

Marcadores Genéticos,
su detección y utilización
como herramienta de
selección en el ganado
bovino

¿Qué es lo que se está haciendo en Tamaulipas?

Por Dr. Rigoberto López - Zavala,
Departamento de Bovinos de Carne
y Genética Molecular, Facultad de
Medicina Veterinaria y Zootecnia, UAT.
Correspondencia: riglopez@uat.edu.mx

RESUMEN

El ADN, molécula responsable de la herencia, ha sido motivo de muchos estudios dando como resultado el surgimiento de disciplinas biológicas como la genómica; gracias a esto se ha logrado comprender mejor el dogma central de la biología molecular. En el ADN se encuentran los genes, y al conjunto de estos se denomina "genoma". En los últimos años se han iniciado diversos proyectos para estudiar los genomas de múltiples especies (incluido el del humano). Una de las especies animales de uso pecuario en las que se han tenido avances en ésta área es la bovina, gracias al proyecto denominado "genoma bovino" se ha alcanzado un significativo progreso en el conocimiento de su genoma; por medio de este proyecto, se han identificado algunos de los genes responsables de características productivas entre las que destacan calidad de la carne y de la leche, además de lo anterior también se ha logrado conocer su ubicación dentro del ADN (*loc*) y de esta forma se tiene una

especie de marca (marker) llamado también marcador genético o molecular.

La importancia de los marcadores (*loc*) radica en que pueden ser rastreados tanto en progenitores como en su progenie, lo cual permite determinar diferencias polimórficas que influyen en los cambios fenotípicos entre individuos dentro y entre generaciones; estos cambios son muy importantes para el técnico en mejoramiento animal, ya que le permite identificar aquellos individuos que son más productivos dentro de las poblaciones animales. Cuando un marcador se ha comprobado que está asociado con la presencia de una característica productiva se convierte en una herramienta poderosa de selección animal que cuando se utiliza permite maximizar el progreso genético para las características de interés productivo y económico. Por lo anterior, el objetivo del presente escrito es difundir la importancia práctica de utilizar los marcadores moleculares para identificación de animales superiores conocida como SAM y dar a conocer cuáles son los trabajos que se están llevando a cabo al respecto en Tamaulipas.

PALABRAS CLAVE: Marcadores genéticos, QTL, bovinos.

ABSTRACT

DNA molecule responsible for heredity, has been the subject of many studies resulting in the emergence of biological disciplines such as genomics, because this has been done to better understand the central dogma of molecular biology. In the DNA are genes, and all of these genes is called "genome." In recent years several projects have been initiated to study the genomes of multiple species (including human). In this regard, one of the animal species used in animal production in which they have made progress in genomics is the bovine, the project called "bovine genome" have resulted in significant advances in the understanding of its genome, through this project has identified some of the genes responsible for production traits like quality of meat and milk; plus this, also has to know its location within the DNA (*loc*) and thus have a kind of mark (marker) also called genetic or molecular marker. The importance of the markers (*loc*) is that they can be tracked both parents and in their progeny, which can determine polymorphic differences that influence the phenotypic changes among individuals within and between generations, these



changes are very important for technical animal breeding because it allows you to identify those individuals who are more productive in animal populations. When a marker was found to be associated with the presence of a productive feature becomes a powerful tool for animal selection when used maximizes the genetic progress for the characteristics of productive and economic interest. Therefore, the objective of this paper is to disseminate the practical importance of using molecular markers to identify superior animals known as MAS and to know what the work being carried out there on Tamaulipas.

KEYWORDS: Genetic markers, quantitative trait locus, tool in cattle.

INTRODUCCIÓN

En la molécula de Ácido Desoxirribonucleico (ADN), en la célula, se encuentra almacenada la información genética de los individuos (Lodish et al., 2002), la cual es transferida (se hereda) de padres a hijos a través del mecanismo de la herencia que fue investigado por Gregorio Mendel, quien gracias a sus experimentos dejó claro como los hijos heredan de sus padres sus características (Mendel, 1865).

