de textura de la carne según la interacción de genotipo con procedencia, se mostró diferencias en adhesividad en el día 0, siendo las carnes de bovinos de Yerba Buena y con genotipo GA las que mostraron mayor adhesividad respecto a GG y AA del SNP CAPN-530. Sin embargo, en el día 14 de maduración la carne de bovino procedente de Cheto y Molinopampa y con genotipo CC del SNP CAPN-316 se registró mayor adhesividad respecto a carnes con genotipo GG (Anexo 3). La carne de bovinos de Cheto y con genotipo GG y AA del SNP CAST-2959 mostraron menor cohesividad respecto a genotipo GA en el día 21 de maduración de la carne. En carnes de bovinos de Yerba Buena y Pipus se mostró mayor elasticidad en genotipos AA y GG respecto AG del SNP CAST-2959 en el día 7 de maduración. La carne madurada hasta el día 14 de bovinos de Cheto y Taupa con genotipo AA y GG muestran menor gomosidad respecto a carnes de bovinos heterocigotos. Además, la carne de bovinos provenientes de Cheto con genotipo AA registraron menores valores de masticabilidad respecto a carne de bovinos con genotipo AG del SNP CAST-2959 (Tabla 14 y Anexo 4).

Tabla 14. Efecto de interacción de procedencia\*genotipos de regiones secuenciadas de genes sobre indicadores productivos, fisicoquímicos y perfil de textura de carne.‡

Variable	Procedencia*genotipo	Procedencia*genotipo	Procedencia*genotipo
	CAPN-530	CAPN-316	CAST-2959
Peso Vivo (kg)	0.235	0.469	0.040*
Peso carcasa (kg)	0.573	0.305	0.099
Rend. Carcasa (%)	0.887	0.341	0.396
pH-0d	0.284	0.249	0.108
pH-1d	0.512	0.264	0.000*
pH-2d	0.477	0.589	0.862
pH-7d	0.346	0.929	0.956
pH-14d	0.042*	0.983	0.817
pH-21d	0.699	0.574	0.971
L*	0.424	0.508	0.087
a*	0.489	0.066	0.653
b*	0.331	0.378	0.570
C*	0.485	0.075	0.720
H*	0.241	0.504	0.283
PAPC-0d (%)	0.000*	0.421	0.688
PAPC-1d (%)	0.390	0.823	0.860
PAPC-2d (%)	0.246	0.727	0.692
PAPC-7d (%)	0.485	0.848	0.766
PAPC-14d (%)	0.009*	0.089	0.855
PAPC-21d (%)	0.002*	0.129	0.500
PAPG-1d (%)	0.868	0.088	0.569
PAPG-2d (%)	0.000*	0.339	0.517
Humedad-1d (%)	0.681	0.441	0.743
Humedad-2d (%)	0.961	0.418	0.626
Adhesividad-0d (mJ)	0.026*	0.851	0.965
Adhesividad-7d (mJ)	0.234	0.207	0.666
Adhesividad-14d (mJ)	0.596	0.003*	0.588
Adhesividad-21d (mJ)	0.621	0.223	0.610
Cohesividad-0d	0.974	0.460	0.079
Cohesividad-7d	0.998	0.993	0.858
Cohesividad-14d	0.429	0.858	0.949
Cohesividad-21d	0.998	0.566	0.019*
FCWB-0d (N)	0.287	0.825	0.688
FCWB-7d (N)	0.261	0.714	0.449
FCWB-14d (N)	0.489	0.791	0.394
FCWB-21d (N)	0.735	0.861	0.865
Elasticidad-0d (mm)	0.208	0.871	0.328
Elasticidad-7d (mm)	0.018*	0.955	0.003*
Elasticidad-14d (mm)	0.417	0.088	0.371
Elasticidad-21d (mm)	0.532	0.260	0.811
Gomosidad-0d (N)	0.213	0.013*	0.596
Gomosidad-7d (N)	0.674	0.784	0.099
Gomosidad-14d (N)	0.700	0.380	0.050*
Gomosidad-21d (N)	0.529	0.669	0.502
Masticabilidad-0d (mJ)	0.354	0.084	0.809
Masticabilidad-7d (mJ)	0.225	0.714	0.048*
Masticabilidad-14d (mJ)	0.770	0.678	0.230
Masticabilidad-21d (mJ)	0.671	0.473	0.598

‡ Comparaciones múltiples con la prueba de Bonferroni a 95% de confianza, \* significativo a  $p < 0.05$ , ab: letras diferentes representa significancia para el rasgo evaluado entre procedencias.

### **3.3. Identificación de los polimorfismos inter-específicos de los genes CAPN, CAST y HSPs de bovino criollo de la región Amazonas.**

#### **3.3.1. Gen CAPN1**

Para la identificación de polimorfismos de nucleótidos simple (SNPs), el fragmento de 628 pb se alineó con el gen CAPN1 (*Bos taurus* calpain 1, Gen Bank Id AF252504) tomado del Centro Nacional de Información Biotecnológica (*National Center for Biotechnology Information* o NCBI por sus siglas del inglés). En la región secuenciada se encontraron 21 haplotipos y 25 SNP (Tabla 15). Los haplotipos con mayor frecuencia fueron el 1 con 68% en la población de bovinos, el haplotipo 4, 5, 12 y 16 se encontró en el 2%, el haplotipo 6 se registró en el 4% de los bovinos, el haplotipo 13 en el 6% y los otros haplotipos solo se encontró en el 1% de la población. El haplotipo 1 se caracteriza por presentar cambio de nucleótido en T5392C, T5458C, G5680C, A5688G, C5709G, T5823C y C5901A. El haplotipo 6 se encontró en el 4% de los bovinos y presenta cambio de nucleótido T5392C, T5823C y C5901A. El haplotipo 13 se encontró en 6% de la población con C5372T, C5383A, C5402T, C5404T, C5537T, C5709G, C5788T, T5823C y C5906A.

Se encontraron 25 polimorfismos de nucleótido simple en la población de bovinos criollos de la región Amazonas. Los polimorfismos con menor frecuencia (1% en la población) fueron G5293T, G5294T, C5361A, T5403C, A5445C, T5823C, G5906A y G5918T. El polimorfismo 4 se encontró en 18% de la población y se caracteriza por el cambio de citocina por timina en la base 5372. El polimorfismo 5 se registró en 10% de los bovinos estudiados y cambia citocina por adenina en la base nucleotídica 5383. El polimorfismo 6 se encuentra en la base 5392 cambiando timina por citocina y estuvo en el 19% de los animales. El polimorfismo 7 se encontró en el 17% de la población y se caracteriza por el cambio de citosina por timina en la base 5402. El polimorfismo 9 presenta un cambio de citocina por timina en la base 5404 y estuvo presente en el 20% de a población. El haplotipo 11 se caracteriza por el cambio de citosina por timina en la base nucleotídica 5447 y se registró en el 8% de los bovinos estudiados. El polimorfismo 12 se encontró en la base 5458 al cambiar timina por citocina y estuvo en el 75% de la población. El polimorfismo 13 se caracteriza por cambiar citocina por timina en la base 5463 y se registró en el 20% de la población estudiada. El polimorfismo 14 se encontró en la base 5529 al cambiar citocina por timina y se registró en el 10% de la población. El

polimorfismo 15 se encontró en el 13% y cambia de citocina por guanina en la base 5534. El polimorfismo 16 se encontró en el 23% de la población y se caracteriza por el cambio de citocina por timina en la base 5537. El polimorfismo 17 se basó en el cambio de guanina por citocina en la base 5680 y se encontró en el 71% de la población. El polimorfismo 18 se encontró en 70% de la población y se caracteriza por adenina por guanina en la base 5688. El polimorfismo 19 se encuentra en la base 5709 al cambiar de citocina por guanina y se encuentra en el 78% de la población. El polimorfismo 20 se encontró en el 5% de la población, se encuentra en la base 5764 y se cambia de citocina por timina. El polimorfismo 21 se caracteriza por el cambio de citocina por timina en la base 5788 y se encuentra en el 18%. El polimorfismo 23 se encontró en el 99% de la población y se caracteriza por cambiar citocina por adenina en la base 5901. El polimorfismo 19 de este estudio que se observa en la base 5709 (CAPN-316) ya fue reportado anteriormente (Page et al., 2002; Page et al., 2004), se ubica en el exón 9 (Gen Bank Id AF252504) y se da por el cambio de citocina por guanina, donde el alelo C codifica al aminoácido alanina y el alelo G codifica al aminoácido glicina en la base aminoacídica 316 (Page et al., 2004). Este polimorfismo también se observó en bovinos de raza Brahman (Casas et al., 2005), en bovinos Nellore (Pinto et al., 2010), en bovinos cruzados de Jersey con Limousin, Angus y Hereford cruzados (Morris et al., 2006) y en bovinos cruzados Angus con Hereford y Limousin con Hereford (Corva et al., 2007).

Tabla 15. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAPN1 (CAPN-316)

Haplotipo	Polimorfismo de nucleótido simple (pb)																									Frec. H (%)
	Exón 8		Intrón 8															Exón 9		Intrón 9		Exón 10				
	5293	5294	5361	5372	5383	5392	5402	5403	5404	5445	5447	5458	5463	5529	5534	5537	5680	5688	5709	5764	5788	5823	5901	5906	5918	
Referencia *	G	G	C	C	C	T	C	T	C	A	C	T	C	C	C	C	G	A	C	C	C	T	C	G	G	
Hap_1	G	G	C	C	C	C	C	T	C	A	C	C	C	C	C	C	G	G	C	C	C	C	A	G	G	68%
Hap_2	T	T	C	C	C	C	T	C	A	C	C	C	C	C	C	C	G	G	C	C	C	A	G	G	1%	
Hap_3	G	G	C	T	C	T	C	T	T	A	T	T	T	C	C	T	G	A	C	T	C	C	A	G	G	1%
Hap_4	G	G	C	C	C	C	C	T	C	A	T	T	C	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	G	G	2%
Hap_5	G	G	C	T	C	T	T	T	T	A	T	T	T	C	C	T	G	A	C	T	T	C	A	G	G	2%
Hap_6	G	G	C	C	C	C	T	C	A	C	T	C	C	C	C	G	A	C	C	C	C	A	G	G	4%	
Hap_7	G	G	C	C	C	C	T	C	A	T	T	C	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	G	G	1%	
Hap_8	G	G	C	C	C	C	T	T	A	C	T	T	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	G	G	1%	
Hap_9	G	G	C	T	C	T	T	T	A	C	T	T	T	C	T	G	A	C	C	T	C	A	G	G	1%	
Hap_10	G	G	C	T	A	T	T	T	A	C	T	T	C	G	T	G	A	C	C	T	C	A	G	G	1%	
Hap_11	G	G	C	T	A	T	T	T	A	C	C	T	C	G	T	G	A	C	C	T	C	A	G	G	1%	
Hap_12	G	G	C	T	C	T	T	T	A	C	T	T	T	G	T	G	A	C	C	T	C	A	G	G	2%	
Hap_13	G	G	C	T	A	T	T	T	A	C	T	T	T	G	T	G	A	G	C	T	C	A	G	G	6%	
Hap_14	G	G	C	T	A	T	T	T	A	C	T	T	T	G	T	G	A	C	C	T	C	A	G	G	1%	
Hap_15	G	G	C	T	A	T	T	T	A	C	T	T	T	C	G	T	G	A	G	C	T	C	A	G	G	1%
Hap_16	G	G	C	C	C	C	C	T	C	A	C	C	C	C	C	G	A	C	C	C	C	A	G	G	2%	
Hap_17	G	G	C	C	C	C	T	C	A	C	C	C	C	C	C	G	A	G	C	C	C	A	G	G	1%	
Hap_18	G	G	C	C	C	T	C	T	C	C	T	C	T	C	G	A	C	T	T	C	A	G	G	G	1%	
Hap_19	G	G	C	T	C	T	T	T	A	C	C	T	C	G	T	G	A	G	C	T	C	A	G	G	1%	
Hap_20	G	G	C	T	C	T	T	T	A	T	T	T	C	C	T	C	A	C	T	T	C	A	G	G	1%	
Hap_21	G	G	A	C	C	C	C	C	A	C	T	C	C	C	C	G	G	C	C	C	T	C	A	T	1%	
Frec. SNPs (%)	1	1	1	18	10	19	17	1	20	1	8	75	20	10	13	23	71	70	78	5	18	1	99	1	1	
SNPs	G/T	G/T	C/A	C/T	C/A	T/C	C/T	T/C	C/T	A/C	C/T	T/C	C/T	C/T	C/G	C/T	G/C	A/G	C/G	C/T	C/T	T/C	C/A	G/A	G/T	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	

\* Gen Bank Id AF252504, Frec. H: frecuencia de haplotipos, Hap\_1,2, ...21: Número de haplotipo, Frec. SNPs: frecuencia de polimorfismos de nucleótido simple, SNPs: cambio de base nucleotídica que genera un nuevo polimorfismo y el número de polimorfismo.

En la región de 482 pb secuenciada en este estudio (AF248054\_CAPN1), se encontraron 50 sitios polimórficos y 22 haplotipos (Tabla 16). El haplotipo 1 presenta cambio de G4558A y G4627A, y se encontró en el 2% de la población de la población. El haplotipo 2 se encontró en el 1% de los bovinos y se caracteriza por cambiar C4488T y C4506G. El haplotipo 3 se encontró en el 1% de la población y presenta cambio de T4443A, G4444A, A4445G, T4447A, G4449A, C4488G, T4490A y T4491A. El haplotipo 4 se caracteriza por cambiar T4443A, G4444A, T4447A, A4448T, G4449A y C4685T, y se encontró en el 1%. El haplotipo 5 se encontró en el 6% de los bovinos evaluados y cambia G4627A. El haplotipo 6 se encontró en el 9% de la población y se caracteriza por presentar cambios en C4685T. El haplotipo 7 se encontró en 32% de la población y presenta al igual que la secuencia de referencia. El haplotipo 8 se encontró en 13% de los bovinos C4506G y G4558A. El haplotipo 9 se encontró en 1% de los bovinos y presentan cambio de C4488G, T4490A, T4491A, T4494A y C4506G. El haplotipo 10 se encontró en el 12% de y se presentan cambio de nucleótido en G4558A. El haplotipo 11 se encontró en el 7% de los bovinos y presenta cambio en C4685T. El haplotipo 12 se observó en el

5% de los bovinos y se caracteriza por cambiar C4506G y G4558A. El haplotipo 13 se observó en el 1% de los bovinos y presenta cambios en C4506G, C4546A, C4560A y C4636G. El haplotipo 14 se observó en el 1% de la población y presenta cambio de T4457A, C4460A y C4506G. El haplotipo 15 se encontró en el 1% de la población y cambia en C4400G, C4407G, C4410T, C4418G, C4460T, C4506G, A4531G, C4546A, T4559G, A4562C, G4563A, G4564A, C4565T, C4575G, A4577G, C4578G, C4611G, C4630G, G4634T, C4636G, C4642A, G4661C y T4715A. El haplotipo 16 se encontró en el 1% y se caracteriza por cambiar C4400G, C4407G, C4410T, C4418G, C4460T, C4506G, A4531G, C4546A, T4559G, A4562C, G4563A, G4564A, C4565T, C4575G, A4577G, C4578G, C4611G, C4630G, C4636G, C4642A, G4661C y T4715A. El haplotipo 17 se encontró en el 1% de la población y presenta cambios en C4685T y T4841G. El haplotipo 18 se observó en el 1% de los bovinos y presenta cambios en C4488G, T4490A, T4491A y C4506G. El haplotipo 19 se observó en el 1% de los bovinos y presenta cambios de C4685T, C4842G y A4843G. El haplotipo 20 se observó en el 1% de la población y se caracteriza por presentar cambio en C4506G, C4842A y C4844G. El haplotipo 21 se caracteriza por cambiar C4400G, C4407G, C4410T, C4418G, C4430G, C4460T, C4506G, A4531G, C4546A, T4559G, A4562C, G4564A, C4565T, C4575G, A4577G, C4578G, C4611G, C4630G, G4634T, C4636G, C4642A, G4661C y T4715A, y se encontró en el 1% de los bovinos. El haplotipo 22 se caracteriza por cambiar A4452G, C4488T, G4661C, G4749C, G4751C y T4830G y se observó en el 1% de la población estudiada.

Se encontraron 50 polimorfismos de nucleótido simple (SNPs), de los cuales, 16 de ellos presentaron una frecuencia solo del 1% en la población. Siete SNPs se observaron en el 2% de la población y 18 SNPs se encontraron en el 3%; de los 18 SNPs, 4 de ellos se observaron dentro del exón 13, en las posiciones 4400, 4407, 4410 y 4418, cambiando de base citocina por guanina y citocina por timina. Los SNPs 14, 21, 36 y 39 se observaron en el 4% de la población y se caracterizaron por cambiar citocina por adenina en las bases 4460 y 4546, citocina por guanina en la base 4636 y guanina por citocina en la base 4661, el SNPs se observa en el exón 14. El 5% de la población presentó el polimorfismo 15 que se basa en el cambio de citocina por guanina o timina en la base 4488. El polimorfismo 33 se caracteriza por presentar cambio en la base nucleotídica 4627 de guanina por adenina y se encontró en el 8% de la población. El SNP 40 se da por el cambio de citocina por timina en la base 4685 y se observó en el 19% de la población. El polimorfismo 19

que se observó en el 27% de la población analizada se basa en el cambio de citocina por guanina en la base 4506. Finalmente, el polimorfismo 22 con mayor frecuencia (32%) en la población y consta del cambio de guanina por adenina en la base 4558. Este último polimorfismo (22) fue reportado en estudios previos como CAPN-530 por cambiar el aminoácido 530 valina por isoleucina (Allais et al., 2011; Corva et al., 2007; Costello et al., 2007; Page et al., 2002; Page et al., 2004) por el intercambio de guanina por adenina en la base 4558 en el exón 14 del gen CAPN1 (White et al., 2005). El polimorfismo CAPN-530 fue observado y confirmado en razas de bovinos como Simmental eslovaco (Gábor et al., 2012), Hereford, Brahman y cruces de 3/8 Brahman con 5/8 Hereford (Iglesias et al., 2011), Simmental checo (Tothová et al., 2016), Nellore (Pinto et al., 2010).

Tabla 16. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAPN1 (CAPN-530)

Haplotipo	Polimorfismo de nucleótido simple (pb)																									Frec. H (%)																										
	Exón 13				Intrón 13						Exón 14					Intrón 14																																				
Referencia*	4400	4407	4410	4418	4430	4443	4444	4445	4447	4448	4449	4452	4457	4460	4488	4490	4491	4494	4506	4531	4546	4558	4559	4560	4562	4563	4564	4575	4577	4578	4611	4627	4630	4634	4636	4639	4642	4661	4685	4715	4739	4749	4751	4830	4841	4842	4843	4844	4856			
Hap_1	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_2	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	T	T	T	T	G	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_3	C	C	C	C	C	A	A	G	A	A	A	A	T	C	G	A	A	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_4	C	C	C	C	C	A	A	A	A	T	A	T	C	C	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_5	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_6	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	T	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_7	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_8	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	G	A	C	R	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_9	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	G	A	A	A	G	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_10	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	T	T	T	T	T	C	A	C	R	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_11	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_12	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	G	A	C	R	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_13	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	G	A	A	G	T	A	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T
Hap_14	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	A	A	C	T	T	T	T	G	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T	
Hap_15	G	G	T	G	C	T	G	A	T	A	G	A	T	T	C	T	T	T	T	G	T	A	G	G	C	C	A	A	T	G	G	G	G	G	T	G	G	A	C	C	A	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_16	G	G	T	G	C	T	G	A	T	A	G	A	T	T	C	T	T	T	T	G	T	A	G	G	C	C	A	A	T	G	G	G	G	G	G	A	C	C	A	T	G	G	T	T	C	A	C	T				
Hap_17	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	G	G	C	T	
Hap_18	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	G	A	A	T	G	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_19	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	T	G	G	T	T	G	G	C	T
Hap_20	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	A	T	C	C	T	T	T	T	G	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	G	C	T	T	G	G	T	T	A	A	G	T	
Hap_21	G	T	G	G	T	G	A	T	A	G	A	T	T	C	T	T	T	T	T	G	T	A	G	G	C	C	G	A	G	T	G	G	G	G	T	G	T	A	C	C	A	T	G	G	T	T	C	A	C	T		
Hap_22	C	C	C	C	C	T	G	A	T	A	G	G	T	C	T	T	T	T	T	T	C	A	C	G	T	C	A	G	G	C	C	A	C	C	G	C	G	C	G	C	C	T	T	G	C	G	T	C	A	C	A	
Frec. SNPs (%)	3	3	3	3	1	2	2	1	2	1	2	1	1	4	5	3	3	1	27	3	4	32	3	1	3	2	3	3	3	3	3	3	8	3	2	4	1	3	4	19	3	1	1	1	1	1	2	1	1			
SNPs	C/	C/	C/	C/	T/	G/	A/	T/	A/	G/	A/	T/	C/	C/	T/	T/	T/	C/	A/	C/	G/	T/	C/	A/	G/	G/	C/	C/	A/	C/	C/	G/	C/	G/	C/	G/	C/	G/	C/	T/	T/	G/	G/	T/	C/	A/	C/	T/				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50		

\* Gen Bank Id AF248054, Frec. H: frecuencia de haplotipos, Hap\_1,2, ...22: Número de haplotipo, Frec. SNPs: frecuencia de polimorfismos de nucleótido simple, SNPs: cambio de base nucleotídica que genera un nuevo polimorfismo y el número de polimorfismo.