El conocimiento de la genética ha evolucionado desde los experimentos de Mendel a mediados del siglo XIX hasta la

comprensión del eje DNA→GEN→RNA→Proteína→Efecto en el organismo, conocido como la Teoría del Dogma Central de la biología molecular en el presente siglo (Lodish et al., 2002; Lewin, 1997); esta teoría ha sido aceptada en la actualidad y bajo la cual se han comprobado los efectos que las distintas proteínas tienen en los organismos que las portan y heredan (Lewin, 1997). Las técnicas de biología molecular permiten estudiar el ADN y detectar las variaciones o polimorfismos existentes entre individuos dentro de regiones específicas de sus genomas (Montaldo y Meza-Herrera, 1998), estos polimorfismos pueden ser usados para construir mapas genéticos

y evaluar las diferencias fenotípicas producto de la expresión ocasionadas por los polimorfismos mostrados en el ADN (Lewin, 1997). Los primeros mapas de ligamiento en el bovino aparecen en 1994 describiendo apenas algunos mil 100 marcadores del ADN (Barendse et al., 1994; Beattie et al., 1994; Bishop et al., 1994).

El ADN del bovino en la actualidad ha sido parcialmente decodificado, un acercamiento en el mapa genético de los bovinos fue publicado desde 1997 por Kappes et al. (1997), y desde entonces y hasta la fecha se avanza constantemente "caminando sobre el genoma" ("DNA walking") (Lobby, 1999) y ha sido tal el interés en esta inves-



Fuente: Cortesía Rigoberto López Zavala.

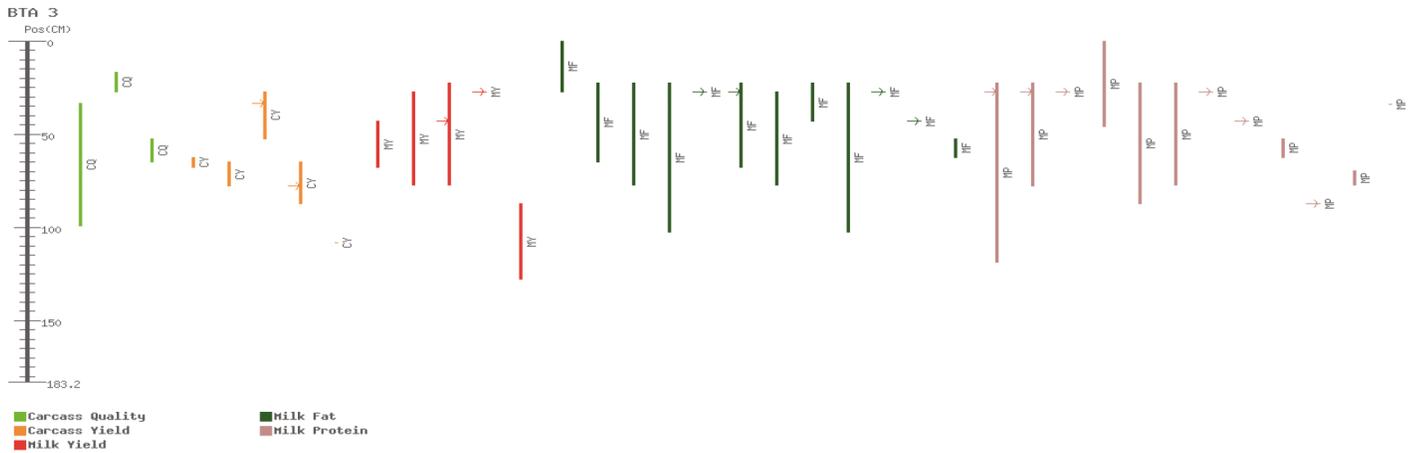
**FIGURA 1.**

Diagrama del cromosoma 3 del bovino donde se muestran los diferentes marcadores que son QTL's relacionados con calidad de la carne y leche. Las líneas indican la posición dentro del cromosoma y el color a la característica que se asocian.

Fuente: <http://genomes.sapac.edu.au/bovineqtl/home.php?userid=guest&password=quest>

tigación que existe el proyecto "genoma bovino" (entre otros proyectos denominados genoma) en el que participan diferentes grupos de investigación en el mundo (Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium; Elsick et al., 2009; Bovine HapMap Consortium, Gibss et al., 2009), cuyo objetivo principal es la decodificación total del genoma de esta especie pecuaria tan útil para el hombre.

Una buena parte de la decodificación implica el conocimiento del sitio exacto (*locus*) donde se encuentran los genes (*loci* en plural), la conformación secuencial de sus bases, así como también cuál es la proteína para la cual cada gen codifica y la expresión fenotípica derivada del efecto de uno o varios genes en conjunto sobre las características productivas de interés. Es importante mencionar que, en el genoma no solamente hay genes, sino que también existen otro tipo de secuencias que son aquellos que se conocen como fragmentos no codificantes o secuencia de acompañamiento, es decir, secuencias que no codifican para algún gen en particular pero que se encuentran dentro del genoma, son heredables y se localizan cerca de un gen o genes que son importantes para

los mecanismos fisiológicos de los individuos; estos sitios del genoma se han utilizado para realizar diversos estudios entre los que destacan, la estimación de la distancia y diversidad genética, identificación individual así como, estudios de filogenia. Estos *loci* (genes y/o sitios no codificantes) encontrados o descritos son conocidos como marcadores genéticos y se vuelven importantes cuando han comprobado de forma inequívoca que están asociados a la manifestación de una característica productiva. Cuando se comprueba asociación positiva, estas marcas dejan de ser marcadores solamente y se convierten en un locus para una característica productiva o cuantitativa (*Quantitative trait locus*) o QTL, por sus siglas en inglés (Casas, 2006). Una vez que se ha encontrado un QTL, éste se convierte en candidato para ser utilizado como herramienta práctica en selección animal asistida por marcadores moleculares (SAM). La información genotípica que proporcionan los estudios de ADN ayudarían a mejorar la confiabilidad de la selección genética al identificar en edades tempranas aquellos animales que poseen las variantes genéticas

deseables para características importantes (Van Eenennaam, 2009).

Es tal el interés que ha despertado esta herramienta, que existen diversos grupos de investigación en el mundo que han dedicado su esfuerzo para poder encontrar los QTL's con efecto más significativo en aquellas características que benefician a la producción en el ganado bovino (Barendse, 2002; Barendse, 2006; Casas, 2006; Jhonston y Graser, 2010; Page et al., 2004). Existen a la fecha una serie de QTL's que han sido ubicados en el genoma del bovino, estos pueden consultarse de forma pública y gratuita en sitios donde el acceso es libre, en ellos se muestra el mapa genético y con esta información se puede realizar una búsqueda de la distribución de los *loci* ahí descritos en poblaciones de bovinos locales. Un ejemplo de estos sitios se cita en la Figura 1.

Son varios los marcadores genéticos que se utilizan en la actualidad como herramientas para seleccionar ejemplares bovinos portadores de aquellas características que se han detectado como un QTL; especialmente para aquellas características productivas y económicamente importantes como: terneza de

carne, grado de marmoleo en la canal, rendimiento en cortes magros, grasa, sólidos totales, proteína en leche, por lo que el objetivo de este trabajo es dar a conocer lo relacionado con marcadores genéticos identificados en los bovinos, su uso como herramientas de selección animal y los trabajos que se están llevando a cabo en la Facultad de Medicina Veterinaria de la Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT) en esta disciplina tan importante de la biología para apoyar a la producción pecuaria estatal.

MARCADORES GENÉTICOS

Los marcadores moleculares o genéticos son sitios que están distribuidos a lo largo del DNA (Guimarães et al., 2007), pueden estar situados dentro de la secuencia de un gen (marcador codificante) o pueden ser secuencias que se encuentren cerca de un gen (marcador no codificante) o también pueden ser sitios identificados por medio de protocolos de biología molecular (Sambrook et al., 2001); dependiendo del tipo de ADN en los que se detecten pueden ser genómicos o mitocondriales (Lewin, 1997). Los primeros marcadores que se utilizaron para estudios genéticos fueron del tipo de



Fuente: Cortesía Rigoberto López Zavala.