### 3.3.2. Gen CAST

En la región secuenciada 125 pb del gen CAST (AF159246\_Gen CAST), se encontró 8 haplotipos diferentes, el primer haplotipo se presentó en 5% de la población estudiada

con cambios de nucleótidos T2894G. El segundo haplotipo se presentó en 17% de la población con un cambio de nucleótido T2894G y C2987T. El tercer haplotipo se encontró en 13% de la población con cambio de nucleótido T2894G y C2987T. El cuarto haplotipo se encontró en 8% de los bovinos con cambios en las bases nucleotídicas T2894G, G2959A y C2987T. El quinto haplotipo solo se encontró en el 1% de los bovinos y se caracteriza por los cambios de nucleótidos T2894G y G3000T. El sexto haplotipo se encontró en el 54% de los bovinos y presenta los cambios de bases nitrogenadas en T2894G. El séptimo haplotipo se encontró en el 1% de la población estudiada, presentando el cambio de nucleótido T2925C y el octavo haplotipo se encontró en el 1% de la población con cambio de nucleótido T2894G, G2955T y G2956C (Tabla 17).

En este estudio se caracterizó la variación de nucleótidos del gen CAST bovino para identificar marcadores que regulan la calidad de la carne y se encontraron 7 polimorfismos de nucleótido simple (SNPs) en la región secuenciada (125 pb según la secuencia de Gen Bank Id AF159246). El SNP 1 se encontró en 99% de la población de los bovinos y se caracteriza por el cambio de timina por guanina en la base 2894. El SNPs 2 se identifica por el cambio de timina por citocina en la base 2925 y solo se encontró en el 1% de la población. El SNP 3 se caracteriza por el cambio de guanina por timina en la base nucleotídica 2955 con una frecuencia del 1% en la población. El SNP 4 se encontró en 1% de los bovinos estudiados y cambia guanina por adenina en la base 2956. El SNP 5 ya fue reportado previamente (Barendse, 2002; Allais et al., 2011) y consta de un cambio de guanina por adenina en la base 2959, el cual en este estudio se encontró una frecuencia del 8% y 18% de bovinos heterocigotos. El SNP 6 se encontró en el 35% de los bovinos evaluados y presenta un cambio de nucleótido citocina por timina en la base 2987. El SNP 7 se encontró en el 1% de la población estudiada y cambia la base nucleotídica guanina por timina en la base 3000. El polimorfismo 2959 (identificado en este estudio como SNP 5) se encuentra en la región 3' UTR de la secuencia del gen CAST bovino (Gen Bank Id AF159246) y fue reportado en bovinos cruzados Limousin con Luxi, Charolais con Fuzhou, Simmental con Jinnan, Simmental con Mongolian y razas puras como la Qinchuan, Luxi, Jinnan, Angus y Hereford (Li et al., 2010) y en razas españolas como Parda de Montaña y Pirenaica (Calvo et al., 2014).

Tabla 17. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen CAST (CAST-2959)

Haplotipos	Polimorfismos de nucleótido simple (pb)								Frec. H (%)				
	2894	...	2925	...	2955	2956	...	2959		...	2987	...	3000
Referencia *	G		C		T	C		A		T		T	5
Hap_1	T		C		T	C		R		T		T	5
Hap_2	T		C		T	C		A		C		T	17
Hap_3	T		C		T	C		R		C		T	13
Hap_4	T		C		T	C		G		C		T	8
Hap_5	T		C		T	C		A		T		G	1
Hap_6	T		C		T	C		A		T		T	54
Hap_7	G		T		T	C		A		T		T	1
Hap_8	T		C		G	G		A		T		T	1
Frec. SNPs (%)	99		1		1	1		8-18		38		1	
SNPs	G/T		C/T		T/G	C/G		A/G		T/C		T/G	
	1		2		3	4		5		6		7	

\* Gen Bank Id AF159246, Frec. H: frecuencia de haplotipos, Hap\_1,2, ...8: Número de haplotipo, Frec. SNPs: frecuencia de polimorfismos de nucleótido simple, SNPs: cambio de base nucleotídica que genera un nuevo polimorfismo de nucleótido simple, (18R): bovino heterocigoto.

### 3.3.3. Gen HSPB1

En la Tabla 18 se detallan los diferentes haplotipos y polimorfismos de nucleótidos simple identificados en la región secuenciada de 182 pb del gen HSPB1. Se encontró 8 haplotipos diferentes, el primer haplotipo presento una frecuencia del 93% y los 7 haplotipos restantes solo mostraron el 1% cada uno. En el haplotipo 1 se observó el cambio del nucleótido C593G. El haplotipo 2 se caracteriza por cambiar en dos posiciones como es C593G y T708C. En el haplotipo 3 se observa el cambio de C593G, G610T y A611T. En el haplotipo 4 existe el cambio de nucleótidos en las bases C593G y T635A. El haplotipo 5 se caracteriza por presentar cuatro cambios de nucleótidos como son C593G, C641T, A644G, G645A y G699A. El haplotipo 6 presenta cambio de nucleótido en C593G y T707C. El haplotipo 7 se caracteriza por presentar cambios en C593G y A689G, y el haplotipo 8 se caracteriza por cambiar C593G y G723A.

En la región secuenciada del gen HSPB1 se encontraron 11 sitios polimórficos, siendo el primero con mayor frecuencia (100% de la población) y los otros 10 polimorfismos solo se encontraron en el 1% de la población de bovinos.

Tabla 18. Diversidad de haplotipos y SNPs en la región secuenciada del gen HSPB1 (Hsp27)

Haplotipos	Polimorfismos de nucleótido simple												Frec. H (%)
	593	610	611	635	641	644	645	689	699	707	708	723	
Referencia*	C	G	A	T	C	A	G	A	G	T	T	G	
Hap_1	G	G	A	T	C	A	G	A	G	T	T	G	93
Hap_2	G	G	A	T	C	A	G	A	G	T	C	G	1
Hap_3	G	T	T	T	C	A	G	A	G	T	T	G	1
Hap_4	G	G	A	A	C	A	G	A	G	T	T	G	1
Hap_5	G	G	A	T	T	G	A	A	A	T	T	G	1
Hap_6	G	G	A	T	C	A	G	A	G	C	T	G	1
Hap_7	G	G	A	T	C	A	G	G	G	T	T	G	1
Hap_8	G	G	A	T	C	A	G	A	G	T	T	A	1
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SNPs (%)	C/G	G/T	A/T	T/A	C/T	A/G	G/A	A/G	G/A	T/C	T/C	G/A	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	9	10	11	

\* Gen Bank Id XM\_005225115.2, Frec. H: frecuencia de haplotipos, Hap\_1,2, ...8: Número de haplotipo, Frec. SNPs: frecuencia de polimorfismos de nucleótido simple, SNPs: cambio de base nucleotídica que genera un nuevo polimorfismo de nucleótido simple.

### 3.4. Propuesta de desarrollo sustentable para el aprovechamiento de terneza de carne en bovino criollo de ganaderos de la región Amazonas

#### 3.4.1. Ganadería

La ganadería es una actividad económica, cuyo rol principal es la crianza de animales bovinos y otros animales domésticos que sirven como fuente de alimento principal para el consumo humano bajo la premisa de venta de carne, leche y pieles (Riojas et al., 2018). La crianza del bovino criollo en Amazonas y en toda la sierra altoandina del Perú es una actividad antigua que sigue permitiendo la producción de alimentos y la creación de vestimenta para la población, es por ello que, la ganadería es una actividad económica que forma parte del sector primario basándose principalmente en la cría, tratamiento y reproducción con el único objetivo de obtener productos alimenticios y productos para la industria de vestuario y calzado.

Existen tipos de ganadería con diferentes procesos productivos que se realizan en cada una de ellas. Entre los principales tipos de ganadería tenemos a la “ganadería intensiva”, “ganadería extensiva”, “ganadería nómada” y “ganadería ecológica”. La ganadería intensiva se basa principalmente en la crianza de animales estabulados, en ambientes con

temperatura y humedad controlada, fuentes de alimentos con nutrientes necesarios para cubrir sus requerimientos y cuidados sanitarios. Este tipo de ganadería se basa en la selección de razas para la producción específica. Sin embargo, para este tipo de ganadería se necesita la producción de monocultivos como la soya, maíz, entre otros para la elaboración de piensos; en ese sentido se necesita de más área de cultivo lo que conduce a la tala de árboles, logrando reducir la biodiversidad (Vale et al., 2019). En respuesta a las altas demandas de carne, los sistemas de ganadería siguen creciendo de dos a seis veces más que los sistemas extensivos o mixtos, que se basan principalmente en la asociación de ganado y cultivo, todo esto conduce a una agricultura industrial, agricultura “sin tierra”, más corrales de engorde, más operaciones confinadas para la alimentación (Robinson et al., 2011). Estos sistemas se caracterizan por altas densidades de animales, rotación de potreros, variación genética reducida, sin embargo, en los últimos años se están restringiendo el confinamiento de los animales en los últimos meses del ciclo de vida (Merry y Soares-Filho, 2017). La ganadería intensiva genera preocupaciones ambientales con respecto a la conservación de tierras para los pastizales; y es considerado como un factor de riesgo en el sector de la carne de vacuno (Herrero et al., 2015).

La ganadería extensiva que se basa principalmente en el pastoreo de pastizales, ocupaba en el año 2009 la cuarta parte de la superficie libre de hielo del planeta tierra (FAO, 2009) y si se avanza hacia la producción intensiva, podría sustancialmente reducir la huella de tierra del ganado (Cohn et al., 2014). Este tipo de ganadería se maneja con animales que tengan la capacidad de adaptación al piso ecológico, cuyo sistema promueva la conservación de ecosistemas y necesite un reducido gasto de energía (Riojas et al., 2018). La ganadería extensiva tiene como objetivo reducir la deforestación y buscar adoptar tecnologías para aumentar la productividad de los pastizales. Busca, además, una agricultura baja en producción de carbono porque se basa en la producción de pastos eficientes y mejorados en cada área, esto también permite el ahorro de tierras (Ermgassen et al., 2018).

La ganadería nómada es una actividad que se realiza en grandes extensiones de área de tierra con el objetivo de que los animales consuman pastizales naturales (Riojas et al., 2018). Esta ganadería se adapta con facilidad que va desde tierras llanas hasta tierras montañosas, o desde zonas con climas extremadamente duros hasta climas benignos, aquí la movilización puede ser interanual del ganado en búsqueda de los mejores pastos y cuando las condiciones ambientales son extremas y excluyentes los animales se

convierten en vagantes en búsqueda de áreas con pasto en abrigos montañosos o minúsculos microclimas de culturas costeras que producen pastos (Antón, 2000). Toda esta actividad que se genera, permite generar una simbiosis que con el pasar del tiempo se logra explotar óptimamente las parcelas ganaderas, esto ayuda a la regeneración de los pastos de acuerdo con los ciclos de vida y estacionales (Antón, 2000). Este tipo de ganadería se desplaza en búsqueda de áreas con pastizales, lo que se constituye como una forma de producción ecoeficiente, sin embargo, cuando ya se practica el cruzamiento de bovinos criollos con razas europeas se reduce la rusticidad y la adaptación al medio.

La ganadería ecológica es un sistema de producción más saludable, cuyo objetivo es producir alimentos de alta calidad con el mínimo uso de insumos químicos como plaguicidas, fungicidas y abonos químicos en el ciclo productivo (Riojas et al., 2018). En este tipo de ganadería se necesita de espacios amplios para su producción y los animales de obtienen la fuente de nutrientes de productos naturales. La ganadería ecológica es una alternativa de producción pecuaria más respetuosa con el medio ambiente, se engloba en los objetivos de sustentabilidad, produciendo un alimento de calidad y con inocuidad, permitiendo el respeto de la salud pública, el bienestar animal, la valorización de las razas autóctonas (Wilkinson et al., 2020). Aquí el ganado elige su dieta y su habitad dentro de su área de distribución, pero estas áreas están limitadas a la práctica de la cría por cercos eléctricos, corrales y en el tema político a las leyes de zonificación, por ello que la elección del hábitat del ganado está impulsada por condiciones económicas y derechos a la propiedad (Laporte et al., 2010).

### **3.4.2. Ganadería sustentable**

Si bien es cierto que, en las últimas décadas se ha mejorado los sistemas de alimentación, sistemas de ordeños mecánicos, gestión del estiércol, la cría de animales, la genética y la nutrición, aún persisten importantes desafíos en la sustentabilidad de la ganadería basados en la salud animal y humano, bienestar animal y cuidados de la naturaleza; ya que a medida que se intensifica el cambio climático, incrementará el riesgo de enfermedades en la ganadería (Bernabucci, 2019). En ese sentido, la ganadería sustentable es una alternativa con visión holística y más viable en la actualidad para enfrentar los cambios globales en la actividad agropecuaria porque integra a una agricultura diversificada y ecológicamente sana y en consecuencia ayuda a resolver problemas ambientales en lugar de incrementarlos (Perry, 2017).

### **3.4.3. Producción de carne y su calidad**

Para mejorar la calidad de la carne se requieren de 1. implementación de prácticas genéticas, 2. manejo de los bovinos antes del beneficio, 3. el manejo y procesamiento de la carne *post mortem* dentro de las 24 horas y la maduración (Tatum et al., 1999). Esto permitirá la reducción en la fuerza de corte y por ende un producto final más tierno y de calidad (Thompson, 2002).

#### **3.4.3.1. Implementación de prácticas en nutrición y genéticas**

En términos de un animal mejorado, la ganancia de proteínas en todo el cuerpo de animal se da por la diferencia de mecanismos opuestos de síntesis y degradación de proteínas. En esa línea, si el aspecto de calidad de carne como la terneza se relaciona con la actividad proteolítica presente en el tejido muscular en el momento del beneficio del bovino, en ese sentido podría ser ventajoso inducir o promover condiciones de proteólisis elevada en animales vivos justo antes del beneficio. Para corroborar lo mencionado en el párrafo anterior, en un estudio usaron tres razas bovinas (Angus, Charolais y Holstein) que fueron criados en condiciones controladas recibiendo la misma dieta por 6 semanas. En el día 0 (considerado pasado las 6 semanas), se colectó sangre de la yugular y se extirpo muestras de tejido de músculo *longissimus lumborum* y *vastus lateralis* para medir las fenilalanina libre y unidas a proteínas. Al día 6 se infucionaron por 11 h (40 g/h) con una solución de 24 nM-[2H5] fenilalanina y pasado 10 h de la infusión nuevamente se obtuvieron muestras de los mismos músculos y sangre de la yugular. Aunque la tasa fraccional de síntesis de proteínas musculares y degradación fraccional del músculo influyen con la nutrición recibida, no se reflejan diferencias en indicadores de calidad de la carne como la terneza (Lobley et al., 2000).

Otra propuesta que se encuentra descrita en la literatura son los análisis del crecimiento del ganado bovino antes del destete y su efecto sobre los atributos biofísicos posteriores al beneficio del animal (fuerza de corte). Para tal fin, se alimenta a las vacas con dietas altas en proteína (38% de proteína cruda) desde la última semana antes del parto y hasta antes del destete del ternero con alimentos ricos en energía para variar el crecimiento de los terneros. Posterior al destete, los terneros son alimentados con pastizales y luego se brinda una ración de engorde en corral hasta el sacrificio. Esta estrategia reveló que influye positivamente en los pesos finales de los animales, pero no se ven mejorías en las

propiedades biofísicas de la carne como la fuerza de corte que determina la ternura de la carne (Allingham et al., 2001).

La implementación de estrategias para mejorar la calidad de la carne con especial atención en la ternura se enfoca en el incremento de la activación del sistema proteolítico de las calpaínas en animales vivo antes que se beneficien. Para el logro de tal fin se debe prestar atención a la manipulación de los índices de crecimiento y renovación de proteínas para lograr los beneficios en la ternura de la carne (Maltin et al., 2003). Oddy (1999) y Lobley (1998) indican que el recambio de las proteínas varía según el genotipo y por ende la nutrición y las hormonas juegan un rol importante para el control del metabolismo muscular. Sin embargo, en ganado bovino con tasas de crecimiento iguales o superiores a razas comerciales mostraron que las tasas de crecimiento ni antes del destete ni antes del beneficio afectan a la ternura, incluso cuando los cambios compensatorios fueron evidentes en términos de tasas elevadas tanto para síntesis de proteínas como para la degradación de las proteínas, no se observaron mejoras y los efectos principales parecen estar relacionados con el genotipo (Allingham et al., 2001; Sinclair et al., 2001; Lobley et al., 2000). Además, las estrategias de alimentación aplicadas en la fase final del engorde como el patrón de la ración y su composición tienen poco impacto en la ternura (Moloney et al., 2001).

En este estudio se identificó animales con potencial cárnico, en los que se corroboró polimorfismos de nucleótidos simples (CAPN-316 y CAST-2959) que se asocian con la ternura de la carne previamente reportados. En ese sentido, la propuesta para este capítulo se basaría en la identificación de animales vivos con la misma carga genética a lo que se identificaron en este estudio (bovinos con polimorfismos que producen carnes más tiernas) y realizar cruces controlados. Aplicando esta estrategia se podría dar soporte a la parte social, económica y ambiental. Los productores ganaderos que crían bovinos criollos podrían ser los beneficiarios directos ya que al cruzar animales con polimorfismos que se atribuyen a la ternura de la carne, estos producirían carne de mejor calidad dando oportunidades de vender los animales a mejor precio. El cruce de animales locales ayudaría a evitar la introducción de animales de razas puras, las que necesitan de mejor cuidado y mayor inversión, se evitaría el uso excesivo de fármacos y la tala excesiva de los bosques vírgenes para abrir canchas para cultivos de maíz y soya. Aquí se cita los ejemplos anteriores que se usaron razas puras y se suplementaron con alimentos de calidad y se infucionaron a los animales para mejorar el producto final, sin embargo, esas

estrategias no se validaron que funcionarían, estas estrategias podrían conllevar a largo plazo la contaminación de ambiente ya que se usa productos sintéticos. Finalmente, los resultados de este estudio dan una posibilidad para la mejora de la producción animal, sin embargo, se necesitaría de realizar más experimentos para dar soporte a estos hallazgos.

#### ***3.4.3.2. Manejo de los bovinos antes del beneficio***

La producción de una carne de calidad implica que los productores y operarios de transporte y beneficio de los animales deben cumplir una serie de condiciones con el único objetivo de reducir el estrés antes del transporte, durante el transporte y previo al beneficio de los bovinos, esto permitirá optimizar las condiciones del procesamiento de la carne (Thompson, 2002). En Perú, la mayoría de centros de beneficio presentan deficiencias en infraestructura, donde la mayoría no cuentan con salas adecuadas para el alojamiento de los animales, no cuentan con techo y la lluvia o sol tiene contacto directo con los animales, el cual podría ser un factor por el que las producciones de carnes son de baja calidad. Por otro lado, los operarios de centros de beneficio podrían no estar capacitados en temas como el bienestar animal durante el proceso de faenado, el cual incurra a la obtención de un producto final de baja calidad. Sin embargo, aunque las condiciones adecuadas en los centros de beneficio son mínimas, en este estudio se demuestra que los bovinos criollos presentan potencial y fortalezas para producir carnes de buena calidad e incluso que podrían fácilmente competir con mercados internacionales. Por ejemplo, el pH en la carne de bovinos criollos evaluados en este estudio arrojó valores que están dentro del rango de pH de carnes de primera y comercializada a nivel mundial. O por citar otro ejemplo, la ternura de la carne de bovinos criollos evaluados en este estudio se ve mejorada a medida que se hace una adecuada maduración hasta los 21 días. En ese sentido, la propuesta en este aspecto es la mayor intervención de los entes encargados a mejorar las instalaciones de los centros de beneficio, a capacitar al personal que labora en los centros de beneficio, a los acopiadores y transportistas de ganado a los centros de beneficio que lleguen a saber los estándares del bienestar animal, de tal manera que haciendo un adecuado manejo y procesamiento se reflejará una ganancia para todos los involucrados.