MARCADORES GENÉTICOS DE IMPORTANCIA ECONÓMICA EN EL GANADO BOVINO

La identificación de genes o marcadores con efecto benéfico sobre características económicamente importantes para la ganadería bovina de México debe tomarse muy en serio, ya que se obtendrían mejores beneficios una vez que se logren identificar poblaciones de animales que los porten y se refleje en la producción de leche y carne con mejor calidad (Mor-Méndez y Hayes, 2006). Por ejemplo, si el objetivo es el seleccionar a aquellos individuos más sobresalientes en producción dentro de una población, el análisis de ADN en conjunto con una evaluación productiva del individuo sobresaliente complementará y tendrá más confiabilidad en la respuesta a la selección.

Algunas de las características fenotípicas y productivas para las que existen marcadores genéticos asociados a ellas se enlistan en la Tabla 2. El orden jerárquico que se citó en la tabla anterior es sugerido de acuerdo a estudios previamente reportados, es de mayor a menor importancia y basa la importancia de acuerdo a: magnitud de heredabilidad, facilidad de medición y momento de la vida en que aparece esa característica para ser evaluada (Meuwissen, 2003; Van Enneneman, 2006). En las fotografías que ilustran esta investigación, se muestra el efecto fenotípico del alelo de miostatina que favorece la manifestación de doble musculatura en el ganado de raza Piedmontes, como se aprecia la presencia de doble alelo se manifiesta en una hipermuscularidad, mientras que en ausencia de este, la musculatura se manifiesta normal.

UTILIZACIÓN DE MARCADORES MOLECULARES COMO HERRAMIENTA DE SELECCIÓN

Cuando los marcadores genéticos son utilizados para identificar a los

MARCADOR	TIPO	USOS PRÁCTICOS	FACTIBILIDAD
Polimorfismo de amplificadas al azar (RAPD's)	Dominante	Huella genética, paternidad, diversidad genética	Fácil, económico
Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (RFLP's)	Codominante	Huella genética, paternidad, diversidad genética	Laborioso y costoso
Polimorfismo de longitud de fragmentos amplificadas (AFLP's)	Codominante	Huella genética, paternidad, Selección asistida por marcadores (SAM)	Laborioso y costoso
Microsatélites	Codominante	Huella genética, paternidad, distancia genética, filogenia	Rápido, pero hay que encontrarlos antes
Mitocondrial (Región control, genes mitocondriales)	Dominante	Distancia genética, filogenia, genética evolutiva, diversidad genética	Rápido, más baratos que los que utilizan enzimas de restricción
Polimorfismo de nucleótido simple (SNP's)	Codominante, presentes en los genes	Selección asistida por marcadores (SAM)	Rápido, costoso, requiere equipo sofisticado, útiles cuando se asocian a características monogénicas

TABLA 1.

Diferentes tipos de marcadores, usos prácticos y factibilidad de implementación.

Fuente: Adaptado de: Ariff & Khan, 2009.

proteína (Guimarães et al., 2007), hoy en día, los marcadores del ADN son los más utilizados porque los protocolos de laboratorio son más sencillos y más económicos.

Algunos de los diferentes tipos de marcadores moleculares, usos y factibilidad de realizarse en un laboratorio de biología molecular que se usan en la actualidad se muestran en la Tabla 1. Los diferentes marcadores genéticos son útiles para realizar estudios de: identificación

individual (huella genética) y grupal (especie, familia, línea, entre otros), establecimiento y cálculo de distancia genética, de genética evolutiva y diversidad genética (Zavala-Páramo et al., 2005) así como, pueden ser utilizados como herramienta de selección animal cuando dichos marcadores han comprobado que se asocian a la manifestación de una característica fenotípica (QTL).

Las características de los marcadores moleculares son las si-

guientes (Van Enneneman, 2006).