#### ***3.4.3.3. Procesamiento de carne post mortem***

Las condiciones de las instalaciones de un centro de beneficio y los procedimientos ocurridos para el beneficio de los bovinos se deben auditar dentro de un sistema de control

de calidad para que permita garantizar una adecuada gestión de la carne, donde los indicadores como el pH y la temperatura estén dentro de una ventana prescrita que garanticen una carne con estándares de calidad (Thompson, 2002).

En general, la literatura indica que los eventos que ocurren en la etapa *post mortem* del animal podrían ser los principales actores de la terneza de la carne, pero los factores que se pueden controlar en vida del animal como la nutrición y la cría selectiva vendrían a formar parte de las estrategias in vivo para optimizar la producción de carne con mejor calidad. Sin embargo, todos los esfuerzos antes mencionados podrían ser en vano si, el proceso de conversión de músculo a carne no se da en condiciones óptimas (Maltin et al., 2003).

En ese sentido, la propuesta por el enfoque social por parte del productor necesitaría realizar una adecuada selección de animales con potencial cárnico y alimentarlos con pastos que brinden la certeza de que el animal está consumiendo una dieta equilibrada en nutrientes. En esta etapa (procesamiento de la carne) también sería crucial que, el centro de beneficio cumpla con ciertos criterios ambientales como el tratamiento de agua residuales post beneficio de los animales, todo esto jugaría un rol muy importante en el aspecto ambiental y social. Viéndolo desde un aspecto económico en esta etapa, se podría crear plantas de abonos orgánicos hechos a base de la bazofia, líquido ruminal, sangre y tejido graso de los animales, que con una visión holística se podría hablar de una cadena circular, donde la producción de estos abonos permitiría el retorno de nutrientes a los suelos y en un futuro cercano la producción de pastos de calidad.

#### **3.4.4. Estrategias para conservación de recurso**

La mayor proporción de la genética de cualquier especie animal que fuera reside en cada una de las razas. La desaparición o extinción de razas de bovinos autóctonos o indígenas conlleva a una pérdida significativa de biodiversidad lo cual no permite en un futuro apreciar y capturar sus rasgos que aún no se apreciaron (Wells, 2014). En ese sentido, se propone prioridades estratégicas para la conservación de los recursos zoogenéticos como 1. La caracterización fenotípica y genotípica del bovino criollo de Amazonas, 2. Su utilidad y mejoramiento sostenible del bovino criollo para la demanda de productos pecuarios, 3. Puntos clave de conservación del bovino criollo y 4. Propuesta de políticas locales para la protección y valoración de la riqueza genética del bovino criollo de Amazonas.

#### ***3.4.4.1. Caracterización fenotípica y genotípica del bovino criollo de Amazonas.***

La razón fundamental de caracterizar fenotípicamente a los bovinos criollos es una práctica de documentar sistemáticamente las características que se observan en el animal, su distribución geográfica y sus usos de estos recursos (FAO, 2010a). En ese sentido es necesario la realización de estudios con enfoque de medir las características fenotípicas del bovino criollo ya que los resultados permitirán planificar el manejo de la especie a nivel local.

Un aspecto importante a considerar es también reconocer las características identificables y estables desde el punto de vista de características únicas y con atributos valiosos que permiten la justificación de un animal o raza como tal. Entonces determinar las características es un requisito previo para la evaluación eficaz de la diversidad de los recursos zoogenéticos y determinar si está en proceso de erosión. Entonces los beneficios de hacer una caracterización fenotípica de los bovinos criollos de Amazonas es un paso fundamental para el inicio del establecimiento de inventarios locales de este recurso, el cual permitirá monitorear eficazmente las poblaciones existentes, los cuales ayuden a establecer sistemas de alerta temprana y respuesta a los recursos frente a las condiciones en las que se encuentran.

Por otro lado, hasta la actualidad, el esfuerzo del trabajo de biología molecular se basó en la utilización de datos de marcadores genéticos neutros que sirvieron para la estimación de la probabilidad de la variación genética funcional de importancia dentro de las razas o grupos de razas, lo que ha permitido lograr hasta ahora es, - la identificación de especies ganaderas silvestres con su localización del hábitad donde se desarrolla y su domesticación; - la evaluación de la constitución genética de razas a través de la valoración de medidas cuantitativas de su diversidad, endogamia, introgresión y su apareamiento selectivo; - la reconstrucción parcial de las relaciones filogenéticas de poblaciones para identificar la historia evolutiva; - la investigación de algoritmos que derivan una priorización de razas para su conservación mediante datos moleculares con el fin de programas de conservación, repoblación o utilización de los recursos zoogenéticos (FAO, 2010b).

Para la aplicación de los programas de caracterización se deben diseñar con mucha eficiencia para que permita brindar información valiosa en el corto, mediano y largo plazo, en esa línea, la caracterización genética del bovino criollo debería apuntar a

objetivos que permita superar las limitaciones en el proceso y abarcar una visión global de la diversidad para integrar los datos locales y regionales; abordar los mapas filogenéticos del mismo bovino criollo; además de identificar regiones genómicas que están implicadas en la diversidad funcional de adaptación a los diferentes pisos altitudinales que presenta la región amazonas, regiones genómicas con funcionalidad en la resistencia a enfermedades o rasgos productivos como es el caso de este estudio en que se basó en la identificación de regiones polimórficas que tienen funcionalidad en el ablandamiento de la carne (FAO, 2010b).

Esta caracterización genética se puede realizar aplicando diferentes técnicas de estudios como los microsatélites que son secuencias repetidas de 1 a 6 pares de bases repetidas, estos microsatélites se encuentran disponibles para el ganado bovino que permite estudiar la variación dentro y entre razas (Groeneveld et al., 2010). El estudio de polimorfismos de nucleótido simple (SNP) es otra opción que permite identificar animales con potenciales productivos dentro de las razas y entre razas también. Esta estrategia de SNP presentan ventajas respecto a los microsatélites como la identificación de alelos no es ambigua y permite su combinación con otros grupos de datos, la gran cantidad de SNP permite la descripción del individuo y de la raza con mejor precisión sin precedentes, la medición del desequilibrio de ligamiento revela tiempos de coalescencia y tamaños de población efectivos, y los SNP con alta diferenciación entre razas ayudan a identificar una variación genética funcional, así como neutra, lo que puede conducir a la identificación de variantes genéticas correspondientes a fenotipos específicos (Kohn et al., 2006). La variación en el número de copias (*copy number variation* por su nombre del inglés) ayuda a identificar la presencia de variación en el número de copias de ciertos segmentos de los cromosomas, la relación existente entre el número de copias y la variación fenotípica que en la actualidad se viene aplicando estudios en humanos pero que esta categoría de variación genética también resultará importante para estudiar la diversidad de los bovinos. El Secuenciamiento del genoma es otra alternativa que permite abrir nuevas vías de investigación que conducirán a obtener nuevos conocimientos en la diversidad y estimación de valores de conservación (FAO, 2010b). Esto también ayudará a identificar las relaciones de genotipo con lo fenotipo enfocado en la diversidad funcional en animales criollos como los bovinos de Amazonas. Además, la aplicación de marcadores de ADN mitocondrial maternos son otra estrategia que se podría aplicar en los bovinos criollos para la identificación de los ancestros silvestres, localización de

centros de domesticación y permitiría la reconstrucción de rutas de colonización y comercio (Ajmone-Marsan et al., 2010). Finalmente, para el estudio de bovinos criollos machos, se comenzaría a estudiar la variación del cromosoma Y ya que permite rastrear el flujo de genes por introgresión del macho, y explorar aspectos cruciales de sistemas de reproducción y estrategias de dispersión (Petit et al, 2002).

Los resultados de esta investigación demuestran un potencial enorme que tiene la ganadería de la región Amazonas, especialmente el bovino criollo. En nuestro estudio se observó que, a nivel genético, el bovino criollo de Amazonas tiene la capacidad de producir carne de mejor calidad. Evaluamos 4 regiones distintas de tres genes distintos (CAPN1, CAST y HSPB1) que están asociados a calidad de carne. Por ejemplo, en el gen CAPN1, el marcador CAPN-316 se observó que el genotipo con mayor frecuencia fue GG (78%) respecto al genotipo CC (22%); en condición homocigota. Los bovinos criollos de Amazonas muestran un 22% de genotipo CC, dicho genotipo se asocia con la terneza. Además, en el marcador CAPN-530 del gen CAPN1, se observó una frecuencia genotípica de 68% para GG, 5% para GA y 27% para AA. En este marcador CAPN-530, el alelo A es favorable para la producción de carne con mayor suavidad. En este estudio, se encontró una frecuencia del 30% para el alelo A en bovinos criollos. El resultado hallado en este estudio con referencia a la presencia del nucleótido A en el polimorfismo CAPN-530, permitiría su validación en el futuro como un posible marcador asociado al fenotipo de calidad cárnica en los bovinos criollos amazonenses contribuyendo de este modo a su mejora genética.

Al analizar la región secuenciada del gen CAST, observamos que, las frecuencias genotípicas encontradas en el ganado bovino Criollo de Amazonas para el CAST-2959 fueron 74% para el homocigoto AA, 18% para el heterocigoto AG y 8% para el homocigoto GG. La frecuencia para el alelo A fue de 83% y para el alelo G fue 17%. Nuestro estudio destaca una elevada frecuencia para el alelo A, aunado a la distintiva cantidad de los genotipos homocigotos AA. El alelo A del marcador CAST-2959 se asocia con mayores valores para la terneza de la carne, las frecuencias encontradas en el alelo A en los bovinos evaluados superan a los valores que son reportado por la literatura, lo que da un indicio en que los bovinos Criollos de Amazonas podrían producir carne de mayor calidad, especialmente carne con menor fuerza de corte que es característica de la terneza de la carne.

En esa línea, es necesario hacer un genotipado a todos los bovinos criollos para identificar a los animales que presenten los polimorfismos que se asocian con la calidad cárnica, luego de identificados se realizara cruzamientos dirigidos de estos bovinos con el fin de mejorar y perpetuar el alelo A del marcador CAST-2959, alelo A del marcador CAPN-530 y alelo C del marcador CAPN-316 en bovinos; para poder obtener ejemplares con capacidad de producir carne con mejor terneza. Además, se podría conservar y criopreservar material genético (semen y embriones) de bovinos criollos ya evaluados y descartar por saca a bovinos que no presenten dichos alelos que confieren calidad cárnica.

Finalmente, los genotipos CC del marcador CAPN-316, genotipos GG del marcador CAST-2959 y genotipos AA del CAPN-530 influyen en la terneza de la carne. En esta investigación se logró identificar a bovinos con genotipo GG procedentes de Pipus presentan mayores pesos al momento del beneficio, la carne de bovinos de Cheto con genotipo GG del CAST-2959 registraron menor masticabilidad, carne de bovinos de Cheto y Molinopampa con genotipo CC (CAPN-316) presentan mayor adhesividad y carne de bovinos de Pipus y Pomacochas con genotipo AA del CAPN-530 pierden menos agua en el proceso de cocción. En ese sentido, estos resultados ayudarían a mejorar la producción bovina de la región Amazonas, ya que forman parte del primer pilar para la producción de carnes más tiernas, por lo que, el uso de los marcadores moleculares (CAPN-316, CAST-2959 y CAPN-530) podrían servir para realizar trabajos de selección asistida por marcadores, con el fin de aumentar la frecuencia de los alelos que favorecen la calidad cárnica.

#### ***3.4.4.2. Utilidad y mejoramiento sostenible del bovino criollo.***

Después de la caracterización adecuada del bovino criollo de Amazonas, los resultados podrían permitir que los productores puedan utilizar los animales en función a sus condiciones agroecológicas de producción y buscando las consideraciones, solicitudes y demandas de los mercados que en la actualidad van variando constantemente. Sin embargo, también es necesario tomar decisiones en el desarrollo y mejoramiento del bovino criollo de Amazonas en los diferentes sistemas de producción, además es necesario realizar un análisis comparativo del rendimiento productivo, social y económico del bovino criollo de Amazonas y las razas introducidas para orientar una planificación estratégica, con el fin de evitar ignorar su crianza del bovino criollo y seguir

introduciendo más razas foráneas o se siga realizando cruces indiscriminados que solo generan erosión del bovino criollo. Es por eso, nace la necesidad de realizar inventarios que determinen la situación poblacional del bovino criollo y otras razas, sus características de producción y datos de reproducción en las condiciones de Amazonas. Este sería el primer paso al mejoramiento del bovino criollo, donde se seleccionen animales élites con características de adaptabilidad a ciertas condiciones alimentarias, ambientales y de manejo para realizar apareamientos entre bovinos criollos con potenciales específicos.

El establecimiento de programas para la selección asistida por marcadores moleculares de bovinos identificados y caracterizados en el paso anterior, con características de valor económico como productores de carne, leche, piel de calidad; con características sociales mediante la identificación de bovinos con facilidad de adaptación a los diferentes habitats de la región y bovinos con características ambientales como resistentes a enfermedades y parásitos, y adaptabilidad al cambio climático (Martínez, 2010) conduciría a una adecuada utilidad y mejoramiento sostenible del bovino criollo de Amazonas.

#### **3.4.4.3. Conservación del bovino criollo.**

**Conservación *in situ*:** se debe basar principalmente en la utilización de la diversidad del bovino criollo en un corto plazo y se mantenga en un largo plazo. En este tipo de conservación se incluye ciertos esquemas del registro de su desempeño del animal, desarrollar programas de reproducción y su manejo de la diversidad genética dentro de su población. Esta conservación también debe incluir la gestión, manejo y uso de los ecosistemas donde se desarrollan los bovinos criollos para dar una adecuada producción sostenible de la ganadería (FAO, 2010c). Este tipo de conservación permite un aprovechamiento sostenible de las zonas rurales, generando oportunidades al productor local, mantiene la diversidad de los agroecosistemas y conserva la diversidad cultural.

**Conservación *ex situ*:** (*in vivo*) se debe basar en el almacenamiento de germoplasma de los bovinos criollos vivos, también se debe tener en cuenta que la selección natural fuera del entorno original del animal puede alterar sus frecuencias de sus genes, por lo que para este tipo de conservación se necesita de financiamiento y compromiso a largo plazo con el fin de mantener las generaciones de los bovinos criollos con sus estándares necesarios para su conservación exitosa. Dentro de este tipo de conservación también se encuentra la crioconservación que se basa principalmente el coleccionar semen, óvulos, embriones y

tejidos y ultracongelarlos para luego usarse en futuras reproducciones o regeneración de los bovinos criollos (FAO, 2010c; FAO, 2010). Estos tipos de conservación permite incrementar el conocimiento de las características del bovino, ayuda a la protección contra enfermedades y genera oportunidades de investigación.

#### ***3.4.4.4. Políticas locales para la protección y valoración del bovino criollo de Amazonas.***

En general, la forma de manejo del desarrollo ganadero en Amazonas por parte de las políticas públicas se refleja a un obedecimiento de visión productivista y economista, sin tener en cuenta los recursos naturales, genéticos y biodiversidad, con ofrecimiento nulo de oportunidades sostenibles. Esto está conllevando a un desarrollo productivista y dejando al desarrollo sostenible, lo que solo se busca en extraer los recursos naturales dejando delado la necesidad sostenible ambiental y su beneficio social de los productores y habitantes rurales en general. Todo esto pone en evidencia el deficiente manejo y aprovechamiento de los recursos genéticos de bovinos criollos locales, los que están a pasos de la extinción. En ese sentido, se describen algunas políticas que permitan la protección y valoración del bovino criollo.

- Protección de la biodiversidad en el que se desarrolla el bovino criollo: esto ayudará a evitar las erosiones de los suelos, pastizales y el hábitat en general.
- Gestión adecuada de la introducción de razas foráneas de bovinos: identificación de regiones con ambientes apropiados para el desarrollo de esta especie, el clima, medios de comunicación, el valor de la tierra, la biodiversidad, entre otros, que justifique y permitan el uso de sistemas intensivos, donde no se atente la sostenibilidad social y ambiental.
- Creación de líneas de investigación en el bovino criollo: esto permitirá el manejo integral del bovino, iniciando desde la base como la alimentación y nutrición, sanidad y bienestar, mejoramiento genético y conservación. Estudios de su hábitat y desarrollo también podrían ayudar a descubrir el potencial del bovino criollo local. Estudios sobre su calidad de carne también son necesarios ya que nos ayudaría a caracterizar e identificar su potencial productivo y que permitiría competir a mercados internacionales.

- Certificación de la raza bovina criolla de Amazonas: mediante sus registros genealógicos permitiría tener caracterizado al bovino y formación de asociaciones de criadores del bovino criollo.

Entonces, la aplicación de este plan estratégico podría conducir el aprovechamiento racional y uso sostenible de los recursos animales como es el bovino criollo de Amazonas, que la población de productores y entes institucionales dedicados a la investigación se enfoquen en el conocimiento, conservación y el mejoramiento de la especie. Esto permitirá responder a las demandas de las necesidades de las localidades locales, mercados pecuarios y entes responsables de evaluar los cambios globales. Las estrategias propuestas detalladas anteriormente podrían plasmarse en un marco de política pública local que se basa principalmente en el desarrollo sostenible de la especie bovina criolla, la que podría garantizar la soberanía alimentaria del productor local.

Finalmente, en la actividad ganadera se rescata los tres pilares de la sustentabilidad basado en:

#### **Aspecto social**

- Asociación de productores de bovinos criollos.
- Líneas de investigación en bovinos (carne, leche y doble propósito).
- Políticas basadas en la productividad ganadera.

#### **Aspecto económico**

- Venta de animales para pie de cría.
- Venta de animales para reproductores.
- Venta de animales para engorde.
- Venta de productos procesados.
- Aumentar la producción y productividad por área

#### **Aspecto ambiental**

- Animales eficientes que reducen la producción de gases de efecto invernadero.
- Incentivación de crianza de animales autóctonos y reducir la introducción de razas foráneas que son más exigentes en la alimentación.
- Mitigar la degradación de la tierra debido al sobrepastoreo.
- Reducir la deforestación para incrementar áreas de cultivos monocultivos.

- Reducir la introducción de fertilizantes químicos y aprovechar a los biofertilizantes.
- Aprovechar los subproductos del beneficio de los bovinos para la elaboración de biofertilizantes orgánicos y producción de energía como biogás.
- Implementar modelos de ganadería sostenible como la crianza de bovinos al pastoreo rotacional para fines de la recuperación de praderas degradadas.

Esta investigación también se alineó con los objetivos del desarrollo sustentable: agenda 2030.

- **Fin de la pobreza:** esta investigación de cierta forma contribuye a este objetivo dado que, en las zonas altoandinas, donde la población humana tiene como fuente de sustento a la ganadería y en ocasiones de necesidad económica, los productores concurren a vender y obtener dinero para sus fines pertinentes.
- **Hambre cero:** muchas veces se ha visto que los productores benefician a sus animales para obtener fuente de proteína (seguridad alimentaria) y, por otro lado, la ganadería crea fuentes de trabajo que contribuyen al bienestar social.
- **Acción por el clima:** la producción de bovinos criollos en las zonas altoandinas del Perú, forman parte del quehacer cotidiano del productor y estos animales ya son parte de la naturaleza que forman su ecosistema sin afectar la naturaleza, sin embargo, la introducción de razas especializadas, son más exigentes en la alimentación y sanidad por lo que, se necesita de mayor demanda de nutrientes lo que da inicio a realizar monocultivos como la explotación de soya, maíz, palma, entre otros.

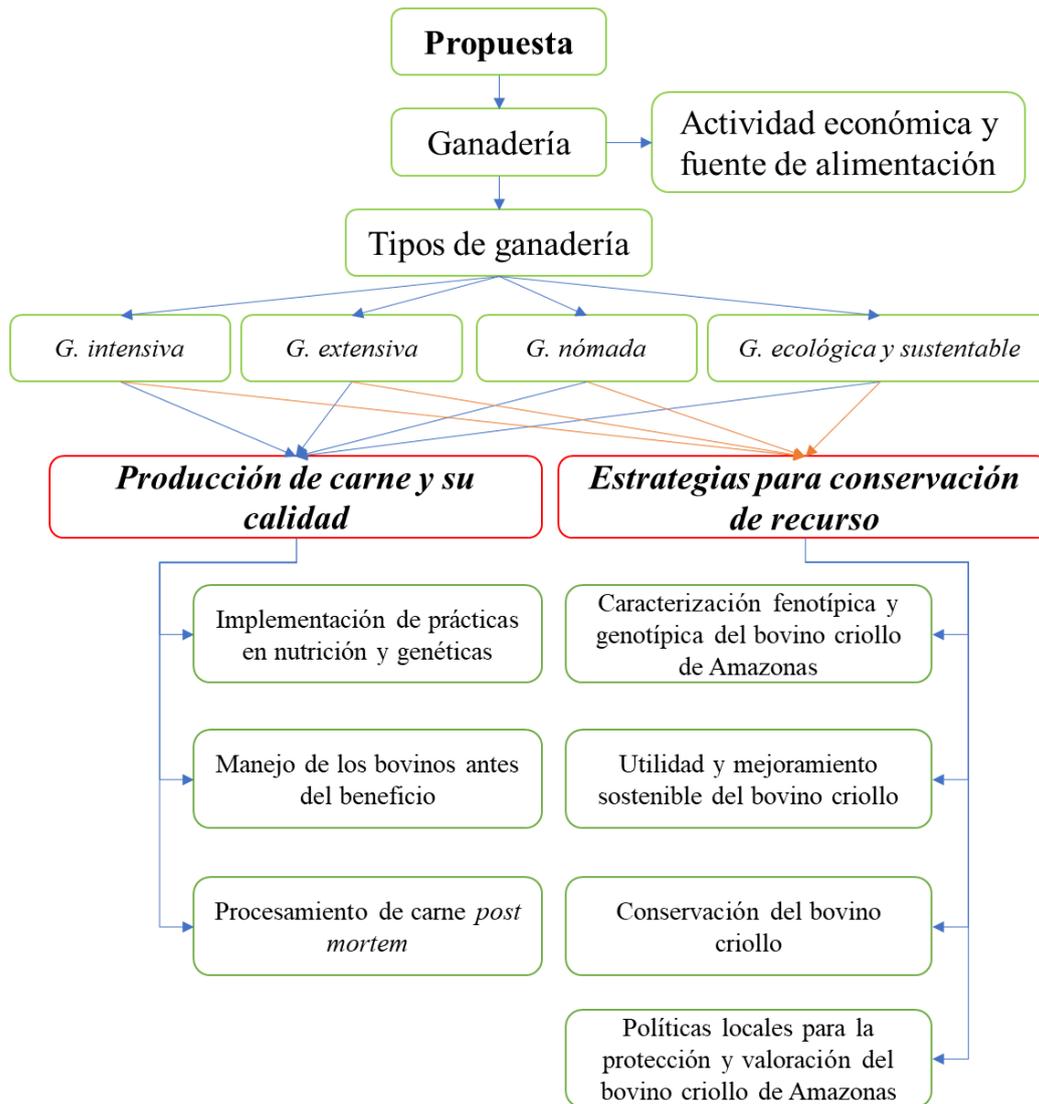


Figura 19. Flujograma de la propuesta para la mejora y conservación del bovino criollo.

#### IV. CONCLUSIONES

Se encontraron frecuencias alélicas y genotípicas de los marcadores estudiados acorde con lo reportado por la literatura, sin embargo, el CAPN-316, CAPN-530 y el CAST-2959 no se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg, pero si el Hsp27.

Al analizar la región secuenciada del gen CAPN1 (marcador CAPN-316), los bovinos con haplotipo 6 presentaron menor peso vivo, peso de carcasa y pH de la carne en el día 2 de maduración respecto a bovinos con otros haplotipos. Sin embargo, carne madurada al día 7 y 14 registró un pH mayor el haplotipo 6, 13 y el grupo de otros haplotipos de menor frecuencia respecto a carne con haplotipo 1. En carnes de bovinos con haplotipo 6 se pierde mayor volumen de agua en la cocción. Además, se observó mayor adhesividad, FCWB, gomosidad y masticabilidad en carnes con haplotipo 6 respecto a los otros haplotipos.

En la región secuenciada del gen CAPN1 (marcador CAPN-530), la carne de bovinos con haplotipo 4 se registró mayor pérdida de agua por cocción respecto a los otros haplotipos y se observó carnes más tiernas en bovinos con haplotipo 1, 2, 3, 4 y 6 respecto a los otros haplotipos.

En la región secuenciada del gen CAST (CAST-2959), se observó carnes de bovinos con haplotipo de menor frecuencia (otros haplotipos) presentaban una carne más roja y con mayor intensidad respecto a los otros haplotipos. En el día 2 de maduración, la carne de bovinos con haplotipo pierde más agua en la cocción y haplotipos de menor frecuencia presentaron menor humedad, mayor adhesividad, cohesividad, gomosidad y masticabilidad respecto a los otros haplotipos. Carne proveniente de bovinos con haplotipo 1 presentó mayor fuerza de corte, indicando una menor terneza respecto a carne de otros haplotipos.

Se corroboró que el genotipo CC del marcador CAPN-316 influye en la terneza de la carne en el día 21 de maduración y el genotipo GG del marcador CAST-2959 influye en los días 14 y 21 de maduración. Estos resultados ayudarían a mejorar la producción de carnes más tiernas, ya que el uso de los marcadores moleculares (CAPN-316 y CAST-2959) podrían servir para realizar trabajos de selección asistida por marcadores, con el fin de aumentar la frecuencia de los alelos que favorecen la calidad.

Bovinos con genotipo GG de Pipus son más pesados y carne de bovinos de Cheto con genotipo GG del CAST-2959 registraron menor masticabilidad, carne de bovinos de Cheto y Molinopampa con genotipo CC (CAPN-316) presentan mayor adhesividad y carne de bovinos de Pipus y Pomacochas con genotipo AA del CAPN-530 pierden menos agua en el proceso de cocción.

Las regiones secuenciadas de los genes CAPN1, CAST y HSPB1 son polimórficas y existe la posibilidad de producir carne de mejor calidad con el ganado bovino Criollo de la región Amazonas, sin embargo, se necesita mayores estudios ya que se encontraron polimorfismos con bajas frecuencias en la población estudiada.

## V. RECOMENDACIONES

Determinar nuevos indicadores de la calidad sensorial de la carne del bovino criollo revelados por la expresión de genes específicos.

Determinar los cambios del sistema proteolítico de las calpaínas durante el proceso *post mortem* del bovino criollo.

Determinar la asociación de la actividad de calpaína y calpastatina con la degradación de las proteínas miofibrilares y los cambios del proteoma sarcoplásmico en carne de bovinos criollos.

## VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ajayi, O., Peters, S., Donato, M. D., Mujibi, F. D., & Khan, W. (2018). Genetic variation in N- and C-terminal regions of bovine DNAJA1 heat shock protein gene in African, Asian and American cattle. *Asian and American Cattle. Journal of Genomics*, 6, 1–8.
- Ajmone-Marsan, P., Garcia, J. F., & Lenstra, J. A. (2010). On the origin of cattle: how aurochs became cattle and colonized the world. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 19(4), 148-157.
- Allais, S., Journaux, L., Levéziel, H., Payet-Duprat, N., Raynaud, P., Hocquette, J. F., ... & Renand, G. (2011). Effects of polymorphisms in the calpastatin and  $\mu$ -calpain genes on meat tenderness in 3 French beef breeds. *Journal of Animal Science*, 89(1), 1-11.
- Allingham, P. G., Harper, G. S., Hennessy, D. W., & Oddy, V. H. (2001). The influence of pre-weaning nutrition on biochemical and myofibre characteristics of bovine semitendinosus muscle. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52(9), 891-902.
- Antón, F. (2000). Nomadismo ganadero y trashumancia: balance de una cultura basada en su compatibilidad con el medio ambiente. *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, 20, 23-31).
- Baldassini, W. A., Braga, C. P., Chardulo, L. A. L., Silva, J. A. I. V., Malheiros, J. M., de Albuquerque, L. G., ... & de Magalhães Padilha, P. (2015). Bioanalytical methods for the metalloproteomics study of bovine *longissimus thoracis* muscle tissue with different grades of meat tenderness in the Nellore breed (*Bos indicus*). *Food Chemistry*, 169, 65-72.
- Barendse, W. J. (2002). DNA markers for meat tenderness. International patent application PTC/AU02/00122 [International patent application WO 02/064820 A1], World International Property Organization.
- Bernabucci, U. (2019). Climate change: impact on livestock and how can we adapt. *Animal Frontiers: the Review Magazine of Animal Agriculture*, 9(1), 3-5.
- Bibber-Krueger, C. L., Collins, A. M., Phelps, K. J., O'Quinn, T. G., Houser, T. A., Turner, K. K., & Gonzalez, J. M. (2020). Effects of quality grade and intramuscular location on beef *semitendinosus* muscle fiber characteristics, NADH content, and color stability. *Journal of Animal Science*, 98(4), skaa078.

- Boehm, M. L., Kendall, T. L., Thompson, V. F., & Goll, D. E. (1998). Changes in the calpains and calpastatin during postmortem storage of bovine muscle. *Journal of Animal Science*, 76(9), 2415-2434.
- Botinestean, C., Keenan, D. F., Kerry, J. P., & Hamill, R. M. (2016). The effect of thermal treatments including sous-vide, blast freezing and their combinations on beef tenderness of *M. semitendinosus* steaks targeted at elderly consumers. *LWT - Food Science and Technology*, 74, 154–159.
- Braz, C., Taylor, J., Decker, J., Bresolin, T., Espigolan, R., Garcia, D., Gordo, D., Magalhães, A., de Albuquerque, L., & de Oliveira, H. (2018). Polymorphism analysis in genes associated with meat tenderness in Nelore cattle. *Meta Gene*, 18, 73–78.
- Bunmee, T., Chaiwang, N., Kaewkot, C., & Jaturasitha, S. (2018). Current situation and future prospects for beef production in Thailand — A review. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 31(7), 968–975.
- Cafe, L. M., McIntyre, B. L., Robinson, D. L., Geesink, G. H., Barendse, W., & Greenwood, P. L. (2010). Production and processing studies on calpain-system gene markers for tenderness in Brahman cattle: 1. Growth, efficiency, temperament, and carcass characteristics. *Journal of Animal Science*, 88(9), 3047-3058.
- Çakır, E., Vinyard, C. J., Essick, G., Daubert, C. R., Drake, M., & Foegeding, E. A. (2012). Interrelations among physical characteristics, sensory perception and oral processing of protein-based soft-solid structures. *Food Hydrocolloids*, 29(1), 234 – 245.
- Calvo, J. H., Iguácel, L. P., Kirinus, J. K., Serrano, M., Ripoll, G., Casasús, I., ... & Blanco, M. (2014). A new single nucleotide polymorphism in the calpastatin (CAST) gene associated with beef tenderness. *Meat Science*, 96(2), 775-782.
- Cañete, G., & Hernández, L. (2017). Determinación de la edad relativa en bovinos a través de la cronología dentaria de premolares y molares. *REDVET. Revista Electrónica de Veterinaria*, 18(11), 1-11.
- Carvalho, M. E., Eler, J. P., Bonin, M. N., Rezende, F. M., & Biase, F. H. (2017). Genotypic and allelic frequencies of gene polymorphisms associated with meat tenderness in Nellore beef cattle. *Genetics and Molecular Research*, 16(1), 1–15.
- Casas, E., White, S. N., Riley, D. G., Smith, T. P. L., Brenneman, R. A., Olson, T. A., Johnson, D. D., Coleman, S. W., Bennett, G. L., & Chase, C. 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(1), 13–19.
- Casas, E., White, S. N., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Riley, D. G., ... & Smith, T. P. L. (2006). Effects of calpastatin and  $\mu$ -calpain markers in beef cattle on tenderness traits. *Journal of Animal Science*, 84(3), 520-525.
- Castro, S., Ríos, M., Ortiz, Y., Manrique, C., Jiménez, A., & Ariza, F. (2016). Association of single nucleotide polymorphisms in CAPN1, CAST and MB genes with meat color of Brahman and crossbreed cattle. *Meat Science*, 117, 44–49.
- Chaudhari, M. V., Gupta, I. D., Verma, A., Singh, A., Das, R., Sailo, L., & Singh, S. V. (2017). Gene substitution effect of bovine heat shock protein beta-1 gene polymorphism on age at calving in Indian dairy cattle. *Indian Journal of Animal Sciences*, 87(12), 1513-1518.
- Chen, J., & Stokes, J. R. (2012). Rheology and tribology: Two distinctive regimes of food texture sensation. *Trends in Food Science and Technology*, 25(1), 4 – 12.
- Chiofalo, V., Liotta, L., Presti, V., Gresta, F., Di Rosa, A., & Chiofalo, B. (2020). Effect of dietary olive cake supplementation on performance, Carcass Characteristics, and Meat Quality of Beef Cattle. *Animals*, 10(7), 1117.
- Chriki, S., Renand, G., Picard, B., & Micol, D. (2013). Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics. *Livestock Science*, 155(2–3), 424–434.
- Chung, H., Shin, S., & Chung, E. (2014). Effects of genetic variants for the bovine calpain gene on meat tenderness. *Molecular Biology Reports*, 41(5), 2963-2970.
- Cohn, A. S., Mosnier, A., Havlík, P., Valin, H., Herrero, M., Schmid, E., ... & Obersteiner, M. (2014). Cattle ranching intensification in Brazil can reduce global greenhouse gas emissions by sparing land from deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(20), 7236-7241.
- Corva, P., Soria, L., Schor, A., Villarreal, E., Cenci, M., Motter, M., Mezzadra, C., Melucci, L., Miquel, C., Paván, E., Depetris, G., Santini, F., & Naón, J. (2007). Association of CAPN1 and CAST gene polymorphisms with meat tenderness in *Bos taurus* beef cattle from Argentina. *Genetics and Molecular Biology*, 30(4), 1064–1069.
- Costello, S., O’Doherty, E., Troy, D. J., Ernst, C. W., Kim, K. S., Stapleton, P., ... & Mullen, A. M. (2007). Association of polymorphisms in the calpain I, calpain II and

- growth hormone genes with tenderness in bovine *M. longissimus dorsi*. *Meat Science*, 75(4), 551-557.
- Curi, R. A., Chardulo, L. A. L., Mason, M. C., Arrigoni, M. D. B., Silveira, A. C., & De Oliveira, H. N. (2009). Effect of single nucleotide polymorphisms of CAPN1 and CAST genes on meat traits in Nellore beef cattle (*Bos indicus*) and in their crosses with *Bos taurus*. *Animal Genetics*, 40(4), 456-462.
- Dang, D., Buhler, J., Davis, H., Thornton, K., & Sche, T. (2019). Inhibition of mitochondrial calcium uniporter enhances postmortem proteolysis and tenderness in beef cattle Inhibition of mitochondrial calcium uniporter enhances postmortem proteolysis and tenderness in beef cattle. *Meat Science*, 162, 108039.
- Delgado, J. V., Martínez, A. M., Acosta, A., Álvarez, L. A., Armstrong, E., Camacho, E., Cañón, J., Cortés, O., Dunner, S., Landi, V., Marques, J. R., Martín-Burriel, I., Martínez, O. R., Martínez, R. D., Melucci, L., Muñoz, J. E., Penedo, M. C. T., Postiglioni, A., Quirõz, J., ... Ginja, C. (2011). Genetic characterization of Latin-American Creole cattle using microsatellite markers. *Animal Genetics*, 43(1), 2–10.
- Delgado, A., & García, C. (19 de enero de 2018). El ganado vacuno Criollo: fuente importante de carne en el Perú. Ganadería. <https://www.engormix.com/ganaderia-carne/articulos/ganado-vacuno-criollo-fuente-t41576.htm>
- Delgado, A., García, C., Allcahuamán, D., Aguilar, C., Estrada, P., & Vega, H. (2019). Caracterización fenotípica del ganado criollo en el Parque Nacional Huascarán-Ancash, Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30(3), 1143-1149.
- Desgarennes-Alcalá, C. M., Moral, S. D., Meza-Villalvazo, V. M., Peña-Castro, J. M., Zárate-Martínez, J. P., & Abad-Zavaleta, J. (2017). Estimación de las frecuencias alélicas y genotípicas de los genes CAPN1 Y CAST asociados a la calidad de la carne en bovinos de la Cuenca del Papaloapan. *Nova Scientia*, 9(19), 211–228.
- Encina-Ruiz, R., Saucedo-Uriarte, J. A., Portocarrero-Villegas, S. M., Quispe-Ccasa, H. A., & Cayo-Colca, I. S. (2021). Zoometric Characterization of Creole Cows from the Southern Amazon Region of Peru. *Diversity*, 13(11), 510.
- Enriquez-Valencia, C. E., Pereira, G. L., Malheiros, J. M., de Vasconcelos Silva, J. A. I. I., Albuquerque, L. G., de Oliveira, H. N., Chardulo, L. A. L., & Curi, R. A. (2017). Effect of the g.98535683A > G SNP in the CAST gene on meat traits of Nellore beef cattle (*Bos indicus*) and their crosses with *Bos taurus*. *Meat Science*, 123, 64–66.

- Ermgassen, E. K., Alcântara, M. P. D., Balmford, A., Barioni, L., Neto, F. B., Bettarello, M. M., ... & Latawiec, A. (2018). Results from on-the-ground efforts to promote sustainable cattle ranching in the Brazilian Amazon. *Sustainability*, 10(4), 1301.
- FAO – Food and Agriculture Organization (2009). The state of food and agriculture. Livestock in the balance. FAO, Rome, Italy.
- FAO. (2010). Breeding strategies for sustainable management of animal genetic resources. FAO Animal Production and Health Guidelines. No. 3. Rome. Disponible en: <https://www.fao.org/3/i1103e/i1103e.pdf>
- FAO. (2010a). Draft guidelines on phenotypic characterization. Disponible en: <https://www.fao.org/3/am134e/am134e.pdf>
- FAO. (2010b). Draft guidelines on molecular genetic characterization. Disponible en: <https://www.fao.org/3/am135e/am135e.pdf>
- FAO. (2010c). Draft guidelines for the cryoconservation of animal genetic resources. Disponible en: <https://www.fao.org/3/am136e/am136e.pdf>
- Ferguson, J., Galligan, D., & Thomsen, N. (1994). Principal Descriptors of Body Condition Score in Holstein Cows. *Journal of Dairy Science*, 77(9), 2695–2703.
- Gábor, M., Trakovická, A., Miluchová, M., & Kleknerová, N. (2012). The Use of High Resolution Melting Analysis for Detection of the CAPN530 Polymorphism in Slovak Simmental Bulls. *Scientific Papers Animal Science and Biotechnologies*, 45(1), 155-159.
- Gill, J. L., Bishop, S. C., McCorquodale, C., Williams, J. L., & Wiener, P. (2009). Association of selected SNP with carcass and taste panel assessed meat quality traits in a commercial population of Aberdeen Angus-sired beef cattle. *Genetics Selection Evolution*, 41(1), 1-12.
- Gonzalez-rivas, P. A., Chauhan, S. S., Ha, M., Dunshea, F. R., & Warner, R. D. (2020). Effects of heat stress on animal physiology, metabolism, and meat quality: A review. *Meat Science*, 162, 108025.
- Groeneveld, L. F., Lenstra, J. A., Eding, H., Toro, M. A., Scherf, B., Pilling, D., ... & GlobalDiv Consortium. (2010). Genetic diversity in livestock breeds. *Animals Genetics*, 41(1), 6-31.
- Hammad, M., Jin, G., Ma, M., Khalifa, I., Shukat, R., Elkhedir, A. E., Zeng, Q., & Noman, A. E. (2019). Comparative characterization of proximate nutritional compositions, microbial quality and safety of camel meat in relation to mutton, beef, and chicken. *LWT - Food Science and Technology*, 118, 108714.