- Que sea polimórfico
- Preferentemente codominante
- Heredable
- Que no sea afectado por el ambiente
- Asociado a características fenotípicas que aparecen en la edad adulta
- Asociado a características de baja heredabilidad porque responde más rápido a la selección.

CARACTERÍSTICA Y ORDEN DE APLICABILIDAD		AUTOR
1.	Resistencia a enfermedades	Casas y Snowder, 2008
2.	Color del pelaje y detección de defectos congénitos	Klunglan et al., 1995
3.	Calidad de carne y atributos en la palatabilidad	Casas et al., 2003 y 2007; Casas, 2006
4.	Rendimiento en cortes magros	McPherron y Lee, 1997.
5.	Producción lechera de calidad superior	Blott et al., 2003; Grisart, 2004; Mehar et al., 2004
6.	Fertilidad y eficiencia reproductiva	Allan et al., 2009
7.	Producción lechera y aptitud materna en ganado de carne	Wibowo et al., 2008
8.	Crecimiento y desarrollo en ganado bovino	Wibowo, et al., 2008

TABLA 2.

Algunas características fenotípicas y productivas para las que existen marcadores genéticos asociados con su expresión que han comprobado ser QTL's.

individuos portadores de ellos, así como de su característica fenotípica favorable (o desfavorable), y estos individuos son utilizados para conformar las siguientes generaciones; se está echando mano de una nueva herramienta biológica llamada Selección Asistida por Marcadores (SAM) o Selección Asistida por Genes (SAG), permitiendo con ello seleccionar individuos con características de interés como color, calidad de carne, resistencia a enfermedades, entre otras (Casas, 2006). La confiabilidad de una prueba de ADN para predecir el verdadero mérito genético de un animal está dado por la proporción de la genética aditiva de la característica avalada por la prueba de ADN (Van Eenennaam, 2006). Esto explica porque la SAM suele ser más útil al utilizarse para seleccionar aquellas características que tienen baja heredabilidad o en aquellas que pueden ser medidas una vez que el individuo es adulto o inclusive es sacrificado para poderla medir; en este tipo de características SAM es útil porque pueden identificarse los portadores de alelos positivos a una edad más temprana con ventajas como reducir la edad para seleccionar los portadores.

La SAM no se recomienda uti-

lizarse como única herramienta de selección animal, no sustituye a otros métodos de selección como estimación del mérito genético o los valores de EPD (Valor Esperado Predicho, Expected Progeny Differences, por sus siglas en inglés) y debe acompañarse siempre de evaluaciones genéticas y productivas de los individuos; se recomienda utilizar SAM combinado con estas evaluaciones y además de la evaluación fenotípica (Thallman et al., 2009; Goddard, 2009); la información que se obtiene de las pruebas de ADN, solo es válida cuando está acompañada con valoración del comportamiento productivo en aquellas características que son económicamente importantes. En la actualidad los valores de EPD suelen acompañarse con pruebas de ADN (genotipo) para hacer más eficiente los resultados de la selección (Tess, 2008). Por otro lado, se sabe que la heredabilidad de la característica juega un papel muy importante sobre la confiabilidad del uso de SAM, se ha comprobado que cuando la heredabilidad de un carácter es baja (0.1) se requieren evaluar unos 40 mil registros productivos, para lograr una confiabilidad de 0.5 en la ecuación de predicción de los valores productivos, y cuando es alta (0.7) se requieren

sólo 2 mil 500 mediciones para lograr una confiabilidad de 0.5 en una prueba genética de ADN en ganado bovino bajo un modelo predictivo (Goddard, 2009).

De acuerdo a lo anterior, todos los registros de comportamiento de las diferentes razas de bovinos que se explotan en Tamaulipas y en México tienen que ser aprovechados para que sean estimados sus valores de EPD's primeramente, y agregarles a cada uno de sus registros los resultados del genotipo para aquellas características de interés que a criterio de los ganaderos, engordadores y expendedores de carne consideren las más importantes.