- Herrero, M., Wirseniuss, S., Henderson, B., Rigolot, C., Thornton, P., Havlík, P., ... & Gerber, P. J. (2015). Livestock and the environment: what have we learned in the past decade?. *Annual Review of Environment and Resources*, 40, 177-202.
- Iglesias, P. P., Caffaro, M. E., Amadio, A. F., Manotti, A. A., & Poli, M. A. (2011). CAPN1 markers in three Argentinean cattle breeds: report of a new InDel polymorphism within intron 17. *Molecular Biology Reports*, 38(3), 1645-1649.
- INEI [Instituto Nacional de Estadística e Informática]. (2012). IV Censo Nacional Agropecuario. [Internet]. Disponible en: <http://siea.minagri.gob.pe/siea/?q=iv-censo-nacional-agropecuario-2012/iv-cenagro-2012>
- Kohn, M. H., Murphy, W. J., Ostrander, E. A., & Wayne, R. K. (2006). Genomics and conservation genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11), 629-637.
- Kondjoyan, A., Oillic, S., Portanguen, S., & Gros, J. B. (2013). Combined heat transfer and kinetic models to predict cooking loss during heat treatment of beef meat. *Meat Science*, 95(2), 336–344.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549.
- Laporte, I., Muhly, T. B., Pitt, J. A., Alexander, M., & Musiani, M. (2010). Effects of wolves on elk and cattle behaviors: implications for livestock production and wolf conservation. *PloS One*, 5(8), e11954.
- Leal-Gutiérrez, J. D., Jiménez-Robayo, L. M., Ariza, M., Manrique, C., López, J., Martínez, C., Pinilla, Y., Castro, S., García, N., Bedoya, C., & Jiménez, A. (2015). Polimorfismos de los genes CAPN1, CAST, DES, PRKAG3 Y RYR1 asociados a la capacidad de retención de agua en crudo y cocinado en carne de bovino en cruces *Bos indicus* y *Bos taurus* en Colombia. *Archivos de Zootecnia*, 64(245), 29–35.
- Lenis, C., Ramos, L., Londoño, M., Hernández, D., & Álvarez, L. (2018). Polimorfismos de los genes calpaína y calpastatina en el ganadocriollo colombiano Hartón del Valle. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 29(3), 818-827.
- Li, J., Zhang, L. P., Gan, Q. F., Li, J. Y., Gao, H. J., Yuan, Z. R., ... & Xu, S. Z. (2010). Association of CAST gene polymorphisms with carcass and meat quality traits in Chinese commercial cattle herds. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 23(11), 1405-1411.
- 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.
- Librado, P., & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11), 1451-1452.
- Lobley, G. E. (1998). Nutritional and hormonal control of muscle and peripheral tissue metabolism in farm species. *Livestock Production Science*, 56(2), 91-114.
- Lobley, G. E., Sinclair, K. D., Grant, C. M., Miller, L., Mantle, D., Calder, A. G., ... & Maltin, C. A. (2000). The effects of breed and level of nutrition on whole-body and muscle protein metabolism in pure-bred Aberdeen Angus and Charolais beef steers. *British Journal of Nutrition*, 84(3), 275-284.
- Ma, D., & Kim, Y. (2020). Proteolytic changes of myofibrillar and small heat shock proteins in different bovine muscles during aging: Their relevance to tenderness and water-holding capacity. *Meat Science*, 163, 108090.
- Macharáčková, B., Bogdanovičová, K., Ježek, F., Bednář, J., Haruštiaková, D., & Kameník, J. (2021). Cooking loss in retail beef cuts: The effect of muscle type, sex, ageing, pH, salt and cooking method. *Meat Science*, 171, 108270.
- Malheiros, J. M., Braga, C. P., Grove, R. A., Ribeiro, F. A., Calkins, C. R., Adamec, J., & Chardulo, L. A. L. (2019). Influence of oxidative damage to proteins on meat tenderness using a proteomics approach. *Meat Science*, 148, 64–71.
- Malheiros, J., Enríquez-Valencia, C., da Silva Duran, B., de Paula, T., Curi, R. A., de Vasconcelos Silva, J. A. I. I., Dal-Pai-Silva, M., de Oliveira, H. N., & Chardulo, L. A. L. (2018). Association of CAST2, HSP90AA1, DNAJA1 and HSPB1 genes with meat tenderness in Nellore cattle. *Meat Science*, 138, 49–52.
- Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R., & Delday, M. (2003). Determinants of meat quality: tenderness. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62(2), 337-347.
- Mancini, R. A., & Hunt, M. C. (2005). Current research in meat color. *Meat Science*, 71(1), 100–121.
- Martínez, G. (2010). Plan nacional de acción para la conservación, mejoramiento y utilización sostenible de los recursos genéticos animales de Colombia. FAO, Bogotá, D. C.
- Merry, F., & Soares-Filho, B. (2017). Will intensification of beef production deliver conservation outcomes in the Brazilian Amazon?. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 5, 24

- Moloney, A. P., Mooney, M. T., Kerry, J. P., & Troy, D. J. (2001). Producing tender and flavoursome beef with enhanced nutritional characteristics. *Proceedings of the Nutrition Society*, 60(2), 221-229.
- Monsón, F., Sañudo, C., & Sierra, I. (2004). Influence of cattle breed and ageing time on textural meat quality. *Meat Science*, 68(4), 595–602.
- Morales, G., Arelis Pino, L., Sandoval, E., Jiménez, D., & Morales, J. (2012). Relación entre la condición corporal y el nivel de infestación parasitaria en bovinos a pastoreo como criterio para el tratamiento antihelmíntico selectivo. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 23(1), 80–89.
- Morón-Fuenmayor, O., & Zamorano-García, L. (2004). Pérdida por goteo en carne cruda de diferentes tipos de animales. *Revista Científica*, 14(1), 36–39.
- Morris, C. A., Cullen, N. G., Hickey, S. M., Dobbie, P. M., Veenvliet, B. A., Manley, T. R., ... & Wilson, T. (2006). Genotypic effects of calpain 1 and calpastatin on the tenderness of cooked *M. longissimus dorsi* steaks from Jersey× Limousin, Angus and Hereford-cross cattle. *Animal Genetics*, 37(4), 411-414.
- Motter, M. 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.
- Mwangi, F. W., Charmley, E., Gardiner, C. P., Malau-Aduli, B. S., Kinobe, R. T., & Malau-Aduli, A. E. O. (2019). Diet and genetics influence beef cattle performance and meat quality characteristics. *Foods*, 8(12), 648.
- Nuernberg, K., Dannenberger, D., Nuernberg, G., Ender, K., Voigt, J., Scollan, N. D., Wood, J. D., Nute, G. R., & Richardson, R. I. (2005). Effect of a grass-based and a concentrate feeding system on meat quality characteristics and fatty acid composition of *longissimus* muscle in different cattle breeds. *Livestock Production Science*, 94(1–2), 137–147.
- Núñez-Domínguez, R., Ramírez-Valverde, R., Saavedra-Jiménez, L. A., & García-Muñiz, J. G. (2016). La adaptabilidad de los recursos zoogenéticos Criollos, base para enfrentar los desafíos de la producción animal. *Archivos de Zootecnia*, 65(251), 461–468.
- Oddy, V. H. (1999). Protein metabolism and nutrition in farm animals: an overview. In protein metabolism and nutrition. *European Association for Animal Production Publication*, 96, 9-23.

- Otzen, T., & Manterola, C. (2017). Técnicas de muestreo sobre una población a estudio. *International Journal of Morphology*, 35(1), 227–232.
- Page, B. T., Casas, E., Heaton, M. P., Cullen, N. G., Hyndman, D. L., Morris, C. A., Crawford, A. M., Wheeler, T. L., Koohmaraie, M., Keele, J. W., & Smith, T. P. L. (2002). Evaluation of single-nucleotide polymorphisms in CAPN1 for association with meat tenderness in cattle. *Journal of Animal Science*, 80(12), 3077–3085.
- Page, B. T., Casas, E., Quaas, R. L., Thallman, R. M., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., ... & Smith, T. P. L. (2004). Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires. *Journal of Animal Science*, 82(12), 3474-3481.
- Pematilleke, N., Kaur, M., Adhikari, B., & Torley, P. J. (2022). Relationship between instrumental and sensory texture profile of beef semitendinosus muscles with different textures. *Journal of Texture Studies*, 53(2), 232-241.
- Pereira, J. A. C., Falomir Lockhart, A. H., Loza, A., Villegas Castagnasso, E. E., Rojas, P., Carino, M., ... & Giovambattista, G. (2015). Comparación de frecuencias alélicas y genotípicas de los polimorfismos CAPN1-316 y CAPN1-4751 del gen de la calpaína en tres poblaciones de ganado criollo boliviano. *Actas Iberoamericanas de Conservacion Animal*, 6, 156-164.
- Perry, M. (11 of mayo 2017). Global alliance for the future of food speaks out on sustainable animal agriculture systems. Sustainable food trust: A global voice for sustainable food and health. Disponible en: <https://sustainablefoodtrust.org/articles/global-alliance-for-the-future-of-food-speaks-out-on-sustainable-animal-agriculture-systems/>
- Picard, B., Berri, C., Lefaucheur, L., Molette, C., Sayd, T., & Terlouw, C. (2010). Skeletal muscle proteomics in livestock production. *Briefings in Functional Genomics*, 9(3), 259-278.
- Petit, E., Balloux, F., & Excoffier, L. (2002). Mammalian population genetics: why not Y?. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(1), 28-33.
- Pinto, L. F. B., Ferraz, J. B. S., Meirelles, F. V., Eler, J. P., Rezende, F. M., Carvalho, M. E., ... & Silva, R. C. G. (2010). Association of SNPs on CAPN 1 and CAST genes with tenderness in Nellore cattle. *Genetics and Molecular Research*, 9(3), 1431-1442.

- Qian, S., Li, X., Wang, H., Sun, Z., Zhang, C., Guan, W., & Blecker, C. (2018). Effect of sub-freezing storage (-6, -9 and -12 °C) on quality and shelf life of beef. *International Journal of Food Science and Technology*, 53(9), 2129–2140.
- Quispe, H., Cayo-Colca, I., & Saucedo, J. (2019). Correlación entre indicadores conductuales de bienestar animal y propiedades fisicoquímicas de la carne bovina. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30(1), 34–48.
- Ramanathan, R., Kiyimba, F., Gonzalez, J. M., Mafi, G. G., & Desilva, U. (2020). Impact of up- and down-regulation of metabolites and mitochondrial properties on pH and color of longissimus muscle from normal-pH and dark-cutting beef. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(27), 7194–7103.
- Rhee, M. S., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., & Koohmaraie, M. (2004). Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *Journal of Animal Science*, 82(2), 534-550.
- Rhee, M. S., Ryu, Y. C., & Kim, B. C. (2006). Postmortem metabolic rate and calpain system activities on beef longissimus tenderness classifications. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 70(5), 1166-1172.
- Riley, D. G., Chase, C. C., Hammond, A. C., West, R. L., Johnson, D. D., Olson, T. A., & Coleman, S. W. (2003). Estimated genetic parameters for palatability traits of steaks from Brahman cattle. *Journal of Animal Science*, 81(1), 54–60.
- Riojas, I., Badii, M. H., Guillen, A., García, M., & Abreu, J. L. (2018). La ganadería y el desarrollo sustentable. *Revista Daena: International Journal of Good Conscience*, 13(2), 77-102.
- Robinson, T. P., Thornton, P. K., Francesconi, G. N., Kruska, R. L., Chiozza, F., Notenbaert, A. M. O., ... & See, L. (2011). *Global livestock production systems*. FAO and ILRI.
- Rojas, E. R., & Gómez, U. N. (2005). Biometría y constantes clínicas del bovino criollo en el Centro de Investigación y Producción Chuquibambilla de Puno (Perú). *Archivos de Zootecnia*, 54(206), 233–236.
- Saccà, E., Ojong Bessong, W., Corazzin, M., Bovolenta, S., & Piasentier, E. (2018). Comparison of longissimus thoracis physical quality traits and the expression of tenderness-related genes between Goudali zebu breed and Italian Simmental× Goudali crossbreed. *Italian Journal of Animal Science*, 17(4), 851-858.
- Schenkel, F. S., Miller, S. P., Jiang, Z., Mandell, I. B., Ye, X., Li, H., & Wilton, J. W. (2006). Association of a single nucleotide polymorphism in the calpastatin gene

- with carcass and meat quality traits of beef cattle 1. *Journal of Animal Science*, 84(2), 291–299.
- Sensky, P. L., Parr, T., Bardsley, R. G., & Buttery, P. J. (2001). Meat tenderisation—the role of calpains. *Proceedings of the British Society of Animal Science*. pp. 239-242.
- Seong, P. N., Cho, S. H., Park, K. M., Kang, G. H., Park, B. Y., Moon, S. S., & Ba, H. Van. (2015). Characterization of chicken by-products by mean of proximate and nutritional compositions. *Korean Journal for Food Science of Animal Resources*, 35(2), 179–188.
- Sifuentes, A. M., Arellano, W., Parra, G. M., Ambriz, P., & López, L. A. (2015). Loci asociados con enfermedades genéticas y calidad de carne en bovinos Charolais mexicanos. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 6(4), 361-375.
- Sinclair, K. D., Lobley, G. E., Horgan, G. W., Kyle, D. J., Porter, A. D., Matthews, K. R., ... & Maltin, C. A. (2001). Factors influencing beef eating quality 1. Effects of nutritional regimen and genotype on organoleptic properties and instrumental texture. *Animal Science*, 72(2), 269-277.
- Single, R. M., & Thomson, G. (2016). Linkage disequilibrium: population genetics of multiple loci. *Encyclopedia of Evolutionary Biology*, 400-404.
- St Clair, L. E. (1994). Dientes. In R. Getty (Ed.), *Anatomía De Los Animales Domésticos* (5ta ed., p. 1022). Salvat Ciencia y Cultura Latinoamérica, S.A.
- Tatum, J. D., Belk, K. E., George, M. H., & Smith, G. C. (1999). Identification of quality management practices to reduce the incidence of retail beef tenderness problems: development and evaluation of a prototype quality system to produce tender beef. *Journal of Animal Science*, 77, 2112–2118.
- Tesson, V., Federighi, M., Cummins, E., Mota, J. de O., Guillou, S., & Boué, G. (2020). A systematic review of beef meat quantitative microbial risk assessment models. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 17(3), 688.
- Thompson, J. (2002). Managing meat tenderness. *Meat Science*, 62(3), 295-308.
- Torres-Rodríguez, P. V., Aranguren-Méndez, J. A., Portillo-Ríos, M. G., Rojas, I. M., & Chango-Oduber, R. (2015). Estudio de los polimorfismos CAPN316, CAPN4751 y CAST2959: relación con la terneza de la carne en el ganado criollo limonero. *Revista Científica*, 25(3), 232-238.
- Tothová, L., Čítek, J., Večerek, L., Hanusová, L., Voříšková, J., & Beneš, K. (2016). Association study of bovine candidate loci to meat quality. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*, 19(5), 9-10.

- Trevisan, A. J. B., De Almeida Lima, D., Sampaio, G. R., Soares, R. A. M., & Markowicz Bastos, D. H. (2016). Influence of home cooking conditions on Maillard reaction products in beef. *Food Chemistry*, *196*, 161–169.
- Urdaneta, M., Cuervo, A., Perea, Y., Añez, N., Izquierdo, G., González, Y., Contreras, G., Zambrano, S., & Landaeta-Hernández, A. (2008). Factores que afectan el número de dientes incisivos al nacer en becerros criollo limonero: Desgaste dentario hasta los 12 meses de edad. *Revista Científica*, *18*(5), 542–548.
- Vale, P., Gibbs, H., Vale, R., Christie, M., Florence, E., Munger, J., & Sabaini, D. (2019). The expansion of intensive beef farming to the Brazilian Amazon. *Global Environmental Change*, *57*, 101922.
- Vallejo, A., Poquioma, V., Yalta, C., & Veli, E. (2014b). Polimorfismos del gen BoLA DRB3–exón 2 en bovinos criollos peruanos mediante el método SSCP. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, *4*, 129–131.
- Vallejo, A., Risco, R., Yalta, C., & Veli, E. (2014a). Diversidad genética mitocondrial en poblaciones de bovinos criollos peruanos. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, *4*, 68–70.
- Van Eenennaam, A. L., Li, J., Thallman, R. M., Quaas, R. L., Dikeman, M. E., Gill, C. A., ... & Thomas, M. G. (2007). Validation of commercial DNA tests for quantitative beef quality traits. *Journal of Animal Science*, *85*(4), 891-900.
- Van Rensburg, E. J., Casey, N. H., Jordaan, J. C., & Webb, E. C. (2020). Price dynamics of red meat types in South Africa for the period 2013 to 2017. *Veterinary and Animal Science*, *9*, 100113.
- Warner, R. (2014). Measurements of water-holding capacity and color: Objective and subjective. *Encyclopedia of Meat Sciences*, *2*(November), pp. 164–171.
- Wells, D. N., (2014). Biotechnology in meat animal production | Cloning. In: *Encyclopedia of Meat Sciences (Second Edition). Reference Module in Food Science*, pp. 83-91.
- White, S. N., Casas, E., Wheeler, T. L., Shackelford, S. D., Koohmaraie, M., Riley, D. G., Chase, C. C., Johnson, D. D., Keele, J. W., & Smith, T. P. L. (2005). A new single nucleotide polymorphism in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent. *Journal of Animal Science*, *83*(9), 2001–2008.

- Wilkinson, C. E., McInturff, A., Miller, J. R., Yovovich, V., Gaynor, K. M., Calhoun, K., ... & Brashares, J. S. (2020). An ecological framework for contextualizing carnivore–livestock conflict. *Conservation Biology*, *34*(4), 854-867.
- Wu, S., Luo, X., Yang, X., Hopkins, D. L., Mao, Y., & Zhang, Y. (2020). Understanding the development of color and color stability of dark cutting beef based on mitochondrial proteomics. *Meat Science*, *163*, 108046.
- You, Y., Her, J. Y., Shafel, T., Kang, T., & Jun, S. (2020). Supercooling preservation on quality of beef steak. *Journal of Food Engineering*, *274*, 109840.
- Zhang, J., Zhang, Y., Zou, Y., & Zhang, W. (2021). Effects of ultrasound-assisted cooking on quality characteristics of spiced beef during cold storage. *LWT*, *136*, 110359
- Zhang, Y. M., Zhang, X. Z., Wang, T. T., Hopkins, D. L., Mao, Y. W., Liang, R. R., ... & Zhu, L. X. (2018). Implications of step-chilling on meat color investigated using proteome analysis of the sarcoplasmic protein fraction of beef *longissimus lumborum* muscle. *Journal of Integrative Agriculture*, *17*(9), 2118-2125.
- Zhu, Q., Xing, L., Hou, Q., Liu, R., & Zhang, W. (2021). Proteomics identification of differential S-nitrosylated proteins between the beef with intermediate and high ultimate pH using isobaric iodoTMT switch assay. *Meat Science*, *172*, 108321.