TRABAJO DE GENÉTICA MOLECULAR EN EL GANADO BOVINO DE TAMAULIPAS

En el estado de Tamaulipas se desarrolla investigación de genética molecular aplicada en animales en instituciones como el Centro de Biotecnología Genómica del Instituto Politécnico Nacional y en la UAT, siendo el estado eminentemente ganadero se torna necesario el desarrollo de investigación aplicada basada en este tópico. Sifuentes et al. desde 2004 han realizado investigación al respecto en el estado, buscando marcadores tipo microstatélites

para asignación de paternidad en ganado Beefmaster y Charolais con resultados satisfactorios. Sifuentes et al. más tarde reportaron otra prueba de asignación de paternidad en empadres múltiples de ganado Charolais utilizando 9 marcadores tipo microstatélite logrando asignar paternidad a 75.8% de las familias analizadas con un 96% de confianza. Los mismos autores, en otro trabajo (Sifuentes et al., 2007) lograron determinar la frecuencia del alelo Q204X del gen de miostatina (asociado a la manifestación de doble musculatura en ganado Charolais) en individuos de 4 hatos criados en el Noreste de México encontrando una frecuencia genotípica y alélica de 5.2 y 2.6% respectivamente, abriendo la posibilidad de manejar este alelo para fines de selección en dicho ganado para favorecer la producción de carne. Este mismo grupo de trabajo reportó en 2007 las frecuencias alélicas de los haplotipos favorables para el gen de la suavidad de carne, *MC*-calpaína C316 y C4751 se encuentran segregados de manera importante en ganado bovino de raza Brahman, por lo que se puede utilizar para rastrearlo y comprobar su asociación con la producción de carne suave en este tipo de ganado criado en Tamaulipas. Por su parte en la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UAT se está trabajando en la determinación de frecuencias alélicas de diversos marcadores genéticos y se buscará su asociación con la calidad de la carne y de la leche en ganado bovino gracias a un proyecto Conacyt/Fomix-2009. En este proyecto se buscarán las frecuencias de los alelos favorables de *Calpastatina* y *Calpeina* que codifican para la suavidad de la carne, *Leptina* y *Tiroglubulina* 5 que están asociadas a la producción de carne con buen porcentaje de grasa en el músculo así como en la leche, también se buscará el marcador favorable de la *K-caseína*, que está asociada a la

producción de leche con mayor porcentaje de proteína. Una vez obtenidas las frecuencias alélicas se realizarán pruebas de comportamiento (en corral de engorda y prueba de producción y calidad de leche) para demostrar la asociación entre los genotipos encontrados y las características evaluadas.

CONCLUSIONES

La aplicación de la genómica para detectar las diferencias genéticas en bovinos tanto de leche como de carne constituye una herramienta valiosa para identificar en una edad temprana a los individuos superiores que sean capaces de producir los alimentos que la sociedad demanda.

Por medio de la genómica se pueden identificar, seguir y mapear aquellos QTLs asociados a características fenotípicas o productivas en las diferentes razas de bovinos. La precisión en el uso de marcadores genéticos para selección animal en los bovinos se orienta a identificar aquellos mar-

cadore para los genes que son difíciles de medir, como eficiencia alimenticia, resistencia a enfermedades y calidad de canal.

En Tamaulipas se están desarrollando trabajos de genómica para ayudar a mejorar la productividad del ganado bovino del estado del país. ||