## Anexos

### Anexo 1. Descripción de obtención de muestras de bovinos criollos

Muestra	Procedencia	Código de muestra	Edad (años)	Sexo*	Condición corporal	Color	Fecha
11	Yerba Buena	YBM11-4	4.0	1	2.8	Negro	14/10/2020
12	Yerba Buena	YBH12-4	4.0	2	2.5	Bayo	14/10/2020
13	Molinopampa	MM13-4	4.0	1	2.8	Frijol	16/10/2020
14	Molinopampa	MH14-4	4.0	2	2.5	Negro	16/10/2020
15	Pomacochas	PH15-4.5	4.5	2	2.5	Café	19/10/2020
16	Pipus	PiM16-4.5	4.5	1	2.5	Frijol	19/10/2020
17	Yerba Buena	YBM17-3	3.0	1	2.8	Negro	21/10/2020
18	Cheto	ChH18-4	4.0	2	2.5	Frijol	23/10/2020
19	Pomacochas	PM19-4	4.0	1	2.5	Pajizo	23/10/2020
20	Pipus	PiM20-5	5.0	1	2.8	Negro	23/10/2020
21	Molinopampa	MM21-2.5	2.5	1	2.5	Frijol	23/10/2020
22	Molinopampa	MM22-3	3.0	1	2.5	Pinto	26/10/2020
23	Molinopampa	MM23-2	2.0	1	2.0	Atigrado	26/10/2020
24	Cheto	ChH24-5	5.0	2	2.5	Negro	30/10/2020
25	Pipus	PiM25-4	4.0	1	2.5	Negro	2/11/2020
26	Cheto	ChH-26-3	3.0	2	2.8	Atigrado	2/11/2020
27	Yerba Buena	YBH27-4	4.0	2	2.5	Atigrado	4/11/2020
28	Yerba Buena	YBH28-5	5.0	2	2.5	Atigrado	4/11/2020
29	Molinopampa	MH29-2.5	2.5	2	2.7	Barroso	6/11/2020
30	Molinopampa	MM30-4	4.0	1	3.0	Atigrado	9/11/2020
31	Pipus	PiM31-2	2.0	1	2.8	Atigrado	9/11/2020
32	Molinopampa	MM32-4	4.0	1	2.5	Pinto	11/11/2020
33	Cheto	ChH33-5	5.0	2	2.5	Colorada	13/11/2020
34	Pipus	PiH34-2.5	2.5	2	2.8	Colorada	13/11/2020
35	Cheto	ChH35-3	3.0	2	2.5	Negro	16/11/2020
36	Molinopampa	MH36-5	5.0	2	2.0	Blanco	16/11/2020
37	Pipus	PiM37-3	3.0	1	2.5	Pinto	16/11/2020
38	Pipus	PiH38-5	5.0	2	2.0	Negro	16/11/2020
39	Cheto	ChM39-3	3.0	1	2.5	Pinto	20/11/2020
40	Pipus	PiM40-5	5.0	1	2.5	Negro	23/11/2020
41	Cheto	ChH41-4	4.0	2	2.5	Negro	23/11/2020
42	Molinopampa	MM42-3	3.0	1	2.0	Negro	25/11/2020
43	Pipus	PiH43-5	5.0	2	2.0	Frijola	30/11/2020
44	Yerba Buena	YBM44-4	4.0	1	2.0	Colorada	30/11/2020
45	Taupa	TH45-5	5.0	2	2.5	Pinto	2/12/2020
46	Taupa	TM46-4	4.0	1	2.5	Atigrado	2/12/2020
47	Taupa	TH47-5	5.0	2	2.0	Negro	4/12/2020
48	Pomacochas	PM48-3	3.0	1	2.25	Negro	4/12/2020
49	Molinopampa	MH49-4	4.0	2	1.75	Negro	4/12/2020
50	Molinopampa	MH50-6	6.0	2	1.75	Negro	4/12/2020

51	Pipus	PiM51-6	6.0	1	1.5	Negro	4/12/2020
52	Molinopampa	MH52-6	6.0	2	2	Negro	4/12/2020
53	Cheto	ChH53-3	3.0	2	2	Negro	4/12/2020
54	Pomacochas	PM54-4	4	1	2.8	Colorada	11/12/2020
55	Pomacochas	PM55-5	5.0	1	2.5	Pinto	11/12/2020
56	Taupa	TM-56-4	4.0	1	2.8	Pinto	11/12/2020
57	Pomacochas	PM57-4	4.0	1	2.8	Atigrado	11/12/2020
58	Cheto	ChM58-5	5.0	1	2.0	Negro	11/12/2020
59	Pipus	PiM59-5	5.0	1	2.5	Pinto	11/12/2020
60	Pomacochas	PH60-6	6.0	2	2.0	Negro	14/12/2020
61	Pomacochas	PH61-5	5.0	2	2.5	Negro	16/11/2020
62	Pomacochas	PH62-6	6.0	2	2.3	Negro	18/12/2020
63	Pipus	PiM63-6	6.0	1	2.5	Negro	18/12/2020
64	Cheto	ChH64-6	6.0	2	2.5	Negro	21/12/2020
65	Pomacochas	PM65-6	6.0	1	2.5	Frijol	11/01/2021
66	Molinopampa	MH66-6	6.0	2	2.5	Pinto	11/01/2021
67	Molinopampa	MM67-6	6.0	1	2.8	Negro	13/01/2021
68	Molinopampa	MH68-6	6.0	2	2.5	Colorada	15/01/2021
69	Pipus	PiM69-3	3.0	1	3.0	Negro	15/01/2021
70	Molinopampa	MM70-6	6.0	1	2.8	Negro	15/01/2021
71	Molinopampa	MM71-6	6.0	1	2.3	Pinto	15/01/2021
72	Pomacochas	PM72-4	4.0	1	2.5	Negro	18/01/2021
73	Pomacochas	PM73-4	4.0	1	2.3	Negro	18/01/2021
74	Cheto	ChH74-6	6.0	2	2.0	Negro	18/01/2021
75	Taupa	TM75-7	7.0	1	2.8	Pinto	18/01/2021
76	Pipus	PiH76-7	7.0	2	2.5	Callejón overo barroso	18/01/2021
77	Pomacochas	PH77-7	7.0	2	2.3	Rosillo	18/01/2021
78	Pomacochas	PM78-3	3.0	1	2.0	Atigrado	20/01/2021
79	Cheto	ChH79-6	6.0	2	2.5	Negro	20/01/2021
80	Pipus	MH80-6	3.0	1	2.5	Blanco	22/01/2021
81	Cheto	ChH81-5	5.0	1	2.8	Negro	22/01/2021
82	Pipus	PiM82-5	5.0	1	2.5	Barroso	22/01/2021
83	Taupa	TH83-6	6.0	2	2.3	Callejón overo negro	22/01/2021
84	Pomacochas	PM84-3	5.0	1	2.3	Colorada	22/01/2021
85	Taupa	TM85-4	4.0	1	2.3	Negro	25/01/2021
86	Cheto	ChM86-4	4.0	1	2.8	Negro	25/01/2021
87	Taupa	TH87-6	6.0	2	2.0	Negro	25/01/2021
88	Taupa	TM88-3	3.0	1	2.3	Rosillo	25/01/2021
89	Taupa	TM89-6	6.0	1	2.3	Negro	27/01/2021
90	Molinopampa	MH90-7	7.0	2	2.3	Colorada	27/01/2021
91	Molinopampa	MM91-5	5.0	1	2.8	Pinto	29/01/2021
92	Cheto	ChH92-7	7.0	2	2.5	Blanco	29/01/2021
93	Pipus	PiM93-4	6.0	1	2.5	Negro	29/01/2021
94	Yerba Buena	YBM94-6	6.0	1	3.0	Rosillo	1/02/2021

95	Pipus	PiH95-6	6.0	2	2.3	Bayo	1/02/2021
96	Yerba Buena	YBH96-4	4.0	2	2.5	Colorada	1/02/2021
97	Pipus	PiM97-3	3.0	1	2.3	Negro	1/02/2021
98	Yerba Buena	YBM98-3	3.0	1	2.5	Jalmado blanco	3/02/2021
99	Pipus	PiM99-3	3.0	1	2.5	Negro	3/02/2021
100	Cheto	ChM100-2	2.0	1	2.5	Negro	3/02/2021
101	Yerba Buena	YBH101-6	6	2	3	Negro	5/02/2021
102	Yerba Buena	YBM102-2	2	1	2	Bayo	8/02/2021
103	Cheto	ChH103-5	5	2	2.25	Colorada	8/02/2021
104	Pipus	PiH104-7	7	2	2.5	Negro	8/02/2021
105	Molinopampa	MH105-4	4	2	2.5	Jalmado blanco	10/02/2021
106	Yerba Buena	YBM106-7	7	1	3	Negro	12/02/2021
107	Taupa	TM107-3	3	1	3	Negro	12/02/2021
108	Pomacochas	PM108-3	3	1	2.25	Negro	12/02/2021
109	Taupa	TM109-2.5	4.0	1	2.5	Atigrado	12/02/2021
110	Molinopampa	MM110-2.5	7.0	2	2.5	Blanco	12/02/2021

\*1: macho y 2 hembra.

Anexo 2. Efecto de interacción de procedencia\*genotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 en indicadores de carne de bovino criollo

Genotipos CAPN-530		GG						GA						AA					
		Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Tauca	Yerba Buena	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Tauca	Yerba Buena	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Tauca	Yerba Buena
Peso Vivo (kg)	Media	340.77	385.71	359.83	308.27	362.67	417.22	²	289.00	328.00	311.00	²	325.00	404.80	361.67	329.29	346.67	326.25	358.00
	Desv. Error	16.93	16.31	17.62	18.40	20.34	20.34		61.03	61.03	43.15		61.03	27.29	24.91	23.07	35.23	30.51	43.15
Peso carcasa (kg)	Media	138.69	166.50	140.67	126.18	144.00	194.22	²	105.00	108.00	131.00	²	102.00	193.20	162.00	143.00	149.33	136.00	174.50
	Desv. Error	13.73	13.23	14.29	14.93	16.50	16.50		49.51	49.51	35.01		49.51	22.14	20.21	18.71	28.58	24.75	35.01
Rend. Carcasa (%)	Media	0.40	0.43	0.39	0.41	0.40	0.46	²	0.36	0.33	0.42	²	0.31	0.46	0.44	0.43	0.42	0.41	0.47
	Desv. Error	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03		0.08	0.08	0.06		0.08	0.04	0.03	0.03	0.05	0.04	0.06
pH-0d	Media	6.60	6.63	6.66	6.55	6.75	6.69	²	6.14	6.74	6.69	²	7.19	6.59	6.71	6.64	6.44	6.64	6.42
	Desv. Error	0.08	0.07	0.08	0.08	0.09	0.09		0.27	0.27	0.19		0.27	0.12	0.11	0.10	0.16	0.14	0.19
pH-1d	Media	5.82	5.74	5.83	5.96	5.92	5.77	²	5.93	5.95	5.62	²	5.90	5.87	5.77	5.78	5.73	5.74	5.66
	Desv. Error	0.06	0.06	0.07	0.07	0.08	0.08		0.23	0.23	0.17		0.23	0.10	0.10	0.09	0.13	0.12	0.17
pH-2d	Media	5.72	5.72	5.80	5.86	5.84	5.68	²	6.03	5.83	5.61	²	5.79	5.82	5.79	5.75	5.75	5.70	5.51
	Desv. Error	0.06	0.06	0.06	0.07	0.07	0.07		0.22	0.22	0.15		0.22	0.10	0.09	0.08	0.13	0.11	0.15
pH-7d	Media	5.65	5.71	5.72	5.73	5.80	5.67	²	5.86	5.75	6.10	²	5.61	5.82	5.70	5.68	5.69	5.73	5.87
	Desv. Error	0.05	0.05	0.06	0.06	0.06	0.06		0.19	0.19	0.14		0.19	0.09	0.08	0.07	0.11	0.10	0.14
pH-14d	Media	5.65	5.69	5.72	5.85	5.81	5.68a	²	5.82	5.79	6.01	²	5.62	5.85	5.71	5.72	5.63	5.59	6.09b
	Desv. Error	0.06	0.06	0.06	0.06	0.07	0.07		0.21	0.21	0.15		0.21	0.09	0.09	0.08	0.12	0.10	0.15
pH-21d	Media	5.80	5.73	5.70	5.86	5.88	6.00	²	5.95	5.85	6.12	²	5.64	5.75	5.86	5.72	5.70	5.67	5.95
	Desv. Error	0.08	0.08	0.09	0.09	0.10	0.10		0.30	0.30	0.22		0.30	0.14	0.12	0.11	0.18	0.15	0.22
L*	Media	33.40	32.03	32.26	32.62	31.94	31.68	²	31.37	32.01	33.50	²	29.86	32.13	33.42	32.31	31.02	30.81	29.43
	Desv. Error	0.56	0.54	0.58	0.61	0.67	0.67		2.01	2.01	1.42		2.01	0.90	0.82	0.76	1.16	1.00	1.42
a*	Media	16.57	16.38	16.15	17.04	16.53	16.15	²	16.70	17.47	17.28	²	15.85	16.28	16.55	17.18	15.71	16.57	14.22
	Desv. Error	0.40	0.39	0.42	0.43	0.48	0.48		1.44	1.44	1.02		1.44	0.64	0.59	0.54	0.83	0.72	1.02
b*	Media	2.31	1.51	1.54	1.77	1.80	1.59	²	2.21	2.10	2.84	²	0.92	1.39	2.12	1.60	1.21	1.59	0.24
	Desv. Error	0.27	0.26	0.28	0.29	0.33	0.33		0.98	0.98	0.69		0.98	0.44	0.40	0.37	0.56	0.49	0.69
C*	Media	16.75	16.50	16.24	17.15	16.68	16.26	²	16.85	17.60	17.53	²	15.89	16.35	16.72	17.28	15.76	16.66	14.23
	Desv. Error	0.42	0.40	0.43	0.45	0.50	0.50		1.50	1.50	1.06		1.50	0.67	0.61	0.57	0.87	0.75	1.06
H*	Media	7.85	5.11	5.37	5.80	6.03	5.65	²	7.53	6.83	9.33	²	3.33	4.81	7.22	5.11	4.40	5.45	0.89
	Desv. Error	0.84	0.81	0.88	0.92	1.01	1.01		3.04	3.04	2.15		3.04	1.36	1.24	1.15	1.75	1.52	2.15
PAPC-0d (%)	Media	21.96	23.36	20.40c	23.85A	23.40	23.32	²	17.18	39.09a	11.31C	²	25.84	22.36	22.50	23.64b	16.51B	21.35	25.04
	Desv. Error	1.21	1.16	1.26	1.31	1.45	1.45		4.35	4.35	3.08		4.35	1.95	1.78	1.65	2.51	2.18	3.08
PAPC-1d (%)	Media	32.71	35.47	29.66	27.01	24.24	28.66	²	29.44	35.83	33.29	²	22.84	24.35	33.16	31.94	23.55	26.95	35.61
	Desv. Error	2.29	2.21	2.38	2.49	2.75	2.75		8.25	8.25	5.84		8.25	3.69	3.37	3.12	4.77	4.13	5.84
PAPC-2d (%)	Media	34.54	37.03	27.62	27.61	28.51	27.94	²	28.86	39.23	44.35	²	23.67	30.67	24.64	29.24	24.33	26.29	33.01
	Desv. Error	2.76	2.66	2.87	3.00	3.31	3.31		9.94	9.94	7.03		9.94	4.44	4.06	3.76	5.74	4.97	7.03
PAPC-7d (%)	Media	20.40	20.03	18.41	21.67	23.59	20.96	²	17.92	31.40	19.70	²	23.51	19.07	18.68	22.76	16.31	21.14	21.96
	Desv. Error	1.72	1.65	1.79	1.86	2.06	2.06		6.18	6.18	4.37		6.18	2.77	2.53	2.34	3.57	3.09	4.37
PAPC-14d (%)	Media	22.31	19.50	21.04	22.73	23.43	19.93b	²	28.16	34.99	16.63	²	23.22ab	18.01	24.11	22.03	17.56	20.52	38.65a
	Desv. Error	1.91	1.84	1.99	2.08	2.30	2.30		6.89	6.89	4.88		6.89	3.08	2.81	2.61	3.98	3.45	4.88
PAPC-21d (%)	Media	19.51	20.58	19.86	23.16	21.27	16.83b	²	12.51	31.69	19.69	²	27.99ab	21.29	19.91	20.00	22.99	21.35	39.56a
	Desv. Error	1.72	1.66	1.79	1.87	2.07	2.07		6.21	6.21	4.39		6.21	2.78	2.54	2.35	3.59	3.11	4.39
PAPG-1d (%)	Media	2.99	2.02	1.81	3.14	1.57	1.70	²	4.17	1.10	2.74	²	0.43	1.96	1.82	2.09	2.15	1.90	1.64
	Desv. Error	0.50	0.48	0.52	0.54	0.60	0.60		1.80	1.80	1.28		1.80	0.81	0.74	0.68	1.04	0.90	1.28
PAPG-2d (%)	Media	2.05	2.33b	2.55	2.60	1.77	2.05	²	15.83a	1.36	1.45	²	1.98	2.32	3.39b	1.53	0.96	1.34	1.55
	Desv. Error	0.46	0.44	0.48	0.50	0.55	0.55		1.66	1.66	1.18		1.66	0.74	0.68	0.63	0.96	0.83	1.18
Humedad-1d (%)	Media	76.35	75.25	75.53	78.37	76.50	74.32	²	71.72	77.71	73.71	²	72.15	75.95	75.24	73.00	75.51	74.84	79.02
	Desv. Error	1.23	1.18	1.28	1.34	1.48	1.48		4.43	4.43	3.13		4.43	1.98	1.81	1.67	2.56	2.22	3.13
Humedad-2d (%)	Media	72.50	75.65	75.15	76.52	75.37	73.29	²	70.40	76.24	72.46	²	74.01	70.06	76.47	76.37	75.99	74.63	79.45
	Desv. Error	1.92	1.85	2.00	2.09	2.31	2.31		6.93	6.93	4.90		6.93	3.10	2.83	2.62	4.00	3.47	4.90

Adhesividad-0d (mJ)	Media	131.098	144.361	208.761	129.067	103.424	136.92b	ª	92.840	418.580	57.120	ª	624.70a	106.876	155.592	184.306	184.073	91.725	112.27b
	Desv. Error	32.07	30.91	33.38	34.87	38.55	38.55		115.65	115.65	81.77		115.65	51.72	47.21	43.71	66.77	57.82	81.77
Adhesividad-7d (mJ)	Media	220.86	169.74	229.52	216.61	512.99	160.09	ª	156.46	590.46	29.98	ª	212.84	169.56	154.38	212.56	72.59	180.53	196.19
	Desv. Error	54.10	52.13	56.31	58.82	65.02	65.02		195.07	195.07	137.93		195.07	87.24	79.64	73.73	112.62	97.53	137.93
Adhesividad-14d (mJ)	Media	146.00	271.45	221.42	166.64	89.58	224.89	ª	51.08	426.80	111.95	ª	416.56	153.02	133.64	127.84	46.34	72.37	64.14
	Desv. Error	47.35	45.63	49.28	51.47	56.91	56.91		170.72	170.72	120.72		170.72	76.35	69.70	64.53	98.56	85.36	120.72
Adhesividad-21d (mJ)	Media	141.18	214.12	173.42	64.13	167.46	166.21	ª	25.08	299.96	43.88	ª	264.38	108.10	83.14	212.02	113.63	58.45	104.81
	Desv. Error	41.67	40.15	43.37	45.30	50.08	50.08		150.24	150.24	106.24		150.24	67.19	61.34	56.79	86.74	75.12	106.24
Cohesividad-0d	Media	0.96	0.96	0.93	1.05	0.92	0.97	ª	1.11	1.14	1.19	ª	1.07	0.78	0.95	0.83	0.96	1.00	0.92
	Desv. Error	0.07	0.07	0.07	0.07	0.08	0.08		0.24	0.24	0.17		0.24	0.11	0.10	0.09	0.14	0.12	0.17
Cohesividad-7d	Media	1.53	1.07	1.66	1.04	1.15	1.07	ª	0.97	1.20	1.18	ª	0.97	1.06	1.10	1.43	1.12	1.07	1.04
	Desv. Error	0.26	0.25	0.27	0.29	0.32	0.32		0.95	0.95	0.67		0.95	0.42	0.39	0.36	0.55	0.47	0.67
Cohesividad-14d	Media	1.13	0.92	1.16	1.03	1.26	1.07	ª	1.03	0.95	1.19	ª	0.88	1.09	1.11	1.06	1.13	1.04	1.14
	Desv. Error	0.07	0.06	0.07	0.07	0.08	0.08		0.24	0.24	0.17		0.24	0.11	0.10	0.09	0.14	0.12	0.17
Cohesividad-21d	Media	1.46	1.33	1.18	1.15	1.43	1.11	ª	1.35	1.03	1.20	ª	1.19	1.41	1.27	1.03	1.12	1.29	0.59
	Desv. Error	0.17	0.16	0.18	0.19	0.20	0.20		0.61	0.61	0.43		0.61	0.27	0.25	0.23	0.35	0.31	0.43
FCWB-0d (N)	Media	99.13	100.80	118.29	94.68	73.04	100.17	ª	91.65	74.73	67.58	ª	89.97	103.97	77.86	104.79	151.57	117.08	121.70
	Desv. Error	11.41	10.99	11.87	12.40	13.71	13.71		41.13	41.13	29.08		41.13	18.39	16.79	15.54	23.74	20.56	29.08
FCWB-7d (N)	Media	103.16	84.93	92.84	89.26	112.78	79.26	ª	64.90	71.16	64.28	ª	124.00	80.21	107.26	118.92	82.75	119.92	64.94
	Desv. Error	9.04	8.71	9.40	9.82	10.86	10.86		32.58	32.58	23.04		32.58	14.57	13.30	12.31	18.81	16.29	23.04
FCWB-14d (N)	Media	74.90	83.07	67.61	70.31	65.19	58.89	ª	46.70	94.69	71.45	ª	83.50	57.73	96.93	72.96	74.95	82.18	49.37
	Desv. Error	7.55	7.27	7.86	8.21	9.07	9.07		27.22	27.22	19.25		27.22	12.17	11.11	10.29	15.72	13.61	19.25
FCWB-21d (N)	Media	51.82	57.32	47.75	42.01	49.27	51.38	ª	38.93	63.15	40.61	ª	63.86	44.86	44.01	54.84	45.29	45.38	36.56
	Desv. Error	5.18	5.00	5.40	5.64	6.23	6.23		18.69	18.69	13.22		18.69	8.36	7.63	7.06	10.79	9.35	13.22
Elasticidad-0d (mm)	Media	23.60	23.65	25.93	24.27	26.66	25.42	ª	29.58	23.83	22.35	ª	29.17	23.20	26.86	25.16	24.91	25.06	21.97
	Desv. Error	0.92	0.88	0.96	1.00	1.10	1.10		3.31	3.31	2.34		3.31	1.48	1.35	1.25	1.91	1.66	2.34
Elasticidad-7d (mm)	Media	25.12	24.53	26.69	25.61	31.17	24.26b	ª	27.60	29.65	17.58	ª	39.69a	24.03	27.40	23.84	20.64	25.82	24.09b
	Desv. Error	1.35	1.30	1.41	1.47	1.62	1.62		4.87	4.87	3.44		4.87	2.18	1.99	1.84	2.81	2.44	3.44
Elasticidad-14d (mm)	Media	26.21	24.12	25.01	22.01	25.41	25.98	ª	19.00	36.92	21.79	ª	23.91	25.34	27.42	24.67	19.21	21.04	26.69
	Desv. Error	1.64	1.58	1.71	1.79	1.97	1.97		5.92	5.92	4.19		5.92	2.65	2.42	2.24	3.42	2.96	4.19
Elasticidad-21d (mm)	Media	24.51	24.42	27.69	20.20	23.45	25.44	ª	15.14	25.54	21.90	ª	30.45	27.78	26.56	23.75	20.35	20.51	24.63
	Desv. Error	1.72	1.66	1.79	1.87	2.07	2.07		6.20	6.20	4.38		6.20	2.77	2.53	2.34	3.58	3.10	4.38
Gomosidad-0d (N)	Media	98.46	109.39	104.41	96.75	62.12	70.06	ª	101.40	84.49	74.53	ª	94.38	79.14	84.90	86.45	132.22	113.48	72.89
	Desv. Error	10.96	10.57	11.41	11.92	13.18	13.18		39.53	39.53	27.95		39.53	17.68	16.14	14.94	22.82	19.77	27.95
Gomosidad-7d (N)	Media	105.65	76.73	92.79	83.24	124.27	84.68	ª	62.04	81.69	71.41	ª	114.29	82.68	82.99	103.79	86.05	120.04	54.05
	Desv. Error	8.82	8.50	9.18	9.59	10.60	10.60		31.81	31.81	22.49		31.81	14.22	12.99	12.02	18.36	15.90	22.49
Gomosidad-14d (N)	Media	76.12	72.60	64.20	69.67	79.07	58.06	ª	47.62	89.14	75.49	ª	73.41	60.69	74.65	79.48	83.54	83.18	85.93
	Desv. Error	7.58	7.30	7.89	8.24	9.11	9.11		27.32	27.32	19.32		27.32	12.22	11.15	10.33	15.77	13.66	19.32
Gomosidad-21d (N)	Media	51.86	54.61	54.20	41.79	52.52	50.55	ª	49.96	65.00	45.60	ª	75.77	58.25	52.19	56.67	49.26	55.29	24.37
	Desv. Error	4.78	4.60	4.97	5.19	5.74	5.74		17.22	17.22	12.17		17.22	7.70	7.03	6.51	9.94	8.61	12.17
Masticabilidad-0d (mJ)	Media	2323.76	2726.12	2664.11	2467.59	1711.83	1822.89	ª	3003.26	2015.62	1689.99	ª	2754.44	1945.51	2217.47	2179.52	3419.29	2702.80	1673.44
	Desv. Error	295.53	284.78	307.60	321.28	355.19	355.19		1065.56	1065.56	753.46		1065.56	476.53	435.01	402.74	615.20	532.78	753.46
Masticabilidad-7d (mJ)	Media	2718.61	1899.76	2466.00	2203.49	3946.95	2090.50	ª	1748.08	2421.26	1372.18	ª	4534.34	2056.46	2292.57	2715.08	1840.13	3152.20	1314.11
	Desv. Error	289.62	279.08	301.44	314.85	348.08	348.08		1044.23	1044.23	738.38		1044.23	466.99	426.31	394.68	602.89	522.12	738.38
Masticabilidad-14d (mJ)	Media	1930.70	1928.63	1756.85	1610.11	2031.35	1546.76	ª	915.90	3288.90	1789.00	ª	1724.50	1549.65	2168.01	1731.08	1683.59	1960.02	1365.82
	Desv. Error	254.64	245.38	265.04	276.82	306.04	306.04		918.11	918.11	649.20		918.11	410.59	374.82	347.01	530.07	459.06	649.20
Masticabilidad-21d (mJ)	Media	1291.61	1430.87	1483.38	881.11	1240.88	1409.08	ª	760.52	1697.64	1126.98	ª	2313.58	1604.51	1393.22	1452.27	1095.44	1076.20	1250.48
	Desv. Error	152.78	147.22	159.02	166.09	183.62	183.62		550.85	550.85	389.51		550.85	246.35	224.88	208.20	318.03	275.43	389.51

a: Esta combinación de niveles de factores no se observa en la procedencia, por lo tanto, la media marginal de población correspondiente no se puede estimar.

Anexo 3. Efecto de interacción de procedencia\*genotipos de la región secuenciada del gen CAPN1 en indicadores de carne de bovino criollo

Genotipos CAPN-316		GG						CC					
		Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Taupa	Yerba Buena	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomacochas	Taupa	Yerba Buena
Peso Vivo (kg)	Media	358.400	372.938	350.056	323.182	352.500	369.429	359.333	378.400	325.000	299.600	348.000	442.000
	Desv. Error	16.112	15.601	14.708	18.815	19.733	23.586	36.028	27.907	44.125	27.907	36.028	27.907
Peso carcasa (kg)	Media	158.933	160.563	141.278	140.091	138.500	160.286	128.333	167.800	127.000	111.400	151.667	215.400
	Desv. Error	12.778	12.373	11.665	14.922	15.650	18.706	28.573	22.133	34.995	22.133	28.573	22.133
Rend. Carcasa (%)	Media	0.431	0.424	0.400	0.428	0.391	0.429	0.353	0.434	0.385	0.372	0.437	0.474
	Desv. Error	0.021	0.020	0.019	0.024	0.025	0.030	0.046	0.036	0.056	0.036	0.046	0.036
pH-0d	Media	6.621	6.606	6.687	6.473	6.678	6.630	6.467	6.714	6.390	6.706	6.837	6.766
	Desv. Error	0.070	0.068	0.064	0.082	0.085	0.102	0.156	0.121	0.191	0.121	0.156	0.121
pH-1d	Media	5.797	5.793	5.820	5.920	5.871	5.711	6.040	5.648	5.820	5.766	5.850	5.834
	Desv. Error	0.060	0.058	0.055	0.070	0.073	0.087	0.134	0.103	0.164	0.103	0.134	0.103
pH-2d	Media	5.722	5.799	5.786	5.810	5.801	5.650	5.880	5.624	5.740	5.806	5.773	5.670
	Desv. Error	0.056	0.055	0.051	0.066	0.069	0.082	0.126	0.098	0.154	0.098	0.126	0.098
pH-7d	Media	5.721	5.736	5.708	5.778	5.782	5.687	5.583	5.640	5.690	5.754	5.763	5.720
	Desv. Error	0.051	0.050	0.047	0.060	0.063	0.075	0.115	0.089	0.141	0.089	0.115	0.089
pH-14d	Media	5.717	5.720	5.736	5.831	5.739	5.749	5.667	5.632	5.605	5.824	5.740	5.740
	Desv. Error	0.058	0.056	0.053	0.067	0.070	0.084	0.129	0.100	0.158	0.100	0.129	0.100
pH-21d	Media	5.749	5.803	5.711	5.835	5.788	6.050	5.953	5.690	5.725	5.920	5.900	5.828
	Desv. Error	0.078	0.075	0.071	0.091	0.095	0.114	0.174	0.135	0.213	0.135	0.174	0.135
L*	Media	32.951	32.477	32.411	32.740	31.375	32.014	33.530	32.136	30.970	31.744	32.317	29.944
	Desv. Error	0.517	0.501	0.472	0.604	0.633	0.757	1.156	0.896	1.416	0.896	1.156	0.896
a*	Media	16.435	16.418	16.569	16.945	16.480	16.973	16.743	16.534	16.655	16.548	16.767	14.172
	Desv. Error	0.356	0.345	0.325	0.416	0.436	0.521	0.796	0.617	0.975	0.617	0.796	0.617
b*	Media	1.955	1.891	1.645	1.977	1.757	1.810	2.563	1.168	1.040	1.408	1.670	0.616
	Desv. Error	0.251	0.243	0.229	0.293	0.307	0.367	0.560	0.434	0.686	0.434	0.560	0.434
C*	Media	16.567	16.574	16.668	17.077	16.620	17.086	17.010	16.602	16.695	16.618	16.850	14.208
	Desv. Error	0.371	0.360	0.339	0.434	0.455	0.544	0.830	0.643	1.017	0.643	0.830	0.643
H*	Media	6.731	6.439	5.556	6.526	5.901	5.949	8.367	3.868	3.510	4.780	5.677	2.858
	Desv. Error	0.791	0.766	0.722	0.923	0.968	1.157	1.768	1.370	2.165	1.370	1.768	1.370
PAPC-0d (%)	Media	20.959	21.314	22.253	18.924	22.169	23.737	27.623	27.626	24.390	25.274	24.757	23.930
	Desv. Error	1.200	1.162	1.095	1.401	1.469	1.756	2.683	2.078	3.286	2.078	2.683	2.078
PAPC-1d (%)	Media	29.828	33.434	30.440	25.581	24.993	30.726	33.173	38.010	33.690	30.582	25.357	27.384
	Desv. Error	2.148	2.080	1.961	2.508	2.630	3.144	4.803	3.720	5.882	3.720	4.803	3.720
PAPC-2d (%)	Media	32.707	31.266	28.341	29.171	27.869	30.303	37.270	38.968	32.635	28.896	27.700	25.798
	Desv. Error	2.669	2.584	2.437	3.117	3.269	3.907	5.968	4.623	7.310	4.623	5.968	4.623
PAPC-7d (%)	Media	18.930	18.567	20.148	19.872	22.527	21.266	25.517	22.666	24.505	21.608	23.870	21.450
	Desv. Error	1.583	1.533	1.445	1.849	1.939	2.317	3.540	2.742	4.335	2.742	3.540	2.742
PAPC-14d (%)	Media	20.349	22.242	22.310	18.931	22.901	18.989	24.940	17.996	20.065	25.556	21.310	29.388
	Desv. Error	1.842	1.784	1.682	2.151	2.256	2.697	4.119	3.191	5.045	3.191	4.119	3.191
PAPC-21d (%)	Media	19.615	19.989	21.087	22.776	21.214	16.899	21.970	20.050	15.235	22.520	21.570	28.060
	Desv. Error	1.723	1.668	1.573	2.012	2.110	2.522	3.853	2.985	4.719	2.985	3.853	2.985
PAPG-1d (%)	Media	2.697	1.870	1.947	1.958	1.630	1.819	2.750	2.674	1.230	4.980	1.800	1.258
	Desv. Error	0.437	0.423	0.399	0.510	0.535	0.639	0.976	0.756	1.196	0.756	0.976	0.756
PAPG-2d (%)	Media	2.137	3.606	2.202	1.447	1.593	2.010	2.070	2.210	1.510	3.688	1.777	1.892
	Desv. Error	0.544	0.527	0.497	0.636	0.667	0.797	1.217	0.943	1.491	0.943	1.217	0.943
Humedad-1d (%)	Media	76.196	74.664	74.440	78.569	76.147	75.486	76.463	76.402	77.540	74.344	75.447	74.126
	Desv. Error	1.135	1.099	1.036	1.326	1.391	1.662	2.539	1.966	3.109	1.966	2.539	1.966
Humedad-2d (%)	Media	71.011	75.491	75.347	77.014	75.087	76.997	75.880	76.094	78.165	73.496	75.333	70.710
	Desv. Error	1.731	1.677	1.581	2.022	2.121	2.535	3.872	2.999	4.742	2.999	3.872	2.999

Adhesividad-0d (mJ)	Media	122.033	125.058	214.398	122.758	93.704	132.904	136.053	209.306	177.340	147.172	120.227	230.238
	Desv. Error	32.083	31.064	29.287	37.464	39.293	46.964	71.739	55.569	87.862	55.569	71.739	55.569
Adhesividad-7d (mJ)	Media	168.045	156.809	262.531	200.320	382.530	159.774	399.447	190.044	53.515	91.388	504.580	185.516
	Desv. Error	51.079	49.457	46.629	59.648	62.559	74.773	114.217	88.472	139.887	88.472	114.217	88.472
Adhesividad-14d (mJ)	Media	106.52b	131.04B	198.290	142.518	84.318	218.889	355.10a	511.30A	204.740	125.648	84.173	207.320
	Desv. Error	39.588	38.331	36.138	46.228	48.485	57.950	88.521	68.568	108.415	68.568	88.521	68.568
Adhesividad-21d (mJ)	Media	118.983	124.878	175.938	70.940	124.246	198.100	197.040	304.712	349.090	70.760	166.140	116.640
	Desv. Error	37.475	36.285	34.210	43.761	45.897	54.858	83.797	64.909	102.629	64.909	83.797	64.909
Cohesividad-0d	Media	0.903	0.961	0.907	1.133	0.950	1.071	0.927	0.974	0.870	0.866	0.933	0.832
	Desv. Error	0.061	0.059	0.056	0.071	0.075	0.089	0.136	0.106	0.167	0.106	0.136	0.106
Cohesividad-7d	Media	1.471	1.091	1.596	1.098	1.127	1.103	1.047	1.028	1.200	1.022	1.123	0.992
	Desv. Error	0.240	0.233	0.219	0.280	0.294	0.352	0.537	0.416	0.658	0.416	0.537	0.416
Cohesividad-14d	Media	1.105	1.006	1.112	1.114	1.225	1.077	1.173	0.896	1.170	0.978	1.090	1.050
	Desv. Error	0.062	0.060	0.057	0.073	0.076	0.091	0.139	0.108	0.170	0.108	0.139	0.108
Cohesividad-21d	Media	1.511	1.218	1.121	1.088	1.445	1.101	1.103	1.626	1.130	1.276	1.207	0.938
	Desv. Error	0.153	0.148	0.140	0.179	0.188	0.224	0.343	0.265	0.420	0.265	0.343	0.265
FCWB-0d (N)	Media	96.166	97.014	111.476	103.008	88.193	93.291	122.027	83.568	110.610	99.646	81.247	116.376
	Desv. Error	10.981	10.633	10.025	12.823	13.449	16.075	24.555	19.020	30.074	19.020	24.555	19.020
FCWB-7d (N)	Media	96.171	93.474	102.459	91.777	113.544	73.877	99.843	80.374	86.720	69.830	119.763	90.010
	Desv. Error	8.605	8.332	7.855	10.048	10.539	12.596	19.241	14.904	23.565	14.904	19.241	14.904
FCWB-14d (N)	Media	69.756	86.703	71.306	78.455	67.955	61.507	71.977	80.798	66.640	55.622	78.633	56.338
	Desv. Error	7.056	6.832	6.441	8.239	8.642	10.329	15.777	12.221	19.323	12.221	15.777	12.221
FCWB-21d (N)	Media	51.823	54.233	51.961	46.939	47.028	50.543	40.203	47.530	42.355	32.568	51.553	49.128
	Desv. Error	4.771	4.619	4.355	5.571	5.843	6.984	10.668	8.263	13.065	8.263	10.668	8.263
Elasticidad-0d (mm)	Media	23.723	24.709	25.327	23.655	25.721	24.734	22.323	25.308	27.600	25.232	27.647	25.758
	Desv. Error	0.875	0.847	0.799	1.022	1.072	1.281	1.956	1.515	2.396	1.515	1.956	1.515
Elasticidad-7d (mm)	Media	24.905	26.039	25.688	24.498	29.808	25.511	24.363	23.740	27.215	21.854	28.570	25.524
	Desv. Error	1.369	1.326	1.250	1.599	1.677	2.005	3.062	2.372	3.750	2.372	3.062	2.372
Elasticidad-14d (mm)	Media	24.991	24.533	25.812	23.139	25.925	25.889	30.837	25.732	22.555	17.756	17.873	25.970
	Desv. Error	1.479	1.432	1.350	1.727	1.811	2.165	3.307	2.561	4.050	2.561	3.307	2.561
Elasticidad-21d (mm)	Media	24.385	23.293	26.657	20.454	23.312	25.226	30.603	28.744	22.090	20.404	19.997	26.418
	Desv. Error	1.563	1.514	1.427	1.826	1.915	2.289	3.496	2.708	4.282	2.708	3.496	2.708
Gomosidad-0d (N)	Media	81.66b	92.81B	90.79y	107.972	80.690	74.931	150.24a	131.46A	154.19z	84.444	68.700	69.232
	Desv. Error	9.617	9.312	8.779	11.231	11.779	14.078	21.505	16.658	26.338	16.658	21.505	16.658
Gomosidad-7d (N)	Media	100.333	80.373	95.933	90.479	120.238	81.831	93.967	69.646	97.450	64.268	132.073	82.344
	Desv. Error	8.158	7.899	7.447	9.526	9.991	11.942	18.242	14.130	22.341	14.130	18.242	14.130
Gomosidad-14d (N)	Media	73.288	72.051	70.322	82.243	79.373	57.101	64.553	71.836	75.025	52.670	83.530	73.628
	Desv. Error	6.930	6.710	6.326	8.092	8.487	10.144	15.495	12.003	18.978	12.003	15.495	12.003
Gomosidad-21d (N)	Media	55.919	52.259	56.704	46.623	53.143	47.596	42.223	58.292	45.720	37.168	54.117	49.256
	Desv. Error	4.453	4.311	4.065	5.200	5.454	6.518	9.957	7.713	12.195	7.713	9.957	7.713
Masticabilidad-0d (mJ)	Media	2036.477	2355.108	2262.837	2678.205	2038.412	1898.689	3129.763	3358.400	4255.290	2264.228	1944.520	1843.300
	Desv. Error	262.900	254.552	239.994	307.001	321.986	384.847	587.863	455.357	719.982	455.357	587.863	455.357
Masticabilidad-7d (mJ)	Media	2559.019	2113.385	2535.382	2297.356	3638.180	2022.460	2412.967	1657.188	2690.980	1446.452	3916.527	2363.976
	Desv. Error	275.867	267.107	251.831	322.143	337.867	403.828	616.858	477.816	755.493	477.816	616.858	477.816
Masticabilidad-14d (mJ)	Media	1818.455	1888.896	1839.901	1918.375	2095.910	1572.189	1856.853	2140.488	1685.240	1047.576	1721.047	1474.332
	Desv. Error	233.343	225.933	213.012	272.486	285.785	341.579	521.770	404.162	639.036	404.162	521.770	404.162
Masticabilidad-21d (mJ)	Media	1393.855	1295.348	1530.386	1025.991	1195.779	1358.503	1301.873	1685.288	1058.580	789.308	1171.627	1597.340
	Desv. Error	140.471	136.010	128.232	164.035	172.041	205.628	314.102	243.303	384.695	243.303	314.102	243.303