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, M.F., Kuehn, L.A., Cushman, R.A., Snelling, W.M., Echterkamp, S.E. y Thallman, R.M. (2009). "Confirmation of quantitative trait loci using a low-density single nucleotide polymorphism map for twinning and ovulation rate on bovine chromosome 5", en *Journal of Animal Science*. 87(1): 46-56.
- Arif, I.A. y Khan, H.A. (2009). "Molecular markers for biodiversity analysis of wildlife animals: a brief review", en *Animal Biodiversity and Conservation*. 32(1): 9-17.
- Barendse, W. et al. (1994). "A genetic linkage map of the bovine genome", en *Nature Genetics*. 6(3): 227-235.
- Barendse, W.J. (2002). *DNA markers for meat tenderness*. Patent application WO02064820.
- Beattie, C. (1994). Livestock genome maps. *Trends in Genetics*. 10(9): 334-338.
- Bishop, M.D. et al. (1994). "A genetic Linkage Map for Cattle", en *Genetics*. 136(2): 619-639.
- Blott, S.J. et al. (2003). "Molecular Dissection of a Quantitative Trait Locus: A Phenylalanine-to-Tyrosine Substitution in the Transmembrane Domain of the Bovine Growth Hormone Receptor Is Associated With a Major Effect on Milk Yield and Composition", en *Genetics*. 163(1): 253-266.
- Casas, E. (2006). "Aplicación de la genómica para identificar genes que influyen en características económicamente importantes en animales", en *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 14(1): 24-31.
- Casas, E. et al. (2007). "Assessing the association of single nucleotide polymorphisms at the thyroglobulin gene with carcass traits in beef cattle", en *Journal of Animal Science*. 85(11): 2807-2814.
- Casas, E., Shackelford, S.D., Keele, J.W., Koohmaraie, M., Smith, P.L. y Stone, R.T. (2003). "Detection of quantitative trait loci for growth and carcass composition in cattle", en *Journal of Animal Science*. 81(12): 2976-2983.
- Casas, E., Shackelford, S.D., Keele, J.W., Stone, R.T., Kappes, S.M. y Koohmaraie, M. (2000). "Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternate forms of myostatin", en *Journal of Animal Science*. 78(3): 560-569.
- Casas, E. y Snowden, G.D. (2008). "A putative quantitative trait locus on chromosome 20 associated with bovine pathogenic disease incidence", en *Journal of Animal Science*. 86(10): 2455-2460.
- Elsik, C.G. et al. (2009). "Tellam, R.L., Worley, K.C., Gibbs, R.A., Muzny, D.M., Weinstock, G.M., Adelson, D. L., Eichler. (2009). Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium. The genome sequence of taurine cattle: a window to ruminant biology and evolution", en *Science*. 324(5926): 522-528.
- Gibbs, R.A., Taylor, J.F., Van Tassell, C.P., Barendse, W., Eversole, K.A., Gill, C.A., Green, R.D., Hamernik, D.L. (2009). Genome-wide survey of SNP variation uncovers the genetic structure of cattle breeds. *Science*. Apr 24; 324(5926):528-32.
- Goddard, M.E. (2009). "How can we best use DNA data in the selection of cattle?", en *Proceedings of the Beef Improvement Federation 41st Annual Research Symposium*. April 30-May 3, 2009, Sacramento, California, USA. <http://genomes.sapac.edu.au/bovineqtl/home.php?u=serid=guest&password=guest>. [En línea]. Fecha de consulta: 31 de mayo de 2010.
- Grisart, B. et al. (2004). "Genetic and functional confirmation of the causality of the DGAT1 K232A quantitative trait nucleotide in affecting milk yield and composition", en *Proceedings of the National Academics of Sciences of United States of America*. 101(8): 2398-2403.
- Guimarães, E.P., Ruane, J., Sherf, B.D., Sonnino, A. y Dargie, J. eds. (2007). *Marker Assisted Selection: current status and perspectives in crops, livestock, forestry and fish*. Roma: Food and Agriculture Organization of United Nations.
- Johnston, D.J. y Graser, H.U. (2010). "Estimated gene frequencies of GeneSTAR markers and their size effects on meat tenderness, marbling and feed efficiency in temperate and tropical beef cattle breeds across a range of production systems", en *Journal of Animal Science*. 88(6): 1917-1935.