Anexo 4. Efecto de interacción de procedencia\*genotipos de la región secuenciada del gen CAST en indicadores de carne de bovino criollo

Genotipos CAST-2959	AA						AG						GG						
	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomocochas	Taupa	Yerba Buena	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomocochas	Taupa	Yerba Buena	Cheto	Molinopampa	Pipus	Pomocochas	Taupa	Yerba Buena	
Peso Vivo (kg)	Media	369.14	369.92	353.89a	320.33	344.00	375.43	291.00	366.20	210.0b	336.00	364.00	433.60	413.00	406.33	371.0a	201.00	382.50	ª
	Desv. Error	15.85	16.45	13.98	17.12	18.76	22.42	34.25	26.53	59.31	34.25	59.31	26.53	59.31	34.25	59.31	59.31	41.94	
Peso carcasa (kg)	Media	156.29	158.69	142.17	130.17	142.70	157.43	127.67	142.40	82.00	153.33	121.00	219.40	198.00	211.00	156.00	76.00	146.00	ª
	Desv. Error	13.03	13.52	11.49	14.07	15.42	18.43	28.15	21.80	48.75	28.15	48.75	21.80	48.75	28.15	48.75	48.75	34.47	
Rend. Carcasa (%)	Media	0.41	0.42	0.40	0.40	0.41	0.41	0.42	0.39	0.39	0.45	0.33	0.50	0.48	0.52	0.42	0.38	0.38	ª
	Desv. Error	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	0.05	0.04	0.08	0.05	0.08	0.04	0.08	0.05	0.08	0.08	0.06	
Cond. Corporal	Media	2.46	2.40	2.43	2.42	2.48	2.50	2.33	2.40	2.50	2.33	2.00	2.70	2.50	2.42	2.50	2.00	2.38	ª
	Desv. Error	0.08	0.09	0.07	0.09	0.10	0.12	0.18	0.14	0.31	0.18	0.31	0.14	0.31	0.18	0.31	0.31	0.22	
pH-0d	Media	6.55	6.58	6.68	6.61	6.77	6.82	6.72	6.62	6.44	6.41	6.78	6.51	6.81	6.88	6.55	6.20	6.38	ª
	Desv. Error	0.07	0.07	0.06	0.08	0.08	0.10	0.15	0.12	0.26	0.15	0.26	0.12	0.26	0.15	0.26	0.26	0.19	
pH-1d	Media	5.86	5.75	5.84	5.82b	5.89	5.76	5.80	5.82	5.49	5.71b	5.85	5.77	5.59	5.71	5.82	7.0a	5.75	ª
	Desv. Error	0.05	0.06	0.05	0.06	0.06	0.08	0.12	0.09	0.20	0.12	0.20	0.09	0.20	0.12	0.20	0.20	0.14	
pH-2d	Media	5.78	5.73	5.79	5.81	5.80	5.73	5.62	5.84	5.59	5.78	5.86	5.55	5.62	5.76	5.79	5.85	5.76	ª
	Desv. Error	0.06	0.06	0.05	0.06	0.07	0.08	0.13	0.10	0.22	0.13	0.22	0.10	0.22	0.13	0.22	0.22	0.16	
pH-7d	Media	5.70	5.74	5.71	5.82	5.79	5.74	5.69	5.60	5.52	5.64	5.80	5.65	5.64	5.79	5.76	5.60	5.70	ª
	Desv. Error	0.05	0.06	0.05	0.06	0.06	0.08	0.12	0.09	0.20	0.12	0.20	0.09	0.20	0.12	0.20	0.20	0.14	
pH-14d	Media	5.74	5.78	5.72	5.85	5.74	5.78	5.58	5.53	5.58	5.80	5.85	5.69	5.71	5.64	5.96	5.65	5.66	ª
	Desv. Error	0.06	0.06	0.05	0.06	0.07	0.08	0.13	0.10	0.22	0.13	0.22	0.10	0.22	0.13	0.22	0.22	0.15	
pH-21d	Media	5.82	5.76	5.72	5.90	5.85	5.90	5.68	5.84	5.56	5.73	5.71	6.04	5.61	5.75	5.71	5.75	5.71	ª
	Desv. Error	0.08	0.09	0.07	0.09	0.10	0.12	0.18	0.14	0.31	0.18	0.31	0.14	0.31	0.18	0.31	0.31	0.22	
L*	Media	32.57	32.83	31.94	32.33	31.64	31.49	35.63	31.67	33.73	32.55	33.41	30.68	32.02	31.74	36.63	33.25	30.46	ª
	Desv. Error	0.52	0.54	0.46	0.56	0.61	0.73	1.12	0.87	1.94	1.12	1.94	0.87	1.94	1.12	1.94	1.94	1.37	
a*	Media	16.52	16.52	16.69	16.74	16.66	16.23	16.27	15.98	17.48	17.23	15.22	15.21	16.63	16.89	13.70	16.52	16.65	ª
	Desv. Error	0.39	0.40	0.34	0.42	0.46	0.55	0.84	0.65	1.45	0.84	1.45	0.65	1.45	0.84	1.45	1.45	1.03	
b*	Media	1.89	2.05	1.54	1.72	1.80	1.48	2.91	1.10	1.58	2.08	1.62	1.08	1.91	1.31	2.31	1.92	1.48	ª
	Desv. Error	0.27	0.28	0.24	0.29	0.32	0.38	0.58	0.45	1.00	0.58	1.00	0.45	1.00	0.58	1.00	1.00	0.71	
C*	Media	16.66	16.70	16.78	16.85	16.80	16.32	16.54	16.03	17.56	17.37	15.30	15.28	16.75	16.98	13.90	16.63	16.74	ª
	Desv. Error	0.41	0.42	0.36	0.44	0.48	0.57	0.87	0.68	1.52	0.87	1.52	0.68	1.52	0.87	1.52	1.52	1.07	
H*	Media	6.39	6.94	5.12	5.76	6.02	5.40	10.03	3.95	5.15	6.65	6.10	3.63	6.53	4.10	9.64	6.60	4.86	ª
	Desv. Error	0.83	0.86	0.73	0.89	0.98	1.17	1.79	1.38	3.09	1.79	3.09	1.38	3.09	1.79	3.09	3.09	2.19	
PAPC-0d (%)	Media	22.79	23.11	22.86	20.43	23.53	23.30	19.54	20.71	23.18	21.38	22.29	24.54	19.64	25.07	14.74	25.26	19.20	ª
	Desv. Error	1.35	1.41	1.19	1.46	1.60	1.92	2.93	2.27	5.07	2.93	5.07	2.27	5.07	2.93	5.07	5.07	3.58	
PAPC-1d (%)	Media	29.29	33.71	30.51	26.80	24.98	27.13	38.72	36.55	33.89	31.65	21.07	32.42	20.74	34.66	32.16	17.80	27.55	ª
	Desv. Error	2.22	2.30	1.96	2.40	2.62	3.14	4.79	3.71	8.30	4.79	8.30	3.71	8.30	4.79	8.30	8.30	5.87	
PAPC-2d (%)	Media	31.23	34.50	28.46	30.40	27.86	26.10	45.51	31.79	31.87	26.81	24.84	31.69	28.66	29.20	31.31	20.10	29.19	ª
	Desv. Error	2.77	2.88	2.44	2.99	3.28	3.92	5.99	4.64	10.37	5.99	10.37	4.64	10.37	5.99	10.37	10.37	7.33	
PAPC-7d (%)	Media	21.10	19.47	20.45	19.91	22.72	21.92	16.30	17.34	20.58	23.94	26.82	20.54	16.22	23.53	23.00	15.87	21.42	ª
	Desv. Error	1.68	1.75	1.48	1.82	1.99	2.38	3.64	2.82	6.30	3.64	6.30	2.82	6.30	3.64	6.30	6.30	4.45	
PAPC-14d (%)	Media	21.59	19.75	21.75	20.52	21.48	19.63	20.03	21.82	25.11	23.07	22.17	28.50	17.68	26.68	25.18	20.61	28.01	ª
	Desv. Error	1.99	2.07	1.76	2.15	2.36	2.82	4.30	3.33	7.45	4.30	7.45	3.33	7.45	4.30	7.45	7.45	5.27	
PAPC-21d (%)	Media	19.79	21.02	20.26	21.68	21.34	18.16	20.34	16.73	15.36	26.78	19.75	26.30	22.02	21.07	30.01	22.64	21.84	ª
	Desv. Error	1.83	1.90	1.62	1.98	2.17	2.59	3.96	3.07	6.86	3.96	6.86	3.07	6.86	3.96	6.86	6.86	4.85	
PAPG-1d (%)	Media	2.38	2.15	1.76	3.11	1.97	1.77	3.16	1.84	1.60	2.42	0.53	1.33	5.94	2.06	4.31	1.86	0.72	ª
	Desv. Error	0.47	0.49	0.42	0.51	0.56	0.67	1.02	0.79	1.77	1.02	1.77	0.79	1.77	1.02	1.77	1.77	1.25	
PAPG-2d (%)	Media	1.85	3.61	1.98	2.32	1.82	2.29	1.63	2.47	1.92	1.71	0.42	1.50	7.43	3.13	5.05	1.41	1.32	ª
	Desv. Error	0.56	0.58	0.50	0.61	0.67	0.80	1.22	0.94	2.11	1.22	2.11	0.94	2.11	1.22	2.11	2.11	1.49	
Humedad-1d (%)	Media	75.46	75.07	74.45	75.71	75.48	74.42	80.30	74.71	77.06	82.42	75.53	75.61	75.00	75.72	77.88	80.26	78.72	ª
	Desv. Error	1.17	1.21	1.03	1.26	1.38	1.65	2.52	1.95	4.36	2.52	4.36	1.95	4.36	2.52	4.36	4.36	3.09	
Humedad-2d (%)	Media	73.50	76.12	75.50	75.34	74.31	76.64	62.09	73.91	76.50	77.35	75.17	71.21	77.54	76.42	77.03	78.57	79.29	ª
	Desv. Error	1.78	1.84	1.57	1.92	2.10	2.51	3.84	2.97	6.65	3.84	6.65	2.97	6.65	3.84	6.65	6.65	4.70	

Adhesividad-0d (mJ)	Media	134.45	161.22	224.33	130.15	96.05	194.25	77.47	102.86	115.26	157.21	60.16	144.35	123.96	145.77	60.70	52.72	138.54	<sup>a</sup>
	Desv. Error	34.02	35.30	30.00	36.74	40.25	48.11	73.48	56.92	127.28	73.48	127.28	56.92	127.28	73.48	127.28	127.28	127.28	90.00
Adhesividad-7d (mJ)	Media	227.23	170.83	261.86	124.41	420.14	204.83	154.12	147.01	57.90	346.77	612.28	122.43	75.45	167.77	61.22	127.28	262.68	<sup>a</sup>
	Desv. Error	54.13	56.18	47.74	58.47	64.05	76.56	116.94	90.58	202.55	116.94	202.55	90.58	202.55	116.94	202.55	202.55	143.22	
Adhesividad-14d (mJ)	Media	167.65	275.20	213.02	99.55	72.78	228.27	92.15	133.00	112.30	299.32	181.16	194.18	39.56	136.85	32.08	103.34	93.38	<sup>a</sup>
	Desv. Error	46.39	48.14	40.91	50.11	54.89	65.60	100.21	77.62	173.57	100.21	173.57	77.62	173.57	100.21	173.57	173.57	122.73	
Adhesividad-21d (mJ)	Media	144.33	202.82	190.65	61.42	112.85	126.85	99.16	136.74	364.30	112.46	424.20	216.39	57.74	67.09	69.14	59.78	94.08	<sup>a</sup>
	Desv. Error	39.80	41.31	35.10	42.99	47.10	56.29	85.99	66.61	148.94	85.99	148.94	66.61	148.94	85.99	148.94	148.94	105.31	
Cohesividad-0d	Media	0.87	1.00	0.91	1.02	0.99	0.97	1.17	1.07	0.96	1.11	0.43	0.97	0.61	0.64	0.79	1.24	0.99	<sup>a</sup>
	Desv. Error	0.06	0.06	0.05	0.07	0.07	0.09	0.13	0.10	0.23	0.13	0.23	0.10	0.23	0.13	0.23	0.23	0.16	
Cohesividad-7d	Media	1.48	1.07	1.48	1.08	1.13	1.15	1.16	1.12	3.39	1.02	1.16	0.93	1.05	1.01	1.11	1.16	1.09	<sup>a</sup>
	Desv. Error	0.25	0.26	0.22	0.27	0.30	0.35	0.54	0.42	0.94	0.54	0.94	0.42	0.94	0.54	0.94	0.94	0.66	
Cohesividad-14d	Media	1.13	1.02	1.13	1.07	1.21	1.15	1.04	0.98	0.82	1.09	1.19	0.95	1.09	0.79	1.16	1.01	1.14	<sup>a</sup>
	Desv. Error	0.06	0.07	0.06	0.07	0.08	0.09	0.14	0.11	0.24	0.14	0.24	0.11	0.24	0.14	0.24	0.24	0.17	
Cohesividad-21d	Media	1.20	1.35	1.13	1.21	1.47	1.24	2.60	1.09	0.87	0.92	0.93	0.74	1.44	1.53	1.14	1.01	1.22	<sup>a</sup>
	Desv. Error	0.15	0.15	0.13	0.16	0.18	0.21	0.32	0.25	0.56	0.32	0.56	0.25	0.56	0.32	0.56	0.56	0.39	
FCWB-0d (N)	Media	101.70	91.27	107.09	99.74	77.93	92.55	86.76	99.23	130.90	128.74	102.34	117.41	124.42	95.80	169.23	48.21	122.04	<sup>a</sup>
	Desv. Error	11.26	11.69	9.93	12.16	13.32	15.93	24.33	18.84	42.14	24.33	42.14	18.84	42.14	24.33	42.14	42.14	29.80	
FCWB-7d (N)	Media	87.57	75.54	102.51	79.80	110.91	83.34	136.61	109.19	83.20	101.04	145.25	76.76	106.33	123.17	89.34	97.95	120.22	<sup>a</sup>
	Desv. Error	8.53	8.85	7.52	9.21	10.09	12.06	18.42	14.27	31.90	18.42	31.90	14.27	31.90	18.42	31.90	31.90	22.56	
FCWB-14d (N)	Media	62.96	78.88	72.04	66.99	63.28	59.85	107.33	95.92	68.90	90.29	129.42	58.65	58.90	95.39	51.11	66.34	76.60	<sup>a</sup>
	Desv. Error	6.93	7.19	6.11	7.49	8.20	9.80	14.97	11.60	25.93	14.97	25.93	11.60	25.93	14.97	25.93	25.93	18.34	
FCWB-21d (N)	Media	48.93	49.29	51.22	39.50	44.35	43.25	55.25	62.66	38.83	57.05	82.99	59.33	47.17	50.42	59.19	33.99	49.23	<sup>a</sup>
	Desv. Error	4.87	5.05	4.30	5.26	5.76	6.89	10.52	8.15	18.22	10.52	18.22	8.15	18.22	10.52	18.22	18.22	12.89	
Elasticidad-0d (mm)	Media	23.31	25.17	25.33	24.58	27.00	25.96	23.72	25.38	32.31	21.81	23.98	24.04	25.27	22.58	22.87	25.93	23.10	<sup>a</sup>
	Desv. Error	0.88	0.92	0.78	0.95	1.05	1.25	1.91	1.48	3.31	1.91	3.31	1.48	3.31	1.91	3.31	3.31	2.34	
Elasticidad-7d (mm)	Media	24.09	25.26	26.66a	22.71	30.20	30.0a	27.61	26.07	11.27b	26.16	29.35	19.2b	26.63	25.54	25.65a	27.71	26.23	<sup>a</sup>
	Desv. Error	1.26	1.31	1.11	1.37	1.50	1.79	2.73	2.12	4.73	2.73	4.73	2.12	4.73	2.73	4.73	4.73	3.34	
Elasticidad-14d (mm)	Media	26.44	26.76	25.72	19.91	23.08	26.64	22.97	20.79	20.28	26.90	24.62	24.91	28.30	23.14	26.45	23.74	28.71	<sup>a</sup>
	Desv. Error	1.57	1.63	1.38	1.69	1.86	2.22	3.39	2.62	5.87	3.39	5.87	2.62	5.87	3.39	5.87	5.87	4.15	
Elasticidad-21d (mm)	Media	26.46	25.05	26.40	19.83	21.36	27.91	20.67	22.45	22.82	20.76	28.73	22.65	25.17	26.15	26.05	26.78	25.40	<sup>a</sup>
	Desv. Error	1.65	1.72	1.46	1.79	1.96	2.34	3.57	2.77	6.19	3.57	6.19	2.77	6.19	3.57	6.19	6.19	4.38	
Gomosidad-0d (N)	Media	94.81	101.60	94.48	97.93	74.54	76.77	91.78	119.36	116.80	125.92	43.48	66.65	72.88	74.86	125.16	57.06	112.04	<sup>a</sup>
	Desv. Error	10.81	11.22	9.53	11.68	12.79	15.29	23.35	18.09	40.45	23.35	40.45	18.09	40.45	23.35	40.45	40.45	28.60	
Gomosidad-7d (N)	Media	90.28	71.22	99.53	80.92	116.91	88.80	136.99	78.69	31.66	80.05	169.62	72.58	111.98	104.97	98.46	105.44	129.93	<sup>a</sup>
	Desv. Error	8.00	8.30	7.06	8.64	9.47	11.31	17.28	13.39	29.94	17.28	29.94	13.39	29.94	17.28	29.94	29.94	21.17	
Gomosidad-14d (N)	Media	64.36b	76.05	72.51	70.11	73.08b	63.23	110.72a	56.99	52.78	87.52	145.66a	65.05	59.81b	79.46	57.84	64.20	83.94b	<sup>a</sup>
	Desv. Error	6.84	7.09	6.03	7.38	8.09	9.67	14.77	11.44	25.58	14.77	25.58	11.44	25.58	14.77	25.58	25.58	18.09	
Gomosidad-21d (N)	Media	50.76	52.04	56.17	44.63	50.42	50.50	62.85	46.76	34.19	43.17	75.98	45.19	66.27	72.44	66.78	33.57	56.82	<sup>a</sup>
	Desv. Error	4.55	4.72	4.01	4.91	5.38	6.43	9.83	7.61	17.02	9.83	17.02	7.61	17.02	9.83	17.02	17.02	12.04	
Masticabilidad-0d (mJ)	Media	2236.13	2590.47	2377.89	2572.45	2035.73	2025.83	2254.05	3069.46	3454.60	2807.74	1083.36	1665.31	1868.48	1816.79	2985.10	1488.74	2388.51	<sup>a</sup>
	Desv. Error	291.15	302.14	256.77	314.48	344.49	411.75	628.95	487.18	1089.38	628.95	1089.38	487.18	1089.38	628.95	1089.38	1089.38	770.31	
Masticabilidad-7d (mJ)	Media	2218.3b	1810.22	2670.18	1943.03	3618.44	2612.70	3860.9a	2086.78	410.12	2095.38	4988.18	1537.64	2984.8b	2711.09	2545.52	2900.72	3479.41	<sup>a</sup>
	Desv. Error	269.75	279.94	237.90	291.37	319.18	381.49	582.74	451.39	1009.33	582.74	1009.33	451.39	1009.33	582.74	1009.33	1009.33	713.70	
Masticabilidad-14d (mJ)	Media	1671.23	2136.89	1871.02	1523.86	1767.20	1690.96	2601.01	1367.65	1271.90	2168.09	3579.00	1308.05	1647.10	2102.33	1538.44	1549.44	2435.60	<sup>a</sup>
	Desv. Error	237.34	246.30	209.32	256.36	280.83	335.65	512.72	397.15	888.06	512.72	888.06	397.15	888.06	512.72	888.06	888.06	627.95	
Masticabilidad-21d (mJ)	Media	1347.66	1339.14	1507.53	937.89	1046.44	1424.24	1415.65	1192.72	781.84	1023.70	2187.08	1505.31	1699.20	1926.50	1746.72	906.68	1410.62	<sup>a</sup>
	Desv. Error	144.57	150.03	127.50	156.16	171.06	204.46	312.31	241.92	540.94	312.31	540.94	241.92	540.94	312.31	540.94	540.94	382.50	

a: Esta combinación de niveles de factores no se observa en la procedencia, por lo tanto, la media marginal de población correspondiente no se puede estimar.