- Kappes, S.M. et al. (1997). "A second-generation linkage map of the bovine genome", en *Genome Research*. 7(3): 235-249.
- Lewin, B. (1997). *Genes V*. Londres: Oxford University Press. *Livestock Genomics*. (2010). [En línea]. Australia. Disponible en: <http://www.livestockgenomics.csiro.au/>. Fecha de consulta: 27 de mayo de 2010.
- Lobry, J.R. (1999). "Genomic landscapes", en *Microbiology Today*. 26: 164-165.
- Lodish, H., Berk, A., Zipursky, L.S., Matsudaira, P., Baltimore, D. y Darnell, J. (2002). *Biología Celular y Molecular*. 4a. ed. México: Médica Panamericana.
- McPherron, A. y Lee, S. (1997). "Double muscling in cattle due to mutations in myostatin gene", en *Proceedings of the National Academics of Sciences of the United States of America*. 94(23): 12457-12461.
- Mehar, S. K., Thomson, P.C., Tammen, I. y Raadsma, H.W. (2004). "Quantitative trait loci mapping in dairy cattle: review and meta-analysis", en *Genetics Selection Evolution*. 36(2): 163-190.
- Mendel, Gregor. (1865). *Experiments in plant hybridization. (1865): Read at the February 8th, and March 8th, 1865, meetings of the Brunn Natural History Society*. [En línea]. Disponible en: <http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/gm-65.pdf>. Fecha de consulta: 27 de mayo de 2010.
- Meuwissen, T. (2003). Genomic selection: The future of marker assisted selection and animal breeding, en *Marker Assisted selection: a fast track to increase genetic gain in plants and animal breeding?* Turín, Italia: FAO.
- Montaldo, H.H. y Meza-Herrera, C.A. (1998). "Use of molecular markers and major genes in the genetic improvement of livestock", en *Electronic Journal of Biotechnology*. 1(2): 84-89.
- Moro-Méndez, J. y Hayes, F. (2006). "Métodos de mapeo de loci de rasgos cuantitativos y sus aplicaciones potenciales en la industria lechera", en *Técnica Pecuaria de México*. 44(3): 329-350.
- Page, B.T. et al. (2004). "Association of markers in the bovine CAPN1 gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires", en *Journal of Animal Science*. 82(12): 3474-3481.
- Salazar, E., González, M., Del Bosque, A., Reséndez, D., Barrera, H. y Sifuentes, A.M. (2004). "Evaluation of microsatellite markers for parentage verification in Beefmaster and Charolais cattle from northeast of Mexico", en *Técnica Pecuaria de México*. 42(3): 429-435.
- Sambrook, J. y Russell, D. (2001). *Molecular cloning: a laboratory manual*. 3a. ed. Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sifuentes, A., Parra, G., De la Rosa, X., Sánchez, A., Serrano, F. y Rosales, J. (2006). "Importancia de las pruebas de paternidad basadas en microsatélites para la evaluación genética de ganado de carne en empadre múltiple", en *Técnica Pecuaria de México*. 44(3): 389-398.
- Sifuentes, A., Puentes, H., Moreno, V., De la Rosa, X. y Rosales, J. (2007). "Frecuencia del alelo Q204X del gen miostatina, en hatos de ganado Charolais de la región noreste de México", en *Técnica Pecuaria de México*. 45(1): 85-92.
- Tess, M. (2008). "Emerging Technologies in genetic improvement convergence on quantitative and molecular tools", en *Proceedings of Beef Improvement Federation 40th annual research Symposium and annual meeting*. Calgary, Alberta, USA, June 30-July 3, 2008.
- Van Eenennaam, A. (2006). "DNA-based technologies", en *Beef sire selection manual*. USA: National beef cattle evaluation consortium.
- Van Eenennaam, A. (2009). *Marker-Assisted Selection*. [En línea]. Disponible en: http://animal-science.ucdavis.edu/animalbiotech/Outreach/Marker_Assisted_Selection_in_Beef_Cattle.pdf. Fecha de consulta: 10 de mayo de 2010.
- Wibowo, T., Gaskins, Ch., Newberry, R., Thorgaard, G., Michal, J. y Jiang, Z. (2008). "Genome Assembly Anchored QTL Map of Bovine Chromosome 14", en *International Journal of Biological Sciences*. 4(6): 406-414.
- Zavala, G., Cano, H., Valdez, J. y López, J. (2002). "Marcadores moleculares: revisión y aplicaciones prácticas en animales", en *Ciencia Nicolaita*. 32: 99-109